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

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, том 183

выпуск 1

(основаны Р. Э. Регелем в 1908 г.)

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2022

PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY, GENETICS AND BREEDING, vol. 183

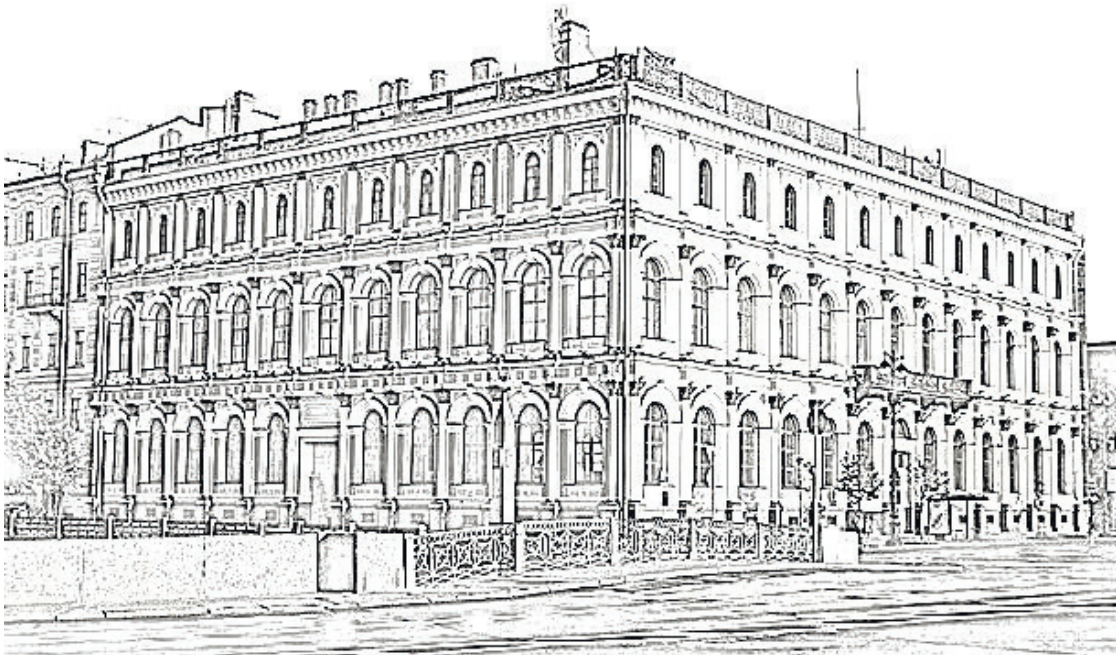
issue 1

(founded by Robert Regel in 1908)

ST. PETERSBURG
2022

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

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



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

Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции

2022 Том 183 выпуск 1

DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1
https://elpub.vir.nw.ru

Научный рецензируемый журнал
Издается с 1908 г.

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

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

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

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

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

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

© Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 2022

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

Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding

2022 Volume 183 issue 1

DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1
https://elpub.vir.nw.ru

Scientific Peer-Reviewed Journal
Founded in 1908

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

Editor-in-chief
Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Russia

Deputy editor-in-chief
Margarita A. Vishnyakova, Dr. Sci. (Biology), Russia
Igor G. Loskutov, Dr. Sci. (Biology), Russia
Olga P. Mitrofanova, Dr. Sci. (Biology), Russia

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

Editorial board
Irina N. Anisimova, Dr. Sci. (Biology), Russia
Nina B. Brutch, Dr. Sci. (Biology), Russia
Irena G. Chukhina, Cand. Sci. (Biology), Russia
Oxana B. Dobrovolskaya, Dr. Sci. (Biology), Russia
Vladimir I. Dorofeev, Dr. Sci. (Biology), Russia
Galina I. Filipenko, Cand. Sci. (Agriculture), Russia
Tatjana A. Gavrilenko, Dr. Sci. (Biology), Russia
Kirill S. Golokhvast, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Corr. Member of the RAE, Russia
Valentina M. Gorina, Dr. Sci. (Agriculture), Russia
Eduard B. Khatefov, Dr. Sci. (Biology), Russia
Viktor N. Korzun, Dr. Sci. (Biology), Germany
Igor G. Loskutov, Dr. Sci. (Biology), Russia
Tatyana V. Matveeva, Dr. Sci. (Biology), Russia
Sergey S. Medvedev, Dr. Sci. (Biology), Russia
Nina V. *Mironenko*, Dr. Sci. (Biology), Russia
Irina V. Mitrofanova, Dr. Sci. (Biology), Corr. Member of the RAS, Russia
Evgeny E. Radchenko, Dr. Sci. (Biology), Russia
Īzaks Rašals, Dr. Sci. (Biology), Professor, Latvia
Aleksandr V.Rodionov, Dr. Sci. (Biology), Russia
Marina M. Silantyeva, Dr. Sci. (Biology), Russia
Ol'ga V. Soloduhina, Dr. Sci. (Biology), Russia
Erlan K. Turuspekov, Cand. Sci. (Biology), Professor, Kazakhstan
Yulia V. Ukhatova, Cand. Sci. (Biology), Russia
Nadezhda M. Zoteeva, Cand. Sci. (Biology), Russia

Editorial council
Olga S. Afanasenko, Dr. Sci. (Biology), Full Member (Academician) of the RAS, Russia
Galina A. Batalova, Dr. Sci. (Agriculture), Full Member (Academician) of the RAS, Russia
Andre Jean Berville, Dr., France
Lyudmila A. Bespalova, Dr. Sci. (Agriculture), Full Member (Academician) of the RAS, Russia
Andreas Börner, Dr., Germany
Axel Diederichsen, Dr., Canada
Maria V. Duca, Dr. Sci. (Biology), Professor, Full Member (Academician) of the Academy of Sciences of Moldova, Republic of Moldova
Gennady V. Eremin, Dr. Sci. (Agriculture), Full Member (Academician) of the RAS, Russia
Nikolai Friesen, Dr. habil., Professor, Germany
Nikolay P. Goncharov, Dr. Sci. (Biology), Full Member (Academician) of the RAS, Russia
Karl Hammer, Dr., Professor, Germany
Vojtech Holubec (Vojtěch Holubec), Dr., Czech Republic
Alexander V. Kilchevsky, Dr. Sci. (Biology), Professor, Full Member (Academician) of the National Academy of Sciences of Belarus, Republic of Belarus
Mark M. Levitin, Dr. Sci. (Biology), Full Member (Academician) of the RAS, Russia
Alexey I. Morgounov, Dr., Turkey
Hafiz Muminjanov, Dr. Sci. (Biology), Professor, Turkey, Tajikistan
Igor A. Tikhonovich, Dr. Sci. (Biology), Full Member (Academician) of the RAS, Russia
Margarita A. Vishnyakova, Dr. Sci. (Biology), Russia

© Federal Research Center
the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 2022

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

Ответственные редакторы выпуска
Хлесткина Елена Константиновна, д-р биол. наук, профессор РАН (Россия)
Соколова Елена Александровна, д-р биол. наук (Россия)
Редактор-переводчик
Крылов Антон Георгиевич (Россия)

Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции / Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова. Санкт-Петербург : ВИР, 2022. Т. 183, вып. 1. 270 с.

Генетические ресурсы России проанализированы в контексте перехода от коллекций к биоресурсным центрам. Изучена зимостойкость интродуцированных сортов яблони методом моделирования повреждающих факторов в контролируемых условиях. Выявлен состав и содержание антоцианов в плодах жимолости в условиях Томской области. Определено влияние солевого стресса на растения *Nicotiana tabacum* L. дикого типа и трансформированных геном холиноксидазы (*cod*A). Показаны: урожайность, пластичность, стабильность и гомеостатичность сортов ярового ячменя в условиях Нечерноземной зоны; адаптивный потенциал образцов овса по химическим и физическим характеристикам зерна. Проанализированы: изменения в содержании белков, липидов и состоянии антиоксидантной системы у мутантных форм амаранта *Amaranthus cruentus* L.; использование генофонда сортов и линий CIMMYT в селекции яровой твердой пшеницы в Западной Сибири. Дифференцированы сорта овса из коллекции ВИР по степени селекционной проработки на основе метаболомного профилирования. Рассмотрен исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на качество зерна в условиях севера Среднего Поволжья. Исследовано влияния чужеродных транслокаций на показатели андрогенеза *in vitro* у линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). Проработаны цитогенетические факторы снижения фертильности пыльцы и початка при засорении посевов тетраплоидной кукурузы триплоидными зерновками (*Zea mays* L.). Идентифицированы дублетные образцы гороха (*Pisum sativum* L.) в коллекции ВИР. Проведен анализ признаков видов рода *Nicotiana* L., значимых для декоративного растениеводства. Отслежены межрегиональные особенности таксономического состава сегетальных флор. Охарактеризована пыльца представителей рода *Pterocarya* (Juglandaceae), произрастающих в естественных местообитаниях и в условиях Санкт-Петербурга. Оценена значимость выполненности соломины как фактора защиты пшеницы от хлебного пилильщика (*Cephus pygmaeus* L.). Сделан сравнительный анализ наследования маркера SCAR-R1A, сцепленного с геном *Rpf1* устойчивости к фитофторозной корневой гнили, в гибридном потомстве земляники. Приведены обзоры: характеристик и свойств биоактивных пептидов и антипитательных веществ нута; ДНК-маркеров в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине; сохранения генетических ресурсов рода *Rubus* (Rosaceae) *ex situ*. Описаны заслуги академика Л. А. Беспаловой и ее вклад в стратегию новой «зеленой революции» в селекции пшеницы. Публикуется история взаимодействия Бюро интродукции ВИР с французскими учреждениями в 1920–1930-е гг. (по материалам ЦГАНТД СПб).

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

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

© Федеральный исследовательский центр Всероссийский
институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 2022

Editor in charge of this issue
Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Russia
Elena A. Sokolova, Dr. Sci. (Biology), Russia
Editor&Translator
Anton G. Krylov, Russia

Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding / N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources. St. Petersburg : VIR, 2022. Vol. 183, iss. 1. 270 p.

Genetic resources in Russia are analyzed in the context of the transformation from collections to bioresource centers. Introduced apple cultivars have been studied according to the main components of winter hardiness by simulating damaging factors under controlled conditions. Anthocyanins have been identified and quantified in honeysuckle under the conditions of Tomsk Province. The effect of salt stress has been assessed in plants of wild-type *Nicotiana tabacum* L. and transformants with a choline oxidase (*cod*A) gene. Spring barley cultivars have been tested for yield, plasticity, stability and homeostasis in the Non-Black Earth Region. Adaptive potential of oat accessions has been disclosed in the context of their chemical and physical grain characteristics. Mutant forms of *Amaranthus cruentus* L. have been analyzed for changes in the content of proteins and lipids and in the state of their antioxidant system. The gene pool of CIMMYT cultivars and lines of spring durum wheat has been evaluated for its suitability for breeding programs in Western Siberia. Oat varieties with different levels of breeding refinement from the Vavilov Institute's collection have been assessed applying the method of metabolomic profiling. Source material promising for breeding winter bread wheat for grain quality has been tested in the north of the Middle Volga Region. Alien translocations have been studied for their effect on *in vitro* androgenesis in spring common wheat (*Triticum aestivum* L.) lines. An insight is made into cytogenetic factors decreasing the fertility of pollen and cobs during clogging of tetraploid maize with triploid grains (*Zea mays* L.). Duplicate accessions have been identified in the pea (*Pisum sativum* L.) collection at VIR. The genus *Nicotiana* L. is reviewed for traits significant for ornamental crop production. Interregional features have been traced in the taxonomic composition of the Russian segetal floras. Pollen of *Pterocarya* (Juglandaceae) representatives from natural habitats and St. Petersburg environments is described. Wheat stem solidness is discussed in the context of protection against European wheat stem sawfly (*Cephus pygmaeus* L.) in Altai. Inheritance of the marker SCAR-R1A, linked to the *Rpf1* red stele root rot resistance gene, has been analyzed in strawberry hybrid progeny. Bioactive peptides and antinutrients in chickpea are described and their properties are reviewed. DNA markers and their use in oat breeding for crown rust resistance are scrutinized. *Ex situ* conservation of *Rubus* L. (Rosaceae) genetic resources is discussed. A tribute is paid to Academician Lyudmila A. Bespalova and her contribution to the new "green revolution" strategy in wheat breeding. The history of relations between the Plant Introduction Bureau of VIR and French institutions in the 1920–1930s is presented (based on archival documents from St. Petersburg).

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

ISSN 2227-8834
ПИ № ФС77-57455

© Federal Research Center
the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 2022

СОДЕРЖАНИЕ

МОБИЛИЗАЦИЯ И СОХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Хлесткина Е.К.
Генетические ресурсы России: от коллекций к биоресурсным центрам 9

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Галашева А.М., Красова Н.Г., Ожерельева З.Е.
Изучение интродуцированных сортов яблони по основным компонентам зимостойкости методом моделирования повреждающих факторов в контролируемых условиях 31

Ерошенко Л.М., Ромахин М.М., Ерошенко Н.А., Дедушев И.А., Ромахина В.В., Болдырев М.А.
Урожайность, пластичность, стабильность и гомеостатичность сортов ярового ячменя в условиях Нечерноземной зоны 38

Зибарева Л.Н., Филоненко Е.С., Сучкова С.А., Савенкова Н.В., Никитин А.И.
Состав и содержание антоцианов в плодах жимолости в условиях Томской области 48

Полонский В.И., Герасимов С.А., Сумина А.В., Зюте С.А.
Адаптивный потенциал образцов овса по химическим и физическим характеристикам зерна 57

Таипова Р.М., Нестеров В.Н., Розенцвет О.А., Кулуев Б.Р.
Изменения в содержании белков, липидов и состоянии антиоксидантной системы у мутантных форм амаранта *Amaranthus cruentus* L. 76

Широких И.Г., Огородникова С.Ю., Назарова Я.И., Шуплецова О.Н.
Влияние солевого стресса на растения *Nicotiana tabacum* L. дикого типа и трансформированных геном холиноксидазы (*cod*A) 86

Юсов В.С., Евдокимов М.Г., Кирьякова М.Н., Глушаков Д.А.
Использование генофонда сортов и линий CIMMYT в селекции яровой твердой пшеницы в Западной Сибири 95

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., Хорева В.И., Керв Ю.А., Блинова Е.В., Гнутиков А.А., Родионов А.В., Малышев Л.Л.
Дифференциация сортов овса из коллекции ВИР по степени селекционной проработки на основе метаболомного профилирования 104

Фадеева И.Д., Игнатьева И.Ю., Хакимова А.Г., Митрофанова О.П.
Исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на качество зерна в условиях севера Среднего Поволжья 118

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Тимонова Е.М., Адонина И. Г., Салина Е.А.
Изучение влияния чужеродных транслокаций на показатели андрогенеза *in vitro* у линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) 127

Хатефов Э.Б., Грушин А.А., Бойко В.Н.
Цитогенетические факторы снижения фертильности пыльцы и початка при засорении посевов тетраплоидной кукурузы триплоидными зерновками (*Zea mays* L.) 135

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

Семенова Е.В., Васипов В.В., Анисимова И.Н.
Идентификация дублетных образцов гороха (*Pisum sativum* L.) в коллекции ВИР 147

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Баранова Е.Г., Иваницкий К.И., Сучков В.И.
Род *Nicotiana* L.: обзор признаков, значимых для декоративного растениеводства 157

Баранова О.Г., Третьякова А.С., Лунева Н.Н., Зверев А.А., Кондратков П.В., Терехина Т.А., Хасанова Г.Р., Ямалов С.М., Лебедева М.В.
Межрегиональные особенности таксономического состава сегетальных флор 174

Гаврилова О.А., Фирсов Г.А., Горнов Д.А., Семенов А.Н., Волчанская А.В.
Пыльца представителей рода *Pterocarya* (Juglandaceae), произрастающих в естественных местообитаниях и в условиях Санкт-Петербурга 188

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Лепехов С.Б., Петин В.А., Чебатарева М.В.
Выполненность соломины как важный фактор защиты пшеницы от хлебного пилильщика (*Cephus pygmaeus* L.) на Алтае 199

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Лыжин А.С., Лукъянчук И.В.
Анализ наследования маркера SCAR-R1A, сцепленного с геном *Rpf1* устойчивости к фитофторозной корневой гнили, в гибридном потомстве земляники 208

ОБЗОРЫ

Ахангаран М., Афанасьев Д.А., Чернуха И.М., Машенцева Н.Г., Гаравири М.
Биоактивные пептиды и антипитательные вещества нута: характеристика и свойства (обзор) 214

Бакулина А. В., Новоселова Н. В., Савинцева Л. С., Баталова Г. А.
ДНК-маркеры в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине (обзор) 224

Дунаева С.Е., Красовская Л.С., Гавриленко Т. А.
Сохранение генетических ресурсов рода *Rubus* (Rosaceae) *ex situ* (обзор) 236

ИСТОРИЯ АГРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ВИР. СЛАВНЫЕ ИМЕНА

Хлесткина Е.К.
Стратегия новой «зеленой революции» в селекции пшеницы: к юбилею академика РАН Людмилы Андреевны Беспаловой 254

Хаблова Е.С.
Бюро интродукции ВИР и его взаимодействие с французскими учреждениями в 1920–1930-е гг. (по материалам ЦГАНТД СПб) 259

Кобылянский Владимир Дмитриевич (1928–2022): (памяти ученого) 268

CONTENTS

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

Khlestkina E.K.
Genetic resources in Russia: from collections to bioresource centers 9

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Galasheva A.M., Krasova N.G., Ozherelieva Z.E.
A study of introduced apple cultivars according to the main components of winter hardiness by simulating damaging factors under controlled conditions 31

Eroshenko L.M., Romakhin M.M., Eroshenko N.A., Dedushev I.A., Romakhina V.V., Boldyrev M.A.
Yield, plasticity, stability and homeostasis of spring barley cultivars in the Non-Black Earth Region 38

Zibareva L.N., Filonenko E.S., Suchkova S.A., Savenkova N.V., Nikitin A.I.
Identification and quantification of anthocyanins in honeysuckle under the conditions of Tomsk Province 48

Polonskiy V.I., Gerasimov S.A., Sumina A.V., Zute S.A.
Adaptive potential of oat accessions in the context of their chemical and physical grain characteristics 57

Taipova R.M., Nesterov V.N., Rozentsvet O.A., Kuluev B.R.
Changes in the content of proteins and lipids and in the state of the antioxidant system in mutant forms of *Amaranthus cruentus* L 76

Shirokikh I.G., Ogorodnikova S.Yu., Nazarova Ya.I., Shupletsova O.N.
Effect of salt stress on plants of wild-type *Nicotiana tabacum* L. and transformants with a choline oxidase (*cod*A) gene 86

Yusov V.S., Evdokimov M.G., Kiriakova M.N., Glushakov D.A.
Using the gene pool of CIMMYT cultivars and lines in spring durum wheat breeding in Western Siberia 95

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

Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V., Khoreva V.I., Kerv Y.A., Blinova E.V., Gnutikov A.A., Rodionov A.V., Malyshev L.L.
Assessment of oat varieties with different levels of breeding refinement from the Vavilov Institute's collection applying the method of metabolomic profiling 104

Fadeeva I.D., Ignatieva I.Yu., Khakimova A.G., Mitrofanova O.P.
Source material for breeding winter bread wheat for grain quality in the north of the Middle Volga Region 118

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Timonova E.M., Adonina I.G., Salina E.A.
The influence of combinations of alien translocations on *in vitro* androgenesis in spring common wheat (*Triticum aestivum* L.) lines 127

Khatefov E.B., Grushin A.A., Boyko V.N.
Cytogenetic factors decreasing the fertility of pollen and cobs during clogging of tetraploid maize with triploid grains (*Zea mays* L.) 135

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

Semenova E.V., Vasipov V.V., Anisimova I.N.
Identification of duplicate accessions in the pea (*Pisum sativum* L.) collection at VIR 147

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

Baranova E.G., Ivanitsky K.I., Suchkov V.I.
Genus *Nicotiana* L.: a review of traits significant for ornamental crop production 157

Baranova O.G., Tretyakova A.S., Luneva N. N., Zverev A.A., Kondratkov P.V., Terekhina T.A., Khasanova G.R., Yamalov S.M., Lebedeva M.V.
Interregional features in the taxonomic composition of the Russian segetal floras 174

Gavrilova O.A., Firsov G.A., Gornov D.A., Semenov A.N., Volchanskaya A.V.
Pollen of *Pterocarya* (Juglandaceae) representatives from natural habitats and St. Petersburg environments 188

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Lepekhov S.B., Petin V.A., Chebatareva M.V.
Stem solidness as an important factor for wheat protection from European wheat stem sawfly (*Cephus pygmaeus* L.) in Altai 199

BRIEF REPORTS

Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V.
Analysis of the inheritance of the marker SCAR-R1A, linked to the *Rpf1* red stele root rot resistance gene, in strawberry hybrid progeny 208

SURVEYS

Ahangaran M., Afanasev D.A., Chernukha I.M., Mashentseva N.G., Gharaviri M.
Bioactive peptides and antinutrients in chickpea: description and properties (a review) 214

Bakulina A.V., Novoselova N. V., Savintseva L.S., Batalova G.A.
DNA markers in oat breeding for crown rust resistance (a review) 224

Dunaeva S.E., Krasovskaya L.S., Gavrilenko T.A.
Ex situ conservation of *Rubus* L. (Rosaceae) genetic resources (a review) 236

HISTORY OF AGROBIOLOGICAL RESEARCH AND VIR. NAMES OF RENOWN

Khlestkina E.K.
A strategy of the new "green revolution" in wheat breeding: celebrating the jubilee of Lyudmila A. Bespalova, Full Member of the Russian Academy of Sciences 254

Khablova E.S.
Plant Introduction Bureau of the Institute of Plant Industry and its relations with France in the 1920–1930s (based on the documents from the Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg) 259

Vladimir Dmitrievich Kobylansky (1928–2022): (in memory of the scientist) 268

МОБИЛИЗАЦИЯ И СОХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 575:58:631.52(470+571)
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-9-30

CC BY

Генетические ресурсы России: от коллекций к биоресурсным центрам

Е. К. Хлесткина

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

Автор, ответственный за переписку: Елена Константиновна Хлесткина, director@vir.nw.ru

Биоресурсные коллекции и комплекс технологий по их сохранению, изучению и практическому использованию являются сегодня основой биоэкономики, биобезопасности, продовольственной безопасности. Это фундамент, на котором базируются производственные цепочки, ведущие от фундаментальных исследований к различным технологическим направлениям и отраслям промышленности.
Проводится анализ современного состояния и оценка перспективы развития биоресурсных коллекций Российской Федерации. Рассматривается закономерность трансформации генетических банков в биоресурсные центры и тенденция к интеграционному сетевому взаимодействию коллекций одинакового типа. Отмечаемые тенденции детально анализируются на примере развития коллекций генетических ресурсов растений. Рассматриваются актуальные направления работы с ними, заданные Указами Президента Российской Федерации № 44 «О Национальном центре генетических ресурсов растений» и № 45 «О Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений» от 8 февраля 2022 г.

Ключевые слова: биоресурсные коллекции, биоресурсный центр, генетические ресурсы, генетические технологии, генетический банк, биоэкономика

Благодарности: работа выполнена в рамках государственных заданий по тематическому плану ВИР, проект № 0481-2022-0004 «Совершенствование подходов и методов *ex situ* сохранения идентифицированного генофонда вегетативно размножаемых культур и их диких родичей, разработка технологий их эффективного использования в селекции».
Выражаю признательность ведущим научным сотрудникам ВИР Филипенко Галине Ивановне и Чухиной Ирене Георгиевне за плодотворное обсуждение освещаемых в обзоре вопросов.
Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Хлесткина Е.К. Генетические ресурсы России: от коллекций к биоресурсным центрам. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):9-30. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-9-30

© Хлесткина Е.К., 2022

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-9-30

Genetic resources in Russia: from collections to bioresource centers

Elena K. Khlestkina

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

Corresponding author: Elena K. Khlestkina, director@vir.nw.ru

Collections of bioresources and a set of technologies for their conservation, study and practical use are now the basis of bioeconomy, biosafety, and food security. It is the foundation underpinning production chains, leading from basic research to various technological areas and industries.
An analysis of the current state and an assessment of the prospects for the development of bioresource collections in the Russian Federation are presented. Regularities of the transformation from genebanks into bioresource centers and the trend towards integration network interaction among the collections of the same type are considered. The observed trends are analyzed in detail employing the case study of the development of plant genetic resources collections. The current tendencies of their management set by Decrees of the President of the Russian Federation No. 44 "On the National Center for Plant Genetic Resources" and No. 45 "On the Interdepartmental Commission on the Formation, Preservation and Use of Plant Genetic Resources Collections" dated February 8, 2022, are discussed.

Keywords: bioresource collections, bioresource center, genetic resources, genetic technologies, genebank, bioeconomy

Acknowledgements: the research was performed within the frameworks of the State Tasks according to the theme plan of VIR, Project No. No. 0481-2022-0004 "Improving the approaches and methods for *ex situ* conservation of the identified genetic diversity of vegetatively propagated crops and their wild relatives, and development of technologies for their effective utilization in plant breeding".
The author is grateful to Galina I. Filipenko and Irena G. Chukhina, Leading Researchers of VIR, for fruitful discussions on the issues highlighted in this publication.
The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Khlestkina E.K. Genetic resources in Russia: from collections to bioresource centers. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):9-30. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-9-30

Введение

Биоресурсные коллекции представляют собой часть биологического разнообразия, особо ценную для человека, общества и природы, сохраняемую и управляемую человеком при помощи высокотехнологичных междисциплинарных подходов. Если рассматривать иерархические уровни организации биологического разнообразия (генетическое, видовое и экосистемное), то основной фокус внимания при создании и развитии биоресурсных коллекций сосредоточен на генетическом разнообразии (внутривидовом разнообразии или разнообразии генов и их вариантов – аллелей). Именно генетическое разнообразие и собственно генетические ресурсы представляют наибольшую ценность для современных геномных и генетических исследований, развития генетических технологий и современных направлений медицины, аграрной и биотехнологической промышленности.

К биоресурсным коллекциям предъявляют высокие требования. Они отражены в следующем определении:

Биоресурсная коллекция (БРК) – это целенаправленно создаваемое/созданное научно систематизированное собрание биологических объектов естественного и/или искусственного происхождения, обладающее общим набором специфических характеристик, сохраняемое в контролируемых условиях с соблюдением чистоты и подлинности (аутентичности) материала и используемое для проведения научных исследований, прикладных разработок и образовательного процесса.

Каждая биоресурсная коллекция неразрывно связана с каким-либо профильным научным или научно-образовательным учреждением. Есть научные организации, для которых сохранение определенной биоресурсной коллекции является основной задачей. Такие учреждения называют генбанками.

Генетический банк (генбанк) – научное учреждение, сохраняющее на долгосрочной основе генетические ресурсы (растений, животных, микроорганизмов) вне мест их естественного обитания или разведения, обладающее необходимым инструментально-методическим и инфраструктурным комплексом для этих работ.

Сегодня, ввиду значимости биоресурсных коллекций на пути перехода к новому технологическому укладу, к биоэкономике, возрастает потребность в интенсивном их изучении и раскрытии их потенциала для создания новых технологий и инновационной продукции. В связи с этим актуальной является тенденция трансформации генбанков (или включения отдельных коллекций) в крупные биоресурсные центры (центры генетических ресурсов), оснащенные надлежащей инфраструктурой и комплексом технологий не только для сохранения, но и активного современного изучения и практического использования генетических ресурсов.

Целью настоящего обзорного исследования является анализ современного состояния и оценка перспективы развития биоресурсных коллекций Российской Федерации.

Началом систематического сбора и изучения биологического разнообразия в России можно считать учреждение Петром I в 1714 г. Кунсткамеры и Аптекарского огорода. Из зоологических коллекций Кунсткамеры вырос Зоологический музей Императорской академии наук, ныне Зоологический институт РАН – держатель одной из крупнейших и старейших зоологических коллекций в мире. Ботанические коллекции Кунсткамеры дали начало Ботаническому музею Императорской академии наук, а на базе Аптекарского огорода был создан Императорский ботанический сад, объединенные в 1931 г. в одно учреждение – Ботанический институт Академии наук СССР, ныне Ботанический институт имени В.Л. Комарова РАН (Geltman, 2011, 2014; Hartanovich, 2011; Baranov, Bobrov, 1957).

Первая в России научная коллекция винограда – Ампелографическая коллекция «Магарач». Началом ее основания считается 1814 г., когда на землях Императорского Никитского ботанического сада в Крыму были высажены лозы нескольких десятков лучших сортов винограда, завезенных из Франции; уже через 12 лет после этого она насчитывала 300 сортов из Европейских стран и Российской Империи, а сегодня содержит более 4100 образцов (Avidzba et al., 2015; Polulyakh et al., 2017).

На рисунке 1 проиллюстрировано генетическое и фенотипическое разнообразие созданных и/или изучаемых/возделываемых в Крыму сортов винограда на примере шести сортов из «Атласа к ампелографии Крыма», выпущенного в 1904 г. (Korzhinsky, 1904).

Огромное значение для развития деятельности в сфере генетических ресурсов растений не только в нашей стране, но и во всем мире имело создание в 1894 г. при Ученом комитете Министерства земледелия и государственных имуществ Бюро по прикладной ботанике. Бюро было основано в целях совершенствования сельского хозяйства, снижения рисков неурожаев и повышения экономической эффективности сельского хозяйства. Его создание положило начало систематической работе по изучению и оценке разнообразия сельскохозяйственных культур на территории Российской Империи с привлечением специалистов из Императорского Санкт-Петербургского ботанического сада. Уже в 1906 г. директор Бюро Роберт Эдуардович Регель представил на международной выставке в Милане коллекцию ячменей Бюро, которая получила высшую награду мероприятия (Regel, 1915).

К 1914 г. коллекция Бюро, пополняемая первоначально преимущественно сборами в пределах Российской Империи, насчитывала более 14 000 образцов, включая 4100 образцов пшеницы, более 2900 – ячменя, более 1000 – овса, около 400 – ржи. Гербарий Бюро, который к тому времени составлял более 10 000 листов (Loskutov, 2009), позже вырос в один из трех крупнейших в мире гербариев культурной флоры – Гербарий культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (Гербарий ВИР [WIR]) (Smekalova et al., 2012; рис. 2).

В 1920 г. руководителем учреждения стал Николай Иванович Вавилов. Он не просто масштабировал работу по сбору и изучению сортов сельскохозяйственных растений, но разработал системный научно обоснованный подход к сохранению и рациональному использованию генетического разнообразия культурных растений и их диких родичей, который позже переняли во многих странах мира. Вместе со своими соратниками Н. И. Вавилов провел 180 экспедиций в 65 странах мира (Goncharov, 2014; рис. 3). Первой зарубежной экспедицией Н. И. Вави-

Рис. 1. Сорта винограда из «Атласа к ампелографии Крыма» (по: Korzhinsky, 1904): а – 'Туле Никитский', **б** – 'Кокур белый', **в** – 'Крымский черный', **г** – 'Шасля рассеченный', **д** – 'Асма черный', **е** – 'Жемчуг Гартвиса'

Fig. 1. Grapevine cultivars from the Atlas to the Crimean Ampelography (from: Korzhinsky, 1904): а – 'Gule Nikitsky', **б** – 'Kokur Bely', **в** – 'Krymsky Cherny', **г** – 'Shaslya Rassechenny', **д** – 'Asma Cherny', **е** – 'Zhemud Gartvisa'

а

б

в

г

Рис. 2. Из гербария ВИР [WIR]:
а – структура фондов Гербария; **б** – разновидность пшеницы, названная в честь Н. И. Вавилова *Triticum dicoccoides* var. *vavilovii* Jakubz. (1956 год); **в** – Голотип сорта айвы (*Cydonia oblonga* subsp. *intergerrima* var. *urceolata* Lobacz.) 'Джардан' (1972 год); **г** – Номенклатурный стандарт сорта картофеля (*Solanum tuberosum* L.) 'Даная' (2018 год)
(фото И. Г. Чухиной, Л. Ю. Шипилиной)

Fig. 2. From the Herbarium of VIR [WIR]:
а – the structure of the Herbarium's funds; **б** – a variety of wheat named after N. I. Vavilov *Triticum dicoccoides* var. *vavilovii* Jakubz. (1956); **в** – the quince variety holotype (*Cydonia oblonga* subsp. *intergerrima* var. *urceolata* Lobacz.) 'Dzhardan' (1972); **г** – a nomenclatural standard reference of the potato cultivar (*Solanum tuberosum* L.) 'Danaya' (2018)
(photos by I. G. Chukhina and L. Yu. Shipilina)

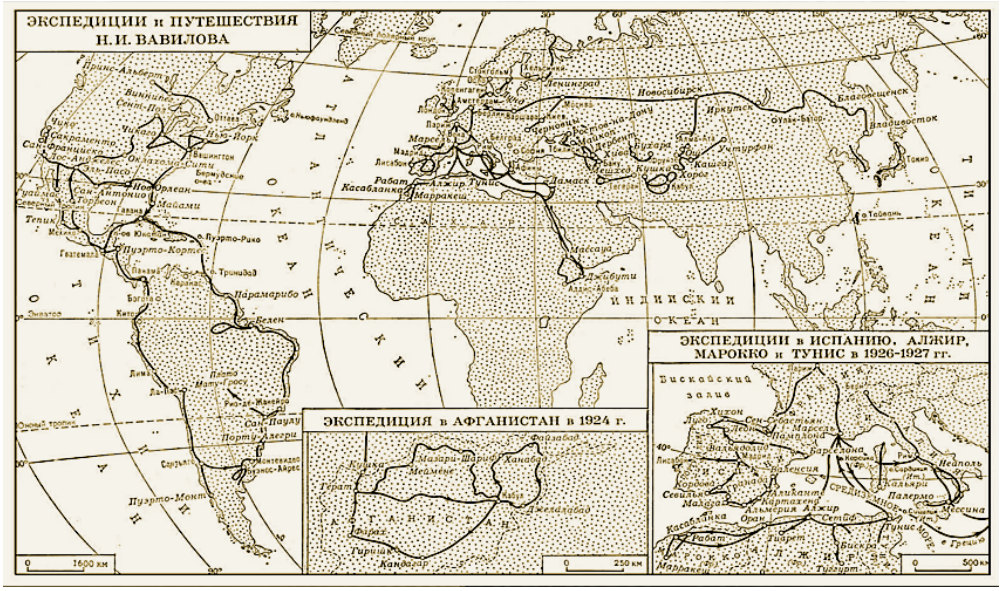


Рис. 3. Маршруты путешествий и экспедиций Н. И. Вавилова в 1916–1940 гг. (по: Goncharov, 2014)

Fig. 3. N. I. Vavivov's trip itineraries in 1916–1940 (from: Goncharov, 2014)

лова была поездка в 1916 г. в Иран. На основе наблюдений, сделанных в ходе поездки, и дальнейшего изучения собранного материала Николай Иванович сформулировал закон гомологических рядов в наследственной изменчивости (Vavilov, 1920), а через несколько лет представил следующее открытие – центры происхождения культурных растений (Vavilov, 1926). Эти два фундаментальных открытия легли в основу научно систематизированного поиска и сбора наиболее ценных представителей культурной флоры. Результат многолетних трудов Вавилова и его соратников – первая в мире коллекция культурных растений и их диких родичей – признается самой ценной и уникальной, а подхваченные идеи Вавилова позволили к настоящему времени по всему миру создать около 10 крупных и несколько сотен небольших коллекций, в совокупности которых надежно сохраняется основа глобальной продовольственной безопасности (FAO, 2010). Бюро по прикладной ботанике в 1924 г. было преобразовано во Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур (позднее переименован во Всесоюзный институт растениеводства – ВИР).

Вавиловскую коллекцию удалось сохранить в годы Великой Отечественной войны – эвакуировать из осажденного города ее не успели, сотрудники были вынуждены трудиться в тяжелейших условиях блокады. Работая при крайнем физическом истощении в промерзших помещениях института, без воды, электричества, под непрерывным артобстрелом, они сохранили, многие ценой собственной жизни, для будущих поколений мировую коллекцию культурных растений и их диких родичей (Loskutov, 2021).

В 1976 г. инфраструктура ВИР дополнилась низкотемпературным хранилищем в п. Ботаника Краснодарского края (Silaeva, 2012; Gerasimova, 2019). С развалом СССР ВИР утратил часть инфраструктуры в виде опытных станций, отошедших со странами ближнего зарубежья, а опытные станции, остававшиеся в стране, выделились в отдельные юридические лица. Однако в конце 2014 г. ВИР был реорганизован в Федеральный исследовательский центр (один из пяти первых ФИЦ, созданных в стране по инициативе Федерального агентства научных организаций России) путем присоединения 11 филиалов (опытных станций и Кубанского генетического банка семян). Коллекция ВИР насчитывает более 320 тыс. образцов, она структурируется по направлениям: зерновые (в нем отдельно выделяется коллекция пшеницы и тритикале и коллекция овса, ржи и ячменя), крупяные, зернобобовые, плодовые, овощные и бахчевые, масличные и прядильные культуры, картофель и многолетние кормовые травы (рис. 4). Видовое разнообразие коллекции (более 2 тыс. видов) охватывает значительную часть видов растений, используемых человеком (по разным оценкам от 2550 до 3000 видов (Wulff, Maleeva, 1969; Kamelin, 2005), и представляет собой самый ценный для жизнедеятельности человека генофонд и колоссальное генетическое разнообразие – например, один только вид *Triticum aestivum* L. (пшеница мягкая) в коллекции ВИР представлен более чем 30 тысячами сортов и ландрасов этой культуры из самых разных уголков планеты (Ozerskaya, Ukhatova, 2020; Report…, 2020).

Современные информационные и биологические технологии для сохранения и изучения генетических ресурсов

Современный уровень работы с коллекциями связан с целым перечнем технологий, примеры которых приведены в таблице.

Поддержание коллекций генетических ресурсов растений *ex situ* (в генбанках) включает, во-первых, сохранение генетических ресурсов растений в живом виде, сюда относятся разные виды работ по сохранению в контролируемых условиях (длительное хранение образцов семян в низкотемпературных хранилищах, хранение образцов вегетативно размножаемых культур в крио- и *in vitro* коллекциях), сохранение образцов многолетних культур в полевых условиях, размножение образцов коллекции для поддержания всхожести семян и получения свежих репродукций; во-вторых, закладку генетических ресурсов растений на хранение с учетом безопасного дублирования. Для полноценного выполнения генетическим банком своих функций необходимо реализовать два типа хранения – базовое и активное.

Рис. 4. Из коллекции ВИР.
Фото А. А. Леншина (ВИР), Е. К. Хлесткиной (ВИР), А. Г. Елацковой (Кубанская опытная станция – филиал ВИР)

Fig. 4. From the collection of VIR.
Photos by A. A. Lenshin, VIR, E. K. Khlestkina, VIR, and A. G. Elatskova, Kuban Experiment Station of VIR

Таблица. Современные информационные и биологические (в том числе генетические, геномные, постгеномные) технологии для сохранения и изучения генетических ресурсов

Table. Modern information and biological (including genetic. genomic, and postgenomic) technologies for genetic resources conservation and studying

Группа технологий	Назначение с учетом современных трендов в науке и экономике	Примеры технологий	Ссылки
Технологии сохранения генетических ресурсов	Сохранение физических носителей максимально возможного генетического разнообразия в интересах биомедицины, экологии, сельского хозяйства и ряда других отраслей экономики	Технологии сохранения генетических ресурсов *ex situ*[1], в том числе, в условия *cryo* и *in vitro* и т. д. Технологии сохранениz генетических ресурсов *in situ*[2]	Dunaeva et al., 2017; Ukhatova, Gavrilenko, 2018; Efremova et al., 2020; Gavrilenko, Chukhina, 2020; Khlestkina, Chukhina, 2020
Технологии изучения генетических ресурсов и технологии расширения генетического разнообразия	Развитие персонализированных подходов в медицине и питании, а также иных современных подходов, направленных на улучшение здоровья и повышение качества жизни населения, развитие наукоемких энергосберегающих технологий создания сырья с заданными свойствами для различных отраслей промышленности.	Геномные и омиксные технологии, технологии хромосомной, генной и клеточной инженерии, технологии генетического редактирования, технологии генетической паспортизации	Badaeva, Salina, 2013; Khlestkina, 2013; Puzyrev, 2014; Loskutov et al., 2016; Khlestkina et al., 2017; Ivanova et al., 2018; Suprun et al., 2018; Elkonin et al., 2019; Khrabrov et al., 2019; Korotkova et al., 2019; Kuluev et al., 2019; Suprun et al., 2019; Voronkova et al., 2019; Akhmetshina et al., 2020; Antonova et al., 2020; Kamnev et al., 2020; Makarova, 2020; Rosanova, Khlestkina, 2020; Strygina, Khlestkina, 2020; Abdullaev et al., 2021; Anisimova et al., 2021; Khrabrov et al., 2021; Lukina et al., 2021; Pendinen, 2021; Rigin et al., 2021; Shelenga et al., 2021;

Таблица. Окончание

Table. The end

Группа технологий	Назначение с учетом современных трендов в науке и экономике	Примеры технологий	Ссылки
Цифровые и информационные технологии в сфере биоресурсных коллекций	Обеспечение системы надежного хранения и эффективного доступа к информации о генетическом разнообразии различных биологических объектов и ее анализ посредством применения инструментов искусственного интеллекта с целью обработки больших данных, для обеспечения охраны приоритета в интеллектуальной собственности, внедрения в медицину и сельское хозяйство технологий цифровых двойников	Цифровые технологии документирования коллекций генетических ресурсов растений (паспортные, описательные и оценочные базы данных образцов коллекции)[3-5]. Информационная система по биоресурсным коллекциям институтов ФАНО России. Национальная база генетической информации на базе НИЦ Курчатовский Институт (в стадии создания). Цифровой гербарий МГУ	Seregin, 2017; Lashin et al., 2018

Примечание: [1] Сохранение генетических ресурсов растений *ex situ* включает сбор образцов, их передачу и хранение за пределами первоначальных мест обитания популяций данного вида (или возделывания сорта) – в генетических банках, коллекциях ботанических садов, питомниках.

[2] Сохранение генетических ресурсов растений *in situ* – сохранение, регулирование и мониторинг популяций отдельных видов в их естественной среде обитания или там, где они приобрели свои отличительные характеристики.

[3] Паспортные данные образца – информация, содержащая максимально детальные сведения об образце: номера генбанка – держателя образца и его донора; страна/район происхождения; таксономическая принадлежность; название; дата включения в коллекцию; место сбора и его характеристика, в том числе географические координаты; статус образца; жизненную форму образца; места и годы репродукций; даты закладки на определенные типы хранения и иные значимые сведения способствующие идентификации образца.

[4] Описательные данные образца – информация, содержащая сведения об основных простых наследуемых характеристиках (дескрипторах), проявление которых не зависит от условий внешней среды (по сути – генетический паспорт, основанный на морфологических генетических маркерах).

[5] Оценочные данные образца – информация, содержащая сведения о значении качественных и количественных признаков образца, полученных в процессе его оценки, осуществляемой, как правило, в разных эколого-географических условиях в течение ряда лет квалифицированными специалистами; данная информация необходима для выявления селекционной значимости образца и его агроклиматических потребностей и определяет его целевое использование в научно-исследовательском и селекционном процессах.

Note: [1] *Ex situ* plant genetic resources conservation includes collecting the plant germplasm, its transfer and preservation beyond the initial habitats of the species' populations (or a cultivar's cultivation) in the genebanks, botanical garden collection or nurseries.

[2] *In situ* plant genetic resources conservation, regulation and monitoring of the populations of individual species within their natural habitats or the localities where they have acquired their distinctive characteristies.

[3] Passport data of an accession: information containing the maximum detailed information about the accession: number of the holder genebank and its donor; country/area of origin; taxonomic attribution; name; date of entry into the collection; collecting site and its description, including geographic coordinates, the accession's status and life form; sites and years of its reproductions; dates of placement for certain storage types, and other meaningful information helping to identify the accession.

[4] Descriptive data of an accession: information on the simple main heritable traits (descriptors) whose exhibition does not depend on the environmental conditions (in fact, the genetic passpot based on the morphological genetic markers).

[5] Evaluation data of an accession: information containing data on the significance of the accession's qualitative and quantitative properties obtained in the process of its assessment performed, as a rule, under different ecogeographic conditions during several years by qualified experts; this kind of information is required for identifying the breeding value of the accession and its agroclimatic needs and finding its targeted use in the research and plant breeding processes.

Активное хранение – хранение семян образцов генетических ресурсов растений (с регулярным обновлением репродукций семян), предназначенных для восстановления всхожести, описания, оценки, предоставления по заявкам научно-исследовательских и образовательных учреждений

Базовое хранение – хранение семян образцов коллекции в строго контролируемых условиях температуры и влажности (с регулярным тестированием семян на жизнеспособность), предназначенных исключительно для восстановления образцов в активном хранении

Помимо этого, целесообразно резервное хранение (депозитарий) семян образцов коллекции в особо защищенных условиях (вне помещений генбанка, где осуществляется активное и базовое хранение), предназначенных исключительно для восстановления систем активного и базового хранения в случае утраты последних при возникновении чрезвычайной ситуации природного или техногенного характера.

Для идентификации образцов коллекций и в более узком практическом применении (например, в селекции и семеноводстве растений, селекции и разведении животных и т. д.) применяют генетическую паспортизацию.

Термин «генетический паспорт» широко используется в отношении человека, животных, растений, микроорганизмов как в актах федерального законодательства и юридической литературе (Lyzhin, 2019; Popova, 2019; On seed production…, 2021; Tuzhilova-Ordanskaya, Akhtyamova, 2021), так и в научной литературе (Zaitsev et al., 2017; Baranov, Baranova, 2018; Fomina et al., 2020a; Klimenko et al., 2020; Popov et al., 2020; Bagmet et al., 2021a), где несмотря на разные формулировки, в целом означает документ, отражающий отличительные генетические особенности либо индивидуума (если речь о человеке), либо сорта/породы/штамма (если речь идет о животных, растениях, микроорганизмах соответственно), и позволяет отличить его от остальных индивидуумов/сортов/пород/штаммов соответствующего вида.

В семеноводстве растений наличие генетического паспорта сорта (гибрида) позволяет осуществлять контроль за сортовым соответствием партий семян и посевов, а также защиту прав обладателей интеллектуальной собственности при использовании их селекционных достижений.

Генетический паспорт как документ, отражающий отличительные генетические особенности сорта или гибрида, формируется на основе результатов оценки по генетическим маркерам.

К генетическим маркерам относят три основных типа маркеров (Khlestkina, 2013):

– морфологические генетические маркеры (признаки, по которым производится описание сортов при оценке их на оригинальность, однородность и стабильность (General Introduction…, 2002);

– белковые генетические маркеры (по запасным белкам семян, спектры которых строго наследуются; (Konarev, 2000);

– ДНК-маркеры (Khlestkina, 2013).

На основе многолетней мировой практики, касающейся семенного контроля, из трех типов генетических маркеров (морфологические, белковые и ДНК-маркеры) в качестве обязательных остаются только морфологические генетические маркеры, тогда как применение остальных (белковые маркеры и ДНК-маркеры) носит рекомендательный характер. Они могут использоваться на добровольной основе для защиты охраняемых РИД по инициативе патентообладателей или в арбитражных делах при установлении сортовой идентичности семенных партий. Белковые маркеры предложены в конце 1960-х годов. ВИР и рекомендованы ISTA к использованию в семеноводстве и семенном контроле в 1980 г. Они не утратили своей актуальности. Стандартные арбитражные методики, разработанные ВИР, включены в международные правила семенного контроля (по пшенице, ячменю, райграсу, гороху, кукурузе и ряду других культур; при этом доказано, что методические указания, разработанные для основных культур, подходят для анализа широкого спектра родственных культур – например, методические указания, разработанные для гороха, подходят практически для всех бобовых, методики анализа капусты – практически для всех капустных овощных культур и т. д.) (Konarev, 2000).

ДНК-маркеры (для генетических паспортов растений оптимальны микросателлитные маркеры) применимы в качестве дополнительного метода к морфологическим генетическим маркерам в случае вегетативно-размножаемых культур, для которых невозможно применение белковых генетических маркеров. Генетическую паспортизацию и генетический паспорт, разрабатываемые при помощи анализа ДНК называют еще молекулярно-генетической паспортизацией и молекулярно-генетическим паспортом, соответственно (Gavrilenko, Chukhina, 2020; Klimenko et al., 2020).

В фундаментальных научных исследованиях и в работе с биоресурсными коллекциями микросателлитные маркеры используются широко для разных культур (Khlestkina et al., 2004; Khlestkina et al., 2006; Suprun et al., 2019; Klimenko et al., 2020), тогда как в практику семенного контроля в производственной сфере их вводят с осторожностью ввиду высоких требований к квалификации специалистов, выполняющих анализ. Международной ассоциацией по семенному контролю (ISTA) ДНК-анализ был впервые включен в международные правила анализа семян для одной только культуры (пшеница) в 2017 г. (DNA-based methods…, 2019) после 8 лет тщательной проработки вопроса со стороны рабочей группы ISTA по ДНК и после 24 лет с начала использования микросателлитного анализа для маркирования пшеницы в научно-исследовательской практике; за этот период, с 1993 по 2017 вышло около 1500 научных статей по микросателлитному маркированию пшеницы (согласно данным Scopus; результаты поиска по ключевым словам «wheat AND microsatellite OR wheat AND ssr» в названиях, аннотациях, списках ключевых слов (TITLE-ABS-KEY) в базе данных Scopus (www.scopus.com), доступ 30.12.2021). Помимо задач сортовой идентификации, отдельные специфичные ДНК-маркеры используются для диагностики аллелей хозяйственно ценных генов (Suprun et al., 2018; Khrabrov et al., 2019). Эти данные могут добавляться к молекулярно-генетическому паспорту, но сами по себе в отдельности не позволяют отличить сорт от всех остальных сортов соответствующего вида. Во избежание путаницы ДНК-анализ, проводимый для целей диагностики, не рекомендуется называть генетической паспортизацией.

Для идентификации сортового соответствия семенного материала важно иметь эталоны селекционных достижений, сохраняемых в коллекциях ГРР. В настоящее время особое внимание уделяется созданию номенкла-

турных стандартов как защищенных носителей подлинности генетической информации селекционных достижений (Antonova et al., 2020; Efremova et al., 2020; Fomina et al., 2020a, 2020b; Gavrilenko, Chukhina, 2020; Khlestkina, Gavrilenko, 2020; Klimenko et al., 2020; Rybakov et al., 2020; Bagmet et al., 2021a, 2121b; Bagmet, Shlyavas, 2021; Kamnev et al., 2021; Tikhonova et al., 2021; Bagmet et al., 2022).

Централизованный учет биоресурсных коллекций и их классификация по направлениям

В 2015 по инициативе Федерального агентства научных организаций России началась деятельность по учету российских биоресурсных коллекций, которые к тому моменту поддерживались во многих учреждениях биологического профиля, а также научных организациях в сфере сельскохозяйственных наук и медицинских наук. На начало 2017 года было зарегистрировано 166 коллекций. На конец 2018 года – 252 коллекции, из них 44 коллекции микроорганизмов, 16 коллекций культур клеток, 82 коллекции сельскохозяйственных растений, 48 гербарных коллекций, 23 коллекции диких и лабораторных животных, 15 музейных зоологических коллекций животных, 9 коллекций сельскохозяйственных животных, 15 коллекций биоматериалов человека (Kolchanov, 2019; Lashin et al., 2018). Для учета коллекций выделены 10 направлений: 1) коллекции микроорганизмов, включая патогенные, непатогенные, биотехнологические; 2) коллекции культур клеток человека и животных; 3) коллекции сельскохозяйственных растений; 4) гербарные фонды биологического разнообразия растений; 5) зоологические коллекции животных; 6) коллекции диких и лабораторных животных, находящихся в живом разведении; 7) коллекции сельскохозяйственных животных и птицы; 8) коллекции биологических материалов человека; 9) живые коллекции природной флоры; 10) коллекции морских и пресноводных организмов в живом разведении), приведенных на рисунке 5. На этом рисунке также обозначены держатели ключевых коллекций по каждому направлению, список составлен на основе данных портала, созданного для учета коллекций (Lashin et al., 2018) и сведениях о победителях конкурса поддержки биоресурсных коллекций (Protocol No. 2021-1930-FP5-9/3…, 2021).

К самым значимым и крупным в своих направлениях относятся следующие коллекции Российской Федерации:

– коллекция генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей ВИР имени Н.И. Вавилова (Санкт-Петербург), которая формировалась более 100 лет, старейшая и одна из крупнейших и богатейших по ботаническому разнообразию коллекций культурных растений в мире, насчитывающая более 320 тыс. образцов;

– коллекция генетических ресурсов мировой фауны Зоологического института РАН (Санкт-Петербург), одна из крупнейших и старейших зоологических коллекций в мире, насчитывающая более 60 млн единиц хранения;

– пять российских гербариев, имеющих статус специализированного гербария мирового значения, включая гербарии Ботанического института РАН (Санкт-Петербург), Главного ботанического сада РАН (Москва), Московского государственного университета, ВИР имени Н.И. Вавилова (Санкт-Петербург) и БПИ ДВО РАН (Владивосток); Гербарий ВИР, кроме этого, входит в тройку крупнейших мировых гербариев культурной флоры;

– Всероссийская коллекция микроорганизмов (ВКМ) ФИЦ ПНЦБИ РАН (Пущино);

– коллекция промышленных микроорганизмов (БРЦ ВКПМ) НИЦ Курчатовский институт (Москва), ведущая свое начало с 1974 года;

– Всероссийская государственная коллекция штаммов микроорганизмов, используемых в ветеринарии и животноводстве (ВКШМ) ФГБУ ВГНКИ (Москва);

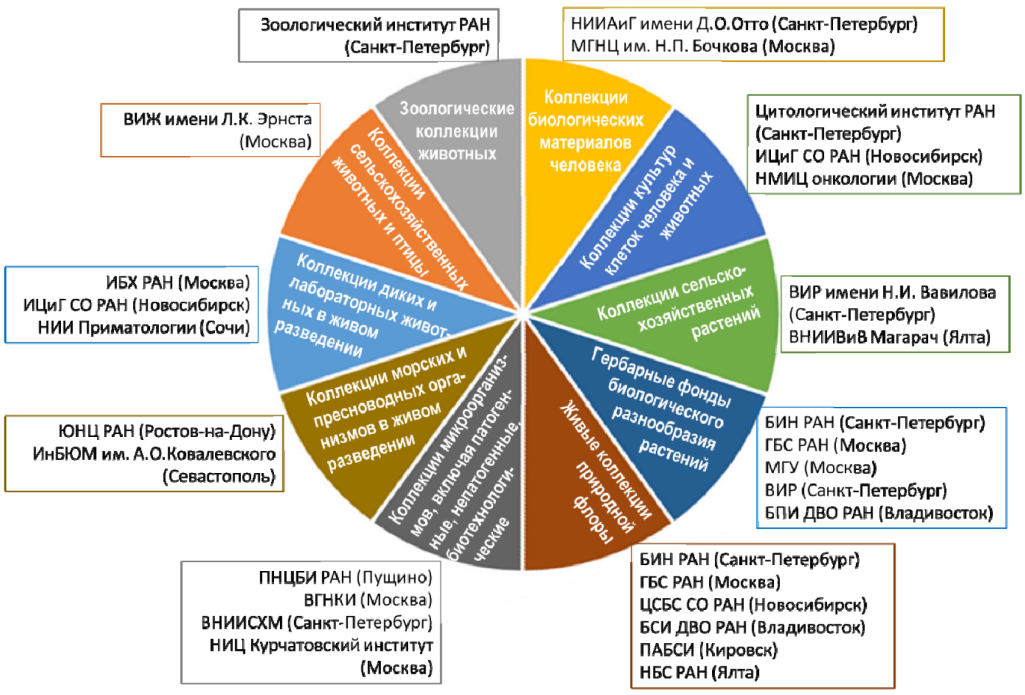


Рис. 5. Классификация и организации-держатели основных биоресурсных коллекций в России

Fig. 5. Classification and organizations of the main bioresource collection holders in Russia

– коллекция полезных микроорганизмов сельскохозяйственного назначения (ВКСМ) ФГБНУ ВНИИСХМ (Санкт-Петербург);

– коллекция культур клеток позвоночных ФГБУН Института цитологии РАН (Санкт-Петербург);

– коллекция клеточных линий животных и человека ИЦиГ СО РАН (Новосибирск);

– коллекция клеточных линий и первичных опухолей человека НМИЦ онкологии имени Н.Н. Блохина (Москва);

– биоресурсные коллекции лабораторных животных SPF-статуса ИБХ РАН (Москва) и ИЦиГ СО РАН (Новосибирск);

– и другие.

В 2018 г. был издан Указ Президента Российской Федерации № 680 «О развитии генетических технологий в Российской Федерации», а в 2019 г. вслед за этим разработана и утверждена (постановление Правительства Российской Федерации от 22 апреля 2019 г. № 479) Федеральная научно-техническая программа развития генетических технологий на 2019–2027 гг., одним из запланированных результатов которой является создание и функционирование биоресурсных центров (БРЦ), обеспечивающих формирование, хранение и предоставление образцов коллекций в соответствии с мировыми стандартами.

К тесной связке вопросов генетических технологий с биоресурсными коллекциями привело понимание того, что в условиях глобализации и широкого общего доступа к депозитариям геномных и генетических данных мало овладеть технологиями редактирования – если не будет в руках уникального генетического разнообразия, биоресурсных коллекций, то все результаты будут вторичными, не новыми и неконкурентными. Именно уникальное генетическое разнообразие коллекций дает материал для поиска новых генов-мишеней через современные генетические, геномные и омиксные исследования.

Внимание к биоресурсным коллекциям в рамках реализации Федеральной научно-технической программы развития генетических технологий на 2019–2027 гг. позволило в рамках специального конкурса 2021 г. поддержать 15 проектов, охватывающих более трех десятков коллекций с целью их развития в направлении повышения доступности и востребованности образцов, развития функций, внедрения и (или) совершенствования стандартов, развития материально-технической базы коллекции, развития информационной инфраструктуры, расширения сетевого взаимодействия биоресурсных коллекций, характеризации (в том числе генотипирования) образцов (Protocol No. 2021-1930-FP5-9/3…, 2021).

Это был первый важный шаг на пути к интеграционному сетевому взаимодействию коллекций одинакового типа. Следующим шагом стал Указ об образовании на базе ВИР имени Н.И. Вавилова первого Национального биоресурсного центра по отдельному направлению (Указ Президента Российской Федерации № 44 от 8 февраля 2022 года «О Национальном центре генетических ресурсов растений»; рис. 6).

На примере этого пилотного центра будет отработан механизм функционирования БРЦ по сетевому принципу, появится первый полный Национальный каталог особо ценных образцов генетических ресурсов растений. Будут разработаны предложения по законодательному регулированию условий доступа к материалам внесенных в национальный каталог и содержащих ценные наследственные признаки образцов генетических ресурсов растений. Будет разработан и утвержден единый реестр методик сбора, хранения, комплексной оценки и использования образцов генетических ресурсов растений, который будет динамично развиваться с появлением новых методов научных исследований и перспективных технологий.

Для обеспечения гарантированного долгосрочного сохранения, поддержания и воспроизводства образцов, внесенных в Национальный каталог, будет развиваться специализированная новая инфраструктура, включающая в том числе, новый криобанк, центр хранения и обработки информации о генетических ресурсах, резервное хранилище (депозитарий) семян ценных образцов генетических ресурсов растений на случай возникновения чрезвычайных ситуаций. Помимо этого, под эгидой Национального центра будет активно развиваться экспедиционная деятельность для работ по *in situ* сохранению ГРР и для пополнения Национального каталога. Особое внимание будет также уделено пополнению гербария Национального центра, определению правил и общих принципов описания образцов генетических ресурсов растений, в том числе сортов и гибридов сельскохозяйственных культур отечественной селекции. Национальный центр будет осуществлять международное сотрудничество (с соблюдением интересов Российской Федерации в сферах научно-технологического развития и продовольственной безопасности) по вопросам, связанным с изучением, сохранением и воспроизводством генетических ресурсов.

Деятельность Национального центра генетических ресурсов растений будет координироваться Межведомственной комиссией по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений (образованной Указом Президента Российской Федерации № 45 «О Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений» от 8 февраля 2022 года; рис. 7).

УКАЗ

ПРЕЗИДЕНТА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

О Национальном центре генетических ресурсов растений

В целях обеспечения научно-технологического развития Российской Федерации и комплексного решения задач ускоренного развития генетических технологий п о с т а н о в л я ю:

1. Образовать на базе федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И.Вавилова» Национальный центр генетических ресурсов растений (далее – Национальный центр).

2. Возложить координацию деятельности Национального центра на Межведомственную комиссию по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений.

3. Установить, что основными функциями Национального центра являются:

а) формирование и пополнение национального каталога особо ценных образцов генетических ресурсов растений (далее – национальный каталог), включающего в себя в том числе образцы генетических ресурсов сельскохозяйственных растений, а также обеспечение гарантированного долгосрочного сохранения, поддержания и воспроизводства образцов, внесенных в национальный каталог;

б) разработка методик сбора, хранения, комплексной оценки и использования образцов генетических ресурсов растений, в том числе с применением современных методов научных исследований, передовых идей и перспективных технологий;

в) проведение мониторинга состояния генетических ресурсов растений в местах их естественного произрастания и выращивания;

г) осуществление поиска и (или) сбора новых и ценных образцов генетических ресурсов растений в местах их естественного произрастания и выращивания (с соблюдением методик сбора таких образцов) для пополнения национального каталога и наращивания научного потенциала Национального центра;

д) пополнение в научных целях гербария Национального центра, определение правил и общих принципов описания образцов генетических ресурсов растений, в том числе сортов и гибридов сельскохозяйственных культур отечественной селекции, включенных в состав указанного гербария;

е) создание и развитие инфраструктуры Национального центра, в том числе криобанка и центра хранения и обработки информации о генетических ресурсах растений;

ж) обеспечение по согласованию с Межведомственной комиссией по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений доступа к материалам внесенных в национальный каталог и содержащих ценные наследственные признаки образцов генетических ресурсов растений;

з) ведение баз данных, содержащих сведения об образцах генетических ресурсов растений, и организация проведения экспертизы паспортных, описательных и оценочных данных указанных образцов, внесенных в национальный каталог и (или) содержащихся в коллекциях генетических ресурсов растений, сформированных в государственных научных и образовательных организациях, осуществляющих деятельность на территории Российской Федерации;

и) взаимодействие с государственными научными и образовательными организациями и организациями с государственным участием, осуществляющими исследования (разработки), связанные с изучением и использованием генетических ресурсов растений, в том числе по вопросам создания на территории Российской Федерации на межведомственной основе резервного хранилища (депозитария) семян ценных образцов генетических ресурсов растений на случай возникновения чрезвычайной ситуации;

к) осуществление международного сотрудничества (с соблюдением интересов Российской Федерации в сферах научно-

технологического развития и продовольственной безопасности) по вопросам, связанным с изучением, сохранением и воспроизводством генетических ресурсов растений.

4. Министерству науки и высшего образования Российской Федерации оказывать федеральному государственному бюджетному научному учреждению «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И.Вавилова» содействие в связи с образованием на его базе Национального центра, в том числе принять меры:

а) по сохранению закрепленных за федеральным государственным бюджетным научным учреждением «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И.Вавилова» земельных участков, предназначенных для сохранения, поддержания и воспроизводства особо ценных образцов генетических ресурсов растений, внесенных в национальный каталог;

б) по организации централизованного информационного учета коллекций генетических ресурсов растений, сформированных в государственных научных и образовательных организациях, осуществляющих деятельность на территории Российской Федерации;

в) по сохранению и развитию кадрового потенциала организаций, осуществляющих исследования (разработки), связанные с изучением и использованием генетических ресурсов растений.

5. Финансирование расходов, связанных с образованием Национального центра и организацией его деятельности, осуществляется за счет бюджетных ассигнований, предусматриваемых в федеральном бюджете Министерству науки и высшего образования Российской Федерации на реализацию государственной программы в области научно-технологического развития, а также иных источников.

6. Правительству Российской Федерации:

а) в 4-месячный срок:

определить объем и порядок финансирования мероприятий, связанных с реализацией настоящего Указа;

привести свои акты в соответствие с настоящим Указом;

б) в 6-месячный срок:

разработать и утвердить программу развития Национального центра;

обеспечить при необходимости внесение в законодательство Российской Федерации изменений, направленных на реализацию настоящего Указа;

принять иные меры по реализации настоящего Указа.

7. Настоящий Указ вступает в силу со дня его подписания.

Президент
Российской Федерации В.Путин

Москва, Кремль
8 февраля 2022 года
№ 44

Рис. 6. Указ Президента Российской Федерации № 44 от 8 февраля 2022 года «О Национальном центре генетических ресурсов растений» (URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202080014)

Fig. 6. Decree of the President of the Russian Federation No 44 dated February 8, 2022 "On the National Center for Plant Genetic Resources" (URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202080014)

УКАЗ

ПРЕЗИДЕНТА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

О Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений

В целях обеспечения координации деятельности Национального центра генетических ресурсов растений п о с т а н о в л я ю:

1. Образовать Межведомственную комиссию по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений.

2. Утвердить прилагаемые:

а) Положение о Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений;

б) состав Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений.

3. Настоящий Указ вступает в силу со дня его подписания.

Президент
Российской Федерации В.Путин

Москва, Кремль
8 февраля 2022 года
№ 45

УТВЕРЖДЕНО
Указом Президента
Российской Федерации
от 8 февраля 2022 г. № 45

ПОЛОЖЕНИЕ

о Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений

1. Межведомственная комиссия по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений (далее – Комиссия) образована в целях обеспечения координации деятельности Национального центра генетических ресурсов растений (далее – Национальный центр).

2. Основными задачами Комиссии являются:

а) рассмотрение вопросов формирования и пополнения национального каталога особо ценных образцов генетических ресурсов растений (далее – национальный каталог), включающего в себя в том числе образцы генетических ресурсов сельскохозяйственных растений, а также обеспечения гарантированного долгосрочного сохранения, поддержания и воспроизводства образцов, внесенных в национальный каталог;

б) утверждение методик сбора, хранения, комплексной оценки и использования образцов генетических ресурсов растений;

в) определение условий предоставления доступа к материалам внесенных в национальный каталог и содержащих ценные наследственные признаки образцов генетических ресурсов растений, в том числе в рамках договоров о реализации Национальным центром и иностранными научными организациями совместных научных проектов.

3. Комиссия подготавливает и представляет в совет по реализации Федеральной научно-технической программы развития

генетических технологий на 2019 – 2027 годы предложения по вопросам:

а) формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений, включая финансирование такой деятельности;

б) предотвращения незаконного оборота особо ценных образцов генетических ресурсов растений, используемых для создания селекционных достижений;

в) создания на территории Российской Федерации на межведомственной основе резервного хранилища (депозитария) семян ценных образцов генетических ресурсов растений на случай возникновения чрезвычайной ситуации;

г) развития научных школ в области генетики и селекции растений, подготовки научных и иных квалифицированных кадров для осуществления исследований (разработок), связанных с изучением и использованием генетических ресурсов растений;

д) расширения сети опытных станций и полевых банков генетических ресурсов растений Национального центра как основы для изучения генетического разнообразия видов растений в целях выполнения селекционных и научно-исследовательских работ или решения важных государственных задач.

4. Комиссия вправе рассматривать по решению совета по реализации Федеральной научно-технической программы развития генетических технологий на 2019 – 2027 годы иные вопросы, относящиеся к компетенции Комиссии.

5. Комиссия для решения возложенных на нее основных задач имеет право:

а) взаимодействовать с соответствующими органами и организациями, запрашивать и получать от них в установленном порядке необходимые материалы и информацию;

б) пользоваться в установленном порядке государственными информационными системами.

6. Председателем Комиссии является директор федерального государственного бюджетного научного учреждения "Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И.Вавилова".

7. В состав Комиссии входят представители федеральных органов исполнительной власти, федерального государственного

бюджетного учреждения "Российская академия наук", федерального государственного бюджетного учреждения "Национальный исследовательский центр "Курчатовский институт", а также ведущие ученые и специалисты в области изучения генетических ресурсов растений.

8. Общее число членов Комиссии составляет 25 человек, при этом ротация состава Комиссии осуществляется не реже одного раза в два года. Члены Комиссии должны обладать достаточной компетенцией, знаниями и опытом для решения возложенных на Комиссию основных задач.

9. Комиссия вправе создавать временные рабочие группы, подгруппы и экспертные комиссии для подготовки предложений по отдельным вопросам, связанным с решением возложенных на Комиссию основных задач.

10. Члены Комиссии осуществляют свою деятельность на безвозмездной основе.

11. Заседания Комиссии проводятся по мере необходимости, но не реже одного раза в три месяца.

12. Заседания Комиссии могут проводиться в очной форме и в режиме видеоконференции. Допускается заочное рассмотрение вопросов, относящихся к компетенции Комиссии.

13. Заседания Комиссии ведет ее председатель или по его поручению один из членов Комиссии.

14. Заседание Комиссии считается правомочным, если на нем присутствует не менее половины ее членов.

15. Решения принимаются членами Комиссии в пределах полномочий Комиссии и носят рекомендательный характер. Решения Комиссии принимаются, как правило, при общем согласии ее членов.

16. По решению председателя Комиссии может быть проведено голосование. В этом случае решение принимается большинством голосов присутствующих на заседании членов Комиссии.

17. В случае возникновения конфликта интересов (ситуации, когда у члена Комиссии при осуществлении им деятельности в интересах Комиссии возникает личная заинтересованность в получении материальной выгоды или иного преимущества, которое влияет или может повлиять на надлежащее исполнение им своих обязанностей в интересах Комиссии) член Комиссии обязан проинформировать об этом председателя Комиссии и не участвовать

Рис. 7. Указ Президента Российской Федерации № 45 от 8 февраля 2022 года «О Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений»
(URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202080015?index=0&rangeSize=1)

Fig. 7. Decree of the President of the Russian Federation No. 45 dated February 8. 2022 “On the Interdepartmental Commission on the Formation, Preservation and Use of Plant Genetic Resources Collections”
(URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202080015?index=0&rangeSize=1)

4

в обсуждении вопроса, в отношении которого он имеет личную заинтересованность, а также в принятии соответствующего решения.

18. Решения Комиссии оформляются протоколом, который подписывается председательствующим на заседании Комиссии.

19. Для реализации решений Комиссии могут издаваться акты Правительства Российской Федерации, а также даваться поручения и указания Президента Российской Федерации.

20. Комиссия осуществляет свою деятельность в соответствии с планом, утвержденным председателем Комиссии.

21. Подготовку и организацию заседаний Комиссии осуществляет председатель Комиссии.

22. Организационное и информационное обеспечение деятельности Комиссии осуществляется федеральным государственным бюджетным научным учреждением "Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И.Вавилова".

Материально-техническое и финансовое обеспечение деятельности Комиссии осуществляется Министерством науки и высшего образования Российской Федерации за счет бюджетных ассигнований, предусматриваемых в федеральном бюджете на обеспечение деятельности этого Министерства.

_____

УТВЕРЖДЕН
Указом Президента
Российской Федерации
от 8 февраля 2022 г. № 45

СОСТАВ

Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений

Хлесткина Е.К.	-	директор федерального государственного бюджетного научного учреждения "Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И.Вавилова" (председатель Межведомственной комиссии)
Агафонов В.А.	-	заведующий кафедрой ботаники и микологии федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования "Воронежский государственный университет" (по согласованию)
Акимов М.Ю.	-	директор федерального государственного бюджетного научного учреждения "Федеральный научный центр имени И.В.Мичурина"
Багиров В.А.	-	директор Департамента координации деятельности организаций в сфере сельскохозяйственных наук Минобрнауки России

2

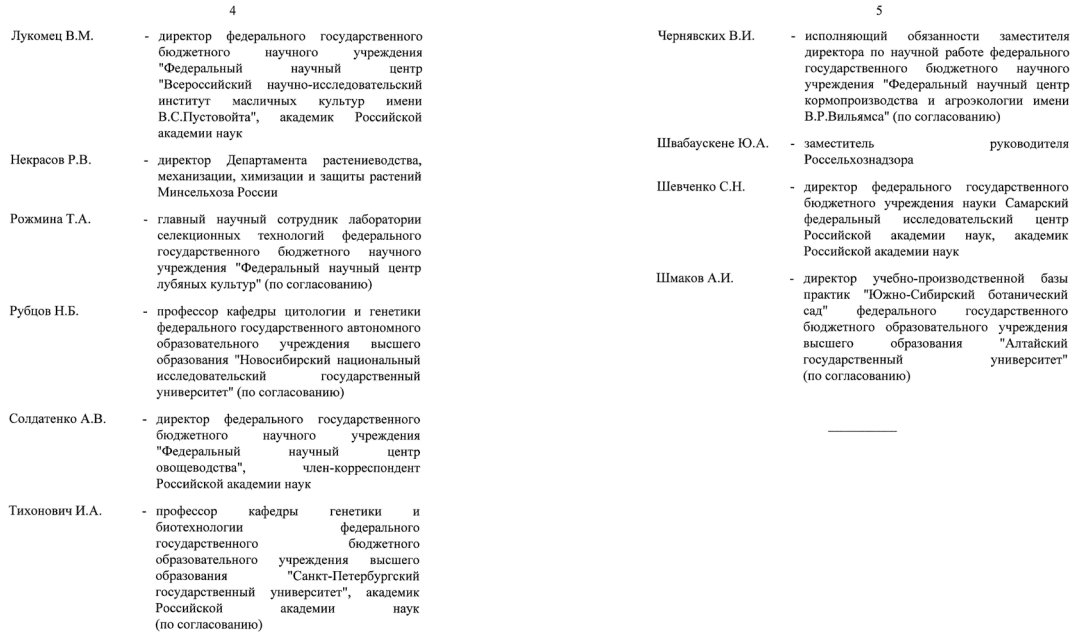
Беспалова Л.А.	-	заведующая отделом селекции и семеноводства пшеницы и тритикале федерального государственного бюджетного научного учреждения "Национальный центр зерна имени П.П.Лукьяненко", академик Российской академии наук (по согласованию)
Богданов В.М.	-	заместитель руководителя Научно-технической службы - начальник Центра специальной техники ФСБ России
Гельтман Д.В.	-	директор федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанический институт им. В.Л.Комарова Российской академии наук
Голохваст К.С.	-	директор федерального государственного бюджетного учреждения науки Сибирский федеральный научный центр агробиотехнологий Российской академии наук
Гуреева И.И.	-	заведующая гербарием Института биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования "Национальный исследовательский Томский государственный университет" (по согласованию)
Еремин И.И.	-	главный ученый секретарь федерального государственного бюджетного учреждения "Национальный исследовательский центр "Курчатовский институт" (по согласованию)

3

Захарова М.В.	-	директор Научно-образовательного центра права и биоэтики в сфере геномных исследований и применения генетических технологий федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования "Московский государственный юридический университет имени О.Е.Кутафина (МГЮА)" (по согласованию)
Каменский П.А.	-	профессор кафедры молекулярной биологии федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования "Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова" (по согласованию)
Кочетов А.В.	-	директор федерального государственного бюджетного научного учреждения "Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук"
Кудрявцев А.М.	-	директор федерального государственного бюджетного учреждения науки Институт общей генетики им. Н.И.Вавилова Российской академии наук, член-корреспондент Российской академии наук
Лиховской В.В.	-	директор федерального государственного бюджетного учреждения науки "Всероссийский национальный научно-исследовательский институт виноградарства и виноделия "Магарач" РАН"

Рис. 7. Указ Президента Российской Федерации № 45 от 8 февраля 2022 года «О Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений»
(URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202080015?index=0&rangeSize=1)

Fig. 7. Decree of the President of the Russian Federation No. 45 dated February 8. 2022 "On the Interdepartmental Commission on the Formation, Preservation and Use of Plant Genetic Resources Collections"
(URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202080015?index=0&rangeSize=1)



4

Лукомец В.М. - директор федерального государственного бюджетного научного учреждения "Федеральный научный центр "Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С.Пустовойта", академик Российской академии наук

Некрасов Р.В. - директор Департамента растениеводства, механизации, химизации и защиты растений Минсельхоза России

Рожмина Т.А. - главный научный сотрудник лаборатории селекционных технологий федерального государственного бюджетного научного учреждения "Федеральный научный центр лубяных культур" (по согласованию)

Рубцов Н.Б. - профессор кафедры цитологии и генетики федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования "Новосибирский национальный исследовательский государственный университет" (по согласованию)

Солдатенко А.В. - директор федерального государственного бюджетного научного учреждения "Федеральный научный центр овощеводства", член-корреспондент Российской академии наук

Тихонович И.А. - профессор кафедры генетики и биотехнологии федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования "Санкт-Петербургский государственный университет", академик Российской академии наук (по согласованию)

5

Чернявских В.И. - исполняющий обязанности заместителя директора по научной работе федерального государственного бюджетного научного учреждения "Федеральный научный центр кормопроизводства и агроэкологии имени В.Р.Вильямса" (по согласованию)

Швабаускене Ю.А. - заместитель руководителя Россельхознадзора

Шевченко С.Н. - директор федерального государственного бюджетного учреждения науки Самарский федеральный исследовательский центр Российской академии наук, академик Российской академии наук

Шмаков А.И. - директор учебно-производственной базы практик "Южно-Сибирский ботанический сад" федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования "Алтайский государственный университет" (по согласованию)

Рис. 7. Указ Президента Российской Федерации № 45 от 8 февраля 2022 года «О Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений»
(URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202080015?index=0&rangeSize=1)

Fig. 7. Decree of the President of the Russian Federation No. 45 dated February 8. 2022 "On the Interdepartmental Commission on the Formation, Preservation and Use of Plant Genetic Resources Collections"
(URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202080015?index=0&rangeSize=1)

Заключение

В XX веке без биоресурсных коллекций были бы невозможны кардинальные изменения в экономическом укладе общества, связанные с индустриализацией сельского хозяйства, развитием интенсивного земледелия, известной «зеленой революцией», развитием промышленной биотехнологии. В XXI веке биоресурсные коллекции тесно связаны с трансляционной медициной и развитием персонализированных подходов к сохранению здоровья и питания человека, развитием генетических технологий, биоэнергетики, экологического земледелия и в целом биоэкономики. Сегодня в России зарегистрированы более 250 коллекций по 10 направлениям. Для обеспечения сохранения и развития коллекций в соответствии с мировыми стандартами, а также эффективного и рационального их использования в интересах СНТР и экономического развития России сегодня наблюдается тенденция к интеграции коллекций одинакового типа по сетевому принципу организации под эгидой создаваемых крупных биоресурсных центров.

References / Литература

Abdullaev R.A., Alpatieva N.V., Lebedeva T.V., Kovaleva O.N., Radchenko E.E., Anisimova I.N. Identification of barley accessions from the VIR collection carrying the *mlo11(cnv2)* powdery mildew resistance allele. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(3):37-44. [in Russian] (Абдуллаев Р.А., Алпатьева Н.В., Лебедева Т.В., Ковалева О.Н., Радченко Е.Е., Анисимова И.Н. Идентификация носителей аллеля *mlo11(cnv2)* устойчивости к мучнистой росе среди ячменей коллекции ВИР. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(3):37-44). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-03

Akhmetshina A.O., Strygina K.V., Khlestkina E.K., Porokhovinova E.A., Brutch N.B. High-throughput sequencing techniques to flax genetics and breeding. *Ecological genetics*. 2020;18(1):103-124. [in Russian] (Ахметшина А.О., Стрыгина К.В., Хлесткина Е.К., Пороховинова Е.А., Брач Н.Б. Высокопроизводительное секвенирование в генетике и селекции льна. *Экологическая генетика*. 2020;18(1):103-124). DOI:10.17816/ecogen16126

Anisimova I.N., Karabitsina Yu.I., Alpatieva N.V., Kusnetsova E.B., Titov N.V., Lyutko A.Yu., Gavrilova V.A. Diagnostic value of *Rf* gene molecular markers in sunflower. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(2):28-37. [in Russian] (Анисимова И.Н., Карабицина Ю.И., Алпатьева Н.В., Кузнецова Е.Б., Титов Н.В., Лютко А.Ю., Гаврилова В.А. Диагностическая ценность молекулярных маркеров гена *Rf1* подсолнечника. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(2):28-37). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-2-03

Antonova O.Yu., Klimenko N.S., Rybakov D.A., Fomina N.A., Zheltova V.V., Novikova L.Yu., Gavrilenko T.A. SSR analysis of modern Russian potato varieties using DNA samples of nomenclatural standards. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(4):77-96. [in Russian] (Антонова О.Ю., Клименко Н.С., Рыбаков Д.А., Фомина Н.А., Желтова В.В., Новикова Л.Ю., Гавриленко Т.А. SSR-анализ современных российских сортов картофеля с использованием ДНК номенклатурных стандартов. *Био-*

технология и селекция растений. 2020;3(4):77-96). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-4-o2

Avidzba A.M., Volinkin V.A., Likhovsky V.V., Polulyakh A.A., Troshin L.P. World ampelographical collection: NNIIVIV "Magarach" and SKZNIISIV. *Polythematic Online Scientific Journal of Kuban State Agrarian University*. 2015;110:1444-1470. [in Russian] (Авидзба А.М., Волынкин В.А., Лиховской В.В., Полулях А.А., Трошин Л.П. Мировые ампелографические коллекции ННИИВиВ «Магарач» и СКЗНИИСиВ. *Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета*. 2015;110:1444-1470).

Badaeva E.D., Salina E.A. Genome structure and chromosome analysis in plants. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(4/2):1017-1043. [in Russian] (Бадаева Е.Д., Салина Е.А. Структура генома и хромосомный анализ растений. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(4/2):1017-1043). URL: https://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/219?locale=ru_RU [дата обращения: 02.01.2022].

Bagmet L.V., Chebotok E.M., Shlyavas A.V. Nomenclatural standards of black currant cultivars bred by Sverdlovsk Horticultural Breeding Station. Part I. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2021b;22(6):873-886. [in Russian] (Багмет Л.В., Чеботок Е.М., Шлявас А.В. Номенклатурные стандарты сортов черной смородины селекции Свердловской селекционной станции садоводства. Часть I. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2021b;22(6):873-886). DOI: 10.30766/2072-9081.2021.22.6.873-886

Bagmet L.V., Chebotok E.M., Shlyavas A.V. Nomenclatural standards of black currant cultivars bred by Sverdlovsk Horticultural Breeding Station. Part II. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2022;23(1):69-80. [in Russian] (Багмет Л.В., Чеботок Е.М., Шлявас А.В. Номенклатурные стандарты сортов черной смородины селекции Свердловской селекционной станции садоводства. Часть II. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2022;23(1):69-80). DOI: 10.30766/2072-9081.2022.23.1.69-80

Bagmet L.V., Chepinoga I.S., Trifonova A.A., Boris K.V., Shlyavas A.V. Nomenclature standards and DNA barcoding of apple varieties originated by VIR Crimean Experimental Breeding Station. *Horticulture and viticulture*. 2021a;(6):5-16. [in Russian] (Багмет Л.В., Чепинога И.С., Трифонова А.А., Борис К.В., Шлявас А.В. Номенклатурные стандарты и генетические паспорта сортов яблони селекции Крымской опытно-селекционной станции ВИР. *Садоводство и виноградарство*. 2021a;6:5-16). DOI: 10.31676/0235-2591-2021-6-5-16

Bagmet L.V., Shlyavas A.V. Nomenclatural standards of apple cultivars bred at the Pavlovsk experiment station of VIR. *Vavilovia*. 2021;4(1):3-24. [in Russian] (Багмет Л.В., Шлявас А.В. Номенклатурные стандарты сортов яблони селекции Павловской опытной станции ВИР. *Vavilovia*. 2021;4(1):3-24). DOI: 10.30901/2658-3860-2021-1-3-24

Baranov V.S. Baranova E.V. Personal Genetic Chart, state of art: yesterday, today and tomorrow. *Vestnik Roszdravnadzora = Bulletin of Roszdravnadzor*. 2018;(2):22-29. [in Russian] (Баранов В.С., Баранова Е.В. Генетический паспорт вчера, сегодня и завтра. *Вестник Росздравнадзора.* 2018;(2):22-29). URL: https://roszdravnadzor.gov.ru/i/upload/images/2019/11/15/1573800554.84318-1-12866.pdf [дата обращения: 03.01.2022].

Baranov P.A., Bobrov E.G. (eds). From the Pharmaceutical Garden to the Botanical Institute: Essays on the history of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences (Ot Aptekarskogo ogoroda do Botanicheskogo instituta: Ocherki po istorii Botanicheskogo instituta Akademii nauk SSSR). Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1957. [in Russian] (От Аптекарского огорода до Ботанического института: Очерки по истории Ботанического института Академии наук СССР / под ред. П.А. Баранова, Е.Г. Боброва. Москва; Ленинград: АН СССР; 1957).

Decree of the President of the Russian Federation dated February 8, 2022 No. 45 "On the Interdepartmental Commission on the Formation, Preservation and Use of Collections of Plant Genetic Resources: (O Mezhvedomstvennoy komissii po voprosam formirovaniya, sokhraneniya i ispolzovaniya kollektsiy geneticheskikh resursov rasteniy)". *Official Internet Portal of the Legal Information*; 2022. [in Russian] (Указ Президента Российской Федерации от 08.02.2022 № 45 «О Межведомственной комиссии по вопросам формирования, сохранения и использования коллекций генетических ресурсов растений». *Официальный интернет-портал правовой информации*). URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202080015?index=0&rangeSize=1 [дата обращения: 09.02.2022].

Decree of the President of the Russian Federation No. 44 dated February 8, 2022 "On the National Center for Plant Genetic Resources (O Natsionalnom tsentre geneticheskikh resursov rasteniy)". *Official Internet Portal of the Legal Information*; 2022. [in Russian] (О Национальном центре генетических ресурсов растений: Указ Президента Российской Федерации от 08.02.2022 № 44. *Официальный интернет-портал правовой информации*). URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202202080014 [дата обращения: 09.02.2022].

DNA-based methods for variety testing: ISTA approach. UPOV – Working Group on Biochemical and Molecular Techniques and DNA-Profiling in Particular. In: *International Union for the Protection of New Varieties of Plants*, Eighteenth Session Hangzhou, China, October 16 to 18, 2019. Available from: https://www.upov.int/edocs/mdocs/upov/en/bmt_18/bmt_18_19.pdf [accessed Nov. 28, 2021].

Dunaeva S.E., Pendinen G.I., Antonova O.Yu., Shvachko N.A., Ukhatova Yu.V., Shuvalova L.E., Volkova N.N., Gavrilenko T.A. Preservation of vegetatively propagated crops *in vitro* and cryo collections: methodologiical guidelines. Gavrilenko T.A. (ed.). 2nd edition, expanded and supplemented. St. Petersburg: VIR; 2017. [in Russian] (Дунаева С.Е., Пендинен Г.И., Антонова О.Ю., Швачко Н.А., Ухатова Ю.В., Шувалова Л.Е., Волкова Н.Н., Гавриленко Т.А. Сохранение вегетативно размножаемых культур в *in vitro* и крио коллекциях: методические указания / под редакцией Т.А. Гавриленко. 2-е изд., расш. и доп. Санкт-Петербург: ВИР; 2017).

Efremova O.S., Volkova N.N., Gavrilenko T.A. Long-term preservation of modern Russian potato cultivars in the VIR cryobank. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(3):68-76. [in Russian] (Ефремова О.С., Волкова Н.Н., Гавриленко Т.А. Длительное сохранение современных российских сортов картофеля в криобанке ВИР. *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(3):68-76). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-3-01

Elkonin L.A., Panin V.M., Kenzhegulov O.A., Gerashchenkov G.A. Improvement of grain sorghum nutritive properties using modern genetic and biotechnological methods. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(3):41-48. [in Russian] (Эльконин Л.А., Панин В.М., Кенжегулов О.А., Геращенков Г.А. Улучшение питательных свойств зернового сорго на основе методов современной генетики и биотехнологии. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(3):41-48). DOI: 10.30901/2658-6266-2019-3-06

FAO, 2010. The Second Report on The state of the world's plant genetic resources for food and agriculture. Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture, Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, 2010. [in Russian] (ФАО, 2010. Второй доклад «О состоянии мировых генетических ресурсов растений для производства продовольствия и ведения сельского хозяйства». Рим; 2010). URL: https://www.fao.org/3/i1500r/i1500r00.htm [дата обращения: 02.01.2022].

Fomina N.A., Antonova O.Yu., Chukhina I.G., Gimaeva E.A., Stashevski Z., Gavrilenko T.A. Nomenclatural standards and genetic passports of potato cultivars bred by the Tatar Research Institute of Agriculture «Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences». *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020b;3(3):55-67. [in Russian] (Фомина Н.А., Антонова О.Ю., Чухина И.Г., Гимаева Е.А., Сташевски З., Гавриленко Т.А. Номенклатурные стандарты и генетические паспорта сортов картофеля селекции Татарского НИИСХ «Казанский научный центр РАН». *Биотехнология и селекция растений*. 2020b;3(3):55-67). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-3-o4

Fomina N.A., Antonova O.Yu., Chukhina I.G., Rybakov D.A., Safonova A.D., Meleshin A.A., Gavrilenko T.A. Nomenclatural standards, voucher specimens and genetic passports of potato cultivars created in the Siberian and Ural breeding centers. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020a;3(4):53-76. [in Russian] (Фомина Н.А., Антонова О.Ю., Чухина И.Г., Рыбаков Д.А., Сафонова А.Д., Мелешин А.А., Гавриленко Т.А. Номенклатурные стандарты, ваучерные образцы и генетические паспорта сортов картофеля, выведенных в селекционных центрах Сибири и Урала. *Биотехнология и селекция растений*. 2020a;3(4):53-76). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-4-o3

Gavrilenko T.A., Chukhina I.G. Nomenclatural standards of modern Russian potato cultivars preserved at the VIR herbarium (WIR): A new approach to cultivar genepool registration in a genebank. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(3):6-17. [in Russian] (Гавриленко Т.А., Чухина И.Г. Номенклатурные стандарты современных российских сортов картофеля, хранящиеся в гербарии ВИР (WIR): новые подходы к регистрации сортового генофонда в генбанках. *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(3):6-17). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-3-02

Geltman D.V. V.L. Komarov Botanical Institute (BIN) of the RAS (Botanicheskiy institute imeni V.L. Komarova (BIN) RAN). In: E.I. Kolchinsky (ed.). *Biology in St. Petersburg, 1703–2008: Encylopedical dictionary* (*Biologiya v Sankt-Peterburge, 1703–2008: Entsiklopedicheskiy slovar*). St. Petersburg: Nestor-Istoriya; 2011. p.64-65. [in Russian] (Гельтман Д.В. Ботанический институт имени В.Л. Комарова (БИН) РАН. В кн.: *Биология в Санкт-Петербурге, 1703–2008: энциклопедический словарь* / под ред. Э.И. Колчинского. Санкт-Петербург: Нестор-История, 2011. С.64-65).

Geltman D.V. The uneasy merging of the Botanical Garden and Botanical Museum into the Botanical Institute. *Studies in History of Biology*. 2014;6(3):35-60. [in Russian] (Гельтман Д.В. Непростое объединение Ботанического сада и Ботанического музея в Ботанический институт. *Историко-биологические исследования*. 2014;6(3):35-60). URL: http://shb.nw.ru/wp-content/uploads/2018/06/elibrary_21975817_57709176.pdf [дата обращения: 02.01.2022].

General Introduction to the Examination of Distinctness, Uniformity and Stability and the Development of Harmonized Descriptions of New Varieties of Plants. Geneva: UPOV; 2002. 26 p. Available from: https://www.upov.int/edocs/mdocs/upov/en/caj_ag_10_5/tg_1_3.pdf [дата обращения: 02.01.2022].

Gerasimova T.V. The history of development of the Kuban genetic bank of seeds of the branch of VIR. In: *125 Years of Applied Botany in Russia: Book of abstracts of the International Conference*; *2019 November 25-28; St. Petersburg, Russia*. St. Petersburg: VIR, 2019, p.288. [in Russian] (Герасимова Т.В. Из истории Кубанского генетического банка семян – филиала ВИР. В кн.: *125 лет прикладной ботаники в России: сборник тезисов Международной конференции (Санкт-Петербург, 25-28 ноября 2019 г.)*. Санкт-Петербург: ВИР; 2019. С.288). DOI: 10.30901/978-5-907145-39-9

Goncharov N.P. Nikolai Ivanovich Vavilov. Novosibirsk: Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences; 2014. [in Russian] (Гончаров Н.П. Николай Иванович Вавилов. Новосибирск: Сибирское отделение Российской академии наук; 2014).

Hartanovich M.F. Chamber of Curiosities (Kunstkamera). In: E.I. Kolchinsky (ed.). *Biology in St. Petersburg, 1703–2008: Encyclopedical dictionary* (*Biologiya v Sankt-Peterburge, 1703–2008: Entsiklopedicheskiy slovar*). St. Petersburg: Nestor-Istoriya; 2011. p.260-261. [in Russian] (Хартанович М.Ф. Кунсткамера. В кн.: *Биология в Санкт-Петербурге, 1703–2008: энциклопедический словарь* / под ред. Э.И. Колчинского. Санкт-Петербург: Нестор-История, 2011. С.260-261).

Ivanova K.A., Spaselnikova A.V., Shumny V.K., Gerasimova S.V. The target genes for Solanaceae secondary metabolism engineering: evolution and genome organization. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2018;1(1):34-42. [in Russian] (Иванова К.А., Спасельникова А.В., Шумный В.К., Герасимова С.В. Гены-мишени для метаболической инженерии представителей семейства Solanaceae: эволюция и структурная организация. *Биотехнология и селекция растений*. 2018;1(1):34-42). DOI: 10.30901/2658-6266-2018-1-34-42

Kamelin R.V. The great breeding of the mankind's dawn (ethnobotanical sketches) (Velikaya selektsiya zari chelovechestva (etnobotanicheskie etyudy). Barnaul: Azbuka publishing house; 2005. [in Russian] (Камелин Р.В. Великая селекция зари человечества (этноботанические этюды). Барнаул: Азбука; 2005).

Kamnev A.M., Antonova O.Yu., Dunaeva S.E., Gavrilenko T.A., Chukhina I.G. Molecular markers in the genetic diversity studies of representatives of the genus *Rubus* L. and prospects of their application in breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(1):20-30. [in Russian] (Камнев А.М., Антонова О.Ю., Дунаева С.Е., Гавриленко Т.А., Чухина И.Г. Молекулярные маркеры в исследованиях генетического разнообразия представителей рода *Rubus* L. и перспективы их применения в селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(1):20-30). DOI: 10.18699/VJ20.591

Kamnev A.M., Yagovtseva N.D., Dunaeva S.E., Gavrilenko T.A., Chukhina I.G. Nomenclatural standards of raspberry cultivars bred in the Altai. *Vavilovia*. 2021;4(2):26-43. [in Russian] (Камнев А.М., Яговцева Н.Д., Дунаева С.Е., Гавриленко Т.А., Чухина И.Г. Номенклатурные стандарты сортов малины Алтайской селекции. *Vavilovia*. 2021;4(2):26-43). DOI: 10.30901/2658-3860-2021-2-26-43

Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(4-2):1044-1054). [in Russian] (Хлесткина Е.К.

Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(4-2):1044-1054).

Khlestkina E.K., Chukhina I.G. Genetic Resources of Plants: The Conservation and Use Strategy in the 21st Century. *Herald of the Russian Academy of Sciences*. 2020;90(3):298-302. [in Russian] (Хлесткина Е.К., Чухина И.Г. Генетические ресурсы растений: стратегия сохранения и использования. *Вестник Российской академии наук*. 2020;90(6):522-527). DOI: 10.31857/S0869587320060043

Khlestkina E.K., Gavrilenko T.A. Introductory Article. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(3):4-5. [in Russian] (Хлесткина Е.К., Гавриленко Т.А. Вступительная статья. *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(3):4-5).

Khlestkina E.K., Efremova T.T., Shumny V.K., Röder M.S., Börner A. The genetic diversity of old and modern Siberian varieties of common spring wheat as determined by microsatellite markers. *Plant Breeding*. 2004;123(2):122-127. DOI: 10.1046/j.1439-0523.2003.00934.x

Khlestkina E.K., Usenko N.I., Gordeeva E.I., Stabrovskaya O.I., Sharfunova I.B., Otmakhova Y.S. Evaluation of wheat products with high flavonoid content: justification of importance of marker-assisted development and production of flavonoid-rich wheat cultivars. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(5):545-553. [in Russian] (Хлесткина Е.К., Усенко Н.И., Гордеева Е.И., Стабровская О.И., Шарфунова И.Б., Отмахова Ю.С. Маркер-контролируемое получение и производство форм пшеницы с повышенным уровнем биофлавоноидов: оценка продукции для обоснования значимости направления. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(5):545-553). DOI: 10.18699/VJ17.25-o

Khlestkina E.K., Varshney R.K., Röder M.S., Graner A., Börner A. A comparative assessment of genetic diversity in cultivated barley collected in different decades of the last century in Austria, Albania and India by using genomic and genic simple sequence repeat (SSR) markers. *Plant Genetic Resources: Characterisation and Utilisation*. 2006;4(2):125-133. DOI: 10.1079/PGR2006109

Khrabrov I.E., Antonova O.Yu., Shapovalov M.I., Semenova L.G. Molecular screening of the VIR strawberry varieties collection for the presence of a marker for the anthracnose black rot resistance gene *Rca2*. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(4):15-24. [in Russian] (Храбров И.Э., Антонова О.Ю., Шаповалов М.И., Семенова Л.Г. Молекулярный скрининг сортовой коллекции земляники ВИР на наличие маркера гена устойчивости к антракнозной черной гнили *Rca2*. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(4):15-24). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-4-o3

Khrabrov I.E., Antonova O.Yu., Shapovalov M.I., Semenova L.G. Strawberry resistance to the major fungal phytopathogens: *R*-genes and their DNA markers. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(3):30-40. [in Russian] (Храбров И.Э., Антонова О.Ю., Шаповалов М.И., Семёнова Л.Г. Устойчивость земляники к основным грибным фитопатогенам: *R*-гены и их ДНК-маркеры. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(3):30-40). DOI: 10.30901/2658-6266-2019-3-o3

Klimenko N.S., Gavrilenko T.A., Chukhina I.G., Gadzhiev N.M., Evdokimova Z.Z., Lebedeva V.A. Nomenclatural standards and genetic passports of potato cultivars bred at the Leningrad Research Institute for Agriculture "Belogorka". *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(3):18-54. [in Russian] (Клименко Н.С., Гавриленко Т.А., Чухина И.Г., Гаджиев Н.М., Евдокимова З.З., Лебедева В.А. Номенклатурные стандарты и генетические паспорта сортов картофеля, выведенные селекционерами Ленинградского НИИСХ «Белогорка». *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(3):18-54). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-3-o3

Kolchanov N.A. Bioresource collections of institutes of the Ministry of Science and Higher Education: inventory and development experience (Bioresursnye kollektsii institutov Ministerstva nauki i vysshego obrazovaniya: opyt inventarizatsii i razvitiya). In: *VII International Congress and Associate Symposiums of Vavilov Society of Geneticists and Breeders on the 100th Anniversary of the Department of Genetics of Saint Petersburg State University: Book of abstracts; June 18–22, 2019; St. Petersburg, Russia*. St. Petersburg: WM Publishing Ltd.; 2019. p.399. [in Russian] (Колчанов Н.А. Биоресурсные коллекции институтов Министерства науки и высшего образования: опыт инвентаризации и развития. В кн.: *VII Съезд Вавиловского общества генетиков и селекционеров, посвященный 100-летию кафедры генетики СПбГУ, и ассоциированные симпозиумы: сборник тезисов; Санкт-Петербург, 18–22 июня 2019 г.* Санкт-Петербург: ВВМ; 2019. С.399). URL: https://events.spbu.ru/eventsContent/events/2018/vogis/VII%20VSGB%20Congress%20Abstracts%202019.pdf [дата обращения: 02.01.2022].

Konarev V.G. (ed.). Identification of varieties and registration of the genofond of cultivated plants by seed proteins. St. Petersburg: VIR; 2000. [in Russian] (Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / под редакцией В.Г. Конарева. Санкт-Петербург: ВИР; 2000).

Korotkova A.M., Gerasimova S.V., Khlestkina E.K. Current achievements in modifying crop genes using CRISPR/Cas system. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(1): 29-37. DOI: 10.18699/VJ19.458

Korzhinsky S.I. Atlas to the ampelography of the Crimean (Atlas k ampelografii Kryma). St. Petersburg: Main administration for districts; 1904. [in Russian] (Коржинский С.И. Атлас к ампелографии Крыма. Санкт-Петербург: Главное управление уделов; 1904).

Kuluev B.R., Minchenkov N.D., Gumerova G.R. Russian dandelion (*Taraxacum kok-saghyz* Rodin): rubber extraction methods and prospects for biotechnological methods application. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(2):33-43. [in Russian] (Кулуев Б.Р., Минченков Н.Д., Гумерова Г.Р. Кок-сагыз (*Taraxacum kok-saghyz* Rodin): методы выделения каучука и перспективы использования биотехнологических подходов. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(2):33-43). DOI: 10.30901/2658-6266-2019-2-33-43

Lashin S.A., Afonnikov D.A., Genaev M.A., Kazantsev F.V., Komyshev E.G., Oschepkova E.A., Petrov A.V., Rasskazov D.A., Smirnova A.A., Kolchanov N.A. An integrated information system on bioresource collections of the FASO of Russia. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):386-393. [in Russian] (Лашин С.А., Афонников Д.А., Генаев М.А., Казанцев Ф.В., Комышев Е.Г., Ощепкова Е.А., Петров А.В., Рассказов Д.А., Смирнова А.А., Колчанов Н.А. Информационная система по биоресурсным коллекциям институтов ФАНО России. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(3):386-393). DOI: 10.18699/VJ18.360

Loskutov I.G. The history of the world collection of plant genetic resources in Russia. St. Petersburg: VIR; 2009. [in Russian] (Лоскутов И.Г. История мировой коллек-

ции генетических ресурсов растений в России. Санкт-Петербург: ГНЦ РФ ВИР; 2009). URL: http://vir.nw.ru/files/pdf/books/1_VIR_history_09.pdf [дата обращения: 02.01.2022].

Loskutov I.G. Wartime activities of the Vavilov Institute. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(2):151-162. [in Russian] (Лоскутов И.Г. Деятельность ВИР им. Н.И. Вавилова в годы войны. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(2):151-162). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-151-162

Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V., Shavarda A.L., Blinova E.V., Dzubenko N.I. The metabolomic approach to the comparative analysis of wild and cultivated species of oats (*Avena* L.). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(5):636-642. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., Шаварда А.Л., Блинова Е.В., Дзюбенко Н.И. Метаболомный подход к сравнительному анализу диких и культурных видов овса (*Avena* L.). *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(5):636-642). DOI: 10.18699/VJ16.185

Lukina K.A., Shoeva O.Y., Kovaleva O.N., Loskutov I.G. Anthocyanin content in grains of barley and oat accessions from the VIR collection. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(3):5-14. [in Russian] (Лукина К.А., Шоева О.Ю., Ковалева О.Н., Лоскутов И.Г. Содержание антоцианов в образцах зерновок ячменя и овса из коллекции ВИР. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(3):5-14). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-o4

Lyzhin A.S. Creation of Genetic Passports of Apple Rootstock Forms on the Basis of Microsatellite DNA Polymorphism. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK = Achievements of Science and Technology in Agro-Industrial Complex*. 2019;33(2):11-13. [in Russian] (Лыжин А.С. Создание генетических паспортов подвойных форм яблони на основе анализа полиморфизма микросателлитных последовательностей ДНК *Достижения науки и техники АПК*. 2019;33(2):11-13). DOI: 10.24411/0235-2451-2019-10203

Makarova T.O. The use of molecular cytogenetic methods in the investigation of distant potato hybrids. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(2):30-38. [in Russian] (Макарова Т.О. Использование методов молекулярной цитогенетики в исследованиях отдаленных гибридов картофеля. *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(2):30-38). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-2-04

On seed production: Federal Law No. 454-FZ of December 30, 2021 (O semenovodstve: Federalny zakon ot 30.12.2021 No. 454-FZ). Moscow, 2021. [in Russian] (О семеноводстве: Федеральный закон от 30.12.2021 № 454-ФЗ: [принят Государственной думой 22 декабря 2021 года: одобрен Советом Федерации 24 декабря 2021 года]. Москва; 2021). URL: http://publication.pravo.gov.ru/Document/View/0001202112300119 [дата обращения: 04.01.2022].

Ozerskaya T.M., Ukhatova Yu.V. VIR collecting missions in 2020. *Vavilovia*. 2020;3(4):41-47. [in Russian] (Озерская Т.М., Ухатова Ю.В. Экспедиции ВИР в 2020 году. *Vavilovia*. 2020;3(4):41-47). DOI: 10.30901/2658-3860-2020-4-41-47

Pendinen G.I. New introgressive forms of cultivated barley obtained on the basis of interspecific hybrids *Hordeum vulgare* L. × *Hordeum bulbosum* L. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(4):25-39. [in Russian] (Пендинен Г.И. Новые интрогрессивные формы культурного ячменя, полученные на основе межвидовых гибридов *Hordeum vulgare* L. × *Hordeum bulbosum* L. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(4):25-39). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-4-02

Polulyakh A.A., Volynkin V.A., Likhovskoi V.V. Problems and prospects of grapevine genetic resources preservation at "Magarach" Institute. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(6):608-616. [in Russian] (Полулях А.А., Волынкин В.А., Лиховской В.В. Генетические ресурсы винограда института «Магарач». Проблемы и перспективы сохранения. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(6):608-616). DOI: 10.18699/VJ17.276

Popov N., Nekrasov A., Fedotova E. Genetic marking in cattle selection. *Zhivotnovodstvo Rossii = Animal husbandry in Russia*. 2020;(S2):9-15. [in Russian] (Попов Н., Некрасов А., Федотова Е. Генетическое маркирование в селекции скота. *Животноводство России*. 2020;(S2):9-15). DOI: 10.25701/ZZR.2020.47.51.002

Popova O.V. Genetic passport of a person and the possibility of obtaining it by Russian citizens. *Pravo i gosudarstvo: teoriya i praktika = Law and State: Theory and Practice*. 2019;7(175):14-19. [in Russian] (Попова О.В. Генетический паспорт человека и возможности его получения гражданами России. *Право и государство: теория и практика*. 2019;7(175):14-19). URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_39525355_75299661.pdf [дата обращения: 23.12.2021].

Protocol No. 2021-1930-FP5-9/3 of the second stage of consideration of applications for participation in the competition for grants in the form of subsidies from the federal budget to scientific organizations and educational institutions of higher education for the implementation of certain activities of the Federal Scientific and Technical Program for the Development of Genetic Technologies for 2019-2027 years. II turn. Bioresource Collections, Moscow, September 20, 2021 / Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Protokol No. 2021-1930-FP5-9/3 vtorogo etapa rassmotreniya zayavok na uchastiye v konkurse na predostavleniye grantov v forme subsidiy iz federalnogo byudzheta nauchnym organizatsiyam i obrazovatelnym organizatsiyam vysshego obrazovaniya na realizatsiyu otdelnykh meropriyatiy Federalnoy nauchno-tekhnicheskoy programmy razvitiya genetichestikh tekhnologiy na 2019–2027 gody. II ochered. Bioresursnye kollektsii). Moscow; 2021. [in Russian] (Протокол № 2021-1930-ФП5-9/3 второго этапа рассмотрения заявок на участие в конкурсе на предоставление грантов в форме субсидий из федерального бюджета научным организациям и образовательным организациям высшего образования на реализацию отдельных мероприятий Федеральной научно-технической программы развития генетических технологий на 2019-2027 годы. II очередь. Биоресурсные коллекции. Москва; 2021). URL: https://minobrnauki.gov.ru/upload/iblock/72e/ezs426e0fpjhm3tdytbpgx01rubwklr3.PDF [дата обращения: 03.01.2022].

Puzyrev V.P. Medicinal pathogenetics. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2014;18(1):7-21. [in Russian] (Пузырев В.П. Медицинская патогенетика. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(1):7-21). URL: https://vavilov.elpub.ru/jour/article/view/223/225 [дата обращения: 23.12.2021].

Regel R.E. Organization and activities of the Bureau of Applied Botany during the first twenty years of its existence (October 27, 1894 – October 27, 1914 (Organizatsiya i deyatelnost' Byuro po prikladnoy botanike za pervoye dvadtsatiletiye ego sushhestvovaniya [27 okt. 1894 – 27 okt. 1914]). *Bulletin of Applied Botany*. 1915;8(4/5):327-723. [in Russian] (Регель Р.Э. Организация и деятельность Бюро по при-

кладной ботанике за первое двадцатилетие его существования (27 окт. 1894 – 27 окт. 1914). *Труды Бюро по прикладной ботанике*. 1915;8(4/5):327-723).

Report on the results of scientific and production activities of the Federal State Budgetary Scientific Institution "Federal Research Center the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR)", brief, for 2020. (Otchet ob itogakh nauchnoy i proizvodstvennoy deyatelnosti Federalnogo gosudarstvennogo biudzhetnogo nauchnogo uchrezhdeniya "Federalny issledovatelskiy tsentr Vserossiiskiy institut geneticheskikh resursov rasteniy im. N.I. Vavilova" (VIR), kratkiy, za 2020 god). VIR. Report number: n/a; 2020. [in Russian] (Отчет об итогах научной и производственной деятельности Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР), краткий, за 2020 год. ВИР. Номер отчета: б/н; 2020).

Rigin B.V., Zuev E.V., Matvienko I.I., Andreeva A.S. Molecular labeling of *Vrn*, *Ppd* genes and vernalization response of the ultra-early lines of spring bread wheat *Triticum aestivum* L. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(3):26-36. [in Russian] (Ригин Б.В., Зуев Е.В., Матвиенко И.И., Андреева А.С. Молекулярное маркирование генов *Vrn*, *Ppd* и реакция на яровизацию ультраскороспелых линий яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(3):26-36). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-o2

Rozanova I.V., Khlestkina E.K. NGS sequencing in barley breeding and genetic studies. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(4):348-355. [in Russian] (Розанова И.В., Хлесткина Е.К. NGS-секвенирование в селекционно-генетических исследованиях ячменя. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(4):348-355). DOI: 10.18699/VJ20.627

Rybakov D.A., Antonova O.Yu., Chukhina I.G., Fomina N.A., Klimenko N.S., Zheltova V.V., Meleshin A.A., Kochieva E.Z., Oves E.V., Apshev K.K., Simakov E.A., Gavrilenko T.A. Nomenclatural standards and genetic passports of potato cultivars bred in the A.G. Lorkh All-Russian Research Institute of Potato Farming. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(4):5-52. [in Russian] (Рыбаков Д.А., Антонова О.Ю., Чухина И.Г., Фомина Н.А., Клименко Н.С., Желтова В.В., Мелешин А.А., Кочиева Е.З., Овэс Е.В., Апшев Х.Х., Симаков Е.А., Гавриленко Т.А. Номенклатурные стандарты и генетические паспорта сортов картофеля селекции Всероссийского научно-исследовательского института картофеля им. А.Г. Лорха. *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(4):5-52). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-4-o1

Seregin A.P. The Moscow University Digital Herbarium – the largest Russian biodiversity database. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya = News of the RAS. Series Biological*. 2017;44(6):584-590. [in Russian] (Серегин А.П. Цифровой гербарий МГУ – крупнейшая российская база данных по биоразнообразию. *Известия РАН. Серия биологическая*. 2017;6:610-616). DOI: 10.7868/S0002332917060042

Shelenga T.V., Kerv Yu.A., Perchuk I.N., Solovyeva A.E., Khlestkina E.K., Loskutov I.G., Konarev A.V. The Potential of Small Grains Crops in Enhancing Biofortification Breeding Strategies for Human Health Benefit. *Agronomy*. 2021;11(7):1420. DOI: 10.3390/agronomy11071420

Silaeva O.I. Storage of seeds collections of the world's plant resources in conditions low positive temperatures – assessment, status, prospects. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012;169:230-239. [in Russian] (Силаева О.И. Хранение коллекции семян мировых растительных ресурсов в условиях низких положительных температур – оценка, состояние, перспективы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2012;169:230-239).

Smekalova T.N., Bagmet L.V., Chukhina I.G. VIR (N.I. Vavilov Institute of Plant Industry) herbarium (WIR) and its role in desision of plant genetic resources mobilezation, conservation and studying problems. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2012;169:180-192. [in Russian] (Смекалова Т.Н., Багмет Л.В., Чухина И.Г. Гербарий ВИР им. Н.И. Вавилова (WIR) и его роль в решении проблем мобилизации, сохранения и изучения генетических ресурсов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2012;169:180-192).

Strygina K.V., Khlestkina E.K. Wheat, barley and maize genes editing using the CRISPR/Cas system. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(1):46-56. [in Russian] (Стрыгина К.В., Хлесткина Е.К. Редактирование генов пшеницы, ячменя и кукурузы с использованием системы CRISPR/Cas. *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(1):46-56). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-1-02

Suprun I.I., Kovalyov V.S., Korotenko T.L., Stepanov I.V., Lobodina E.V. Analysis of genetic relationships among rice cultivars from different ecogeographic groups using SSR markers. Plant Biotechnology and Breeding. 2019;2(1):7-15. [in Russian] (Супрун И.И., Ковалев В.С., Коротенко Т.Л., Степанов И.В., Лободина Е.В. Анализ генетических взаимосвязей сортов риса из разных эколого-географических групп с использованием SSR -маркеров. Биотехнология и селекция растений. 2019;2(1):7-150). DOI: 10.30901/2658-6266-2019-1-7-15

Suprun I.I., Nasonov A.I., Lobdina E.V., Volodina E.A. An integrated approach to creating scab-resistant apple: phytopathological testing and marker-assisted selection. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2018;1(1):25-33. [in Russian] (Супрун И.И., Насонов А.И., Лободина Е.В., Володина Е.А. Комплексный подход в создании устойчивых к парше форм яблони: фитопатологическое тестирование и маркер-опосредованный отбор. *Биотехнология и селекция растений*. 2018;1(1):25-33). DOI: 10.30901/2658-6266-2018-1-25-33

Tikhonova O.A., Shabliuk N.O., Gavrilenko T.A., Dunaeva S.E., Talovina G.V. Nomenclatural standards of black currant cultivars bred at VIR. *Vavilovia*. 2021;4(2):3-25. [in Russian] (Тихонова О.А., Шаблюк Н.О., Гавриленко Т.А., Дунаева С.Е., Таловина Г.В. Номенклатурные стандарты сортов черной смородины селекции ВИР. *Vavilovia*. 2021;4(2):3-25). DOI: 10.30901/2658-3860-2021-2-3-25

Tuzhilova-Ordanskaya E.M., Akhtyamova E.V. Issues of Civil Law Regulation Regarding the Protection of Civil Rights When Using Genetic Information in the Russian Federation. *Vestnik Permskogo universiteta. Juridicheskie nauki – Perm University Herald. Juridical Sciences*. 2021;(52):263-284. [in Russian]. (Тужилова-Орданская Е.М., Ахтямова Е.В. Проблемы гражданско-правового регулирования в сфере защиты прав гражданина в Российской Федерации при использовании генетической информации. *Вестник Пермского университета. Юридические науки*. 2021;(52):263-284). DOI: 10.17072/1995-4190-2021-52-263-284

Ukhatova Y.V., Gavrilenko T.A. Cryoconservation methods for vegetatively propagated crops. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2018;1(1):52-63. [in Russian]. (Ухатова Ю.В., Гавриленко Т.А. Методы криоконсервации веге-

тативно размножаемых культурных растений. *Биотехнология и селекция растений*. 2018;1(1):52-63). DOI: 10.30901/2658-6266-2018-1-52-63

Vavilov N.I. Studies on the origin of cultivated plants. Leningrad: Guttenberg Printing House; 1926. [in Russian]. (Вавилов Н.И. Центры происхождения культурных растений. Ленинград: Тип. им. Гуттенберга; 1926).

Vavilov N.I. The law of homological series in hereditary variation: report at the 3rd All-Russian Plant Breeding Congress in Saratov on June 4, 1920 (Zakon gomologicheskikh ryadov v nasledstvennoy izmenchivosti: doklad na 3-yem Vserossiyskom selektsionnom syezde v g. Saratove 4 iyunya 1920 g.). Saratov; 1920. [in Russian] (Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: доклад на 3-ем Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. Саратов; 1920).

Voronkova E.V., Rusetskiy N.V., Luksha V.I., Gukasian O.B., Zharich V.M., Yermishin A.P. Marker assisted selection of potato breeding lines with combination of PVY resistance genes from different wild species. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(4):6-14. [in Russian] (Воронкова Е.В., Русецкий Н.В., Лукша В.И., Гукасян О.Н., Жарич В.М., Ермишин А.П. Маркер-опосредованный отбор селекционных линий картофеля с комбинацией генов устойчивости к PVY от разных диких видов. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(4):6-14). DOI: 10.30901/2658-6266-2019-4-01

Wulf E.W., Maleeva O.F. The world resources of the useful plants. F.Kh. Bakhteyev (ed.-in-chief). Leningrad: Nayka, Leningrad branch; 1969. [in Russian] (Вульф Е.В., Малеева О.Ф. Мировые ресурсы полезных растений: пищевые, кормовые, технические, лекарственные и др.: справочник / ответственный редактор Ф.Х. Бахтеев. Ленинград: Наука, Ленинградское отделение; 1969).

Zaitsev G.A., Zhilinskaya N.T., Safronova V.I., Sazanova A.L. Obtaining genetic passports of industrial strains of nodule bacteria used to increase the yield of legumes using the AFLP method (Polucheniye geneticheskikh pasportov proizvodstvennykh shtammov klubenkovykh bakteriy, ispolzuyemykh dlya povysheniya urozhaynosti bobovykh kultur, metodom AFLP). St. Petersburg: Publishing House of the Polytechnic University, 2017. p.27-29. [in Russian] (Зайцев Г.А., Жилинская Н.Т., Сафронова В.И., Сазанова А.Л. Получение генетических паспортов производственных штаммов клубеньковых бактерий, используемых для повышения урожайности бобовых культур, методом AFLP. Неделя науки СПбПУ: материалы научной конференции с международным участием (13-17 ноября 2017 г.). Высшая школа биотехнологии и пищевых технологий. Санкт-Петербург: Изд-во Политехнического ун-та, 2017. С.27-29). URL: https://week-science.spbstu.ru/userfiles/volumes/9/file.pdf [дата обращения: 23.12.2021].

Информация об авторе

Елена Константиновна Хлесткина, доктор биологических наук, профессор РАН, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, director@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8470-8254

Information about the author

Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, director@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8470-8254

Статья поступила в редакцию 10.02.2022; одобрена после рецензирования 24.02.2022; принята к публикации 01.03.2022
The article was submitted 10.02.2022; approved after reviewing 24.02.2022; accepted for publication on 01.03.2022.

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
UDC 634.11:631.526.32
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-31-37

CC BY

A study of introduced apple cultivars according to the main components of winter hardiness by simulating damaging factors under controlled conditions

Anna M. Galasheva, Nina G. Krasova, Zoya E. Ozherelieva

All-Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding, Orel Province, Russia

Corresponding author: Anna M. Galasheva, galasheva@vniispk.ru

Background. Most of the plantings of fruit crops in Russia are located in the zone of risky agriculture. In the European part of Russia, in winter, fruit crops are affected by the impacts of weather conditions (spring frosts, droughts, early frosts, low-temperature stress, a short growing season, and thaws). Frosts cause 98% of the damage to fruit trees.
Methods. One-year-old branches were frozen in a Japanese Espec PSL-2KPH climate chamber after prehardening under –5°C and –10°C for 5 days, and damaging factors of the winter period were simulated.
Results. The bioresource collection of the All-Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding (VNIISPK) contains 730 apple-tree cultivars from various domestic and foreign institutions. Apple cultivars from Ukraine, Belarus, Latvia, Moldova, USA, France, Czech Republic, Sweden and Canada were analyzed for frost resistance components. The resistance of plants to early frosts of–25°C without hardening and after hardening in early winter (Component I) showed that the main tissues (bark, cambium and wood) suffered minor damage in all studied cultivars. In cv. 'Belarusskoye Sladkoye', the damage to the bark scored 2.3 points. Among the studied apple cultivars whose one-year-old branches were frozen at –38°C and –40°C (Component II), 'Coremolda' (Moldova) showed the highest frost resistance to the negative mid-January temperature of –38°C (damage to the buds and main tissues scored 0.3–1.0 points). Under–40°C (Component II), 'Coremolda' (Moldova) and 'Aivaris' (Latvian breeding) demonstrated bark, cambium and wood resistance with damages at the level of 2.0 points. These cultivars can be used in breeding programs as sources of frost resistance. Freezing of one-year-old branches under –25°C after a 3-day artificial thaw at +2°C revealed bud and tissue resistance in the American cv. 'Red Free' and in cv. 'Coremolda' (Component III).

Keywords: winter hardiness, frost, thaw, buds, bark, cambium, wood

Acknowledgments: the work was carried out with the financial support of the Ministry of Education and Science of the Russian Federation under a subsidy for the implementation of State Task No. 0637-2019-0011.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Galasheva A.M., Krasova N.G., Ozherelieva Z.E. A study of introduced apple cultivars according to the main components of winter hardiness by simulating damaging factors under controlled conditions: *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding.* 2022;183(1):31-37. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-31-37

© Galasheva A.M., Krasova N.G., Ozherelieva Z.E., 2022

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-31-37

Изучение интродуцированных сортов яблони по основным компонентам зимостойкости методом моделирования повреждающих факторов в контролируемых условиях

А. М. Галашева, Н. Г. Красова, З. Е. Ожерельева

Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур, Орловская область, Россия

Автор, ответственный за переписку: Анна Мироновна Галашева, galasheva@vniispk.ru

Актуальность. В России большая часть насаждений плодовых культур находится в зоне рискованного земледелия. В европейской части России в зимний период на плодовые культуры влияют воздействия погодных условий (весенние морозы, засухи, ранние морозы, низкотемпературный стресс, короткий вегетационный период, оттепели). Морозы причиняют 98% повреждений плодовым деревьям.
Методы. Однолетние ветки промораживали в японской климатической камере марки Espec PSL-2KPH после предварительной закалки при –5°С и –10°С в течение пяти суток; проводили моделирование повреждающих факторов зимнего периода.
Результаты. Биоресурсная коллекция ВНИИСПК содержит 730 сортов яблони из различных научных российских и зарубежных учреждений. Проведен анализ по компонентам морозостойкости сортов, полученных из зарубежных стран: Беларусь, Украина, Латвия, Молдавия, США, Канада. Устойчивость растений к ранним морозам –25°С без закалки и после закалки в начале зимы (I компонент) выявила, что основные ткани (кора, камбий, древесина) имели незначительные повреждения у всех изучаемых сортов. Промораживание однолетних веток у изучаемых сортов яблони при температуре –38°С, –40°С (II компонент), показало: устойчивость максимальной морозостойкости к отрицательной температуре в середине января –38°С у сорта молдавской селекции ‘Coremolda’ (повреждение почек и основных тканей – 0,3–1,0 балла). При температуре –40°С (II компонент) устойчивость коры, камбия и древесины (с повреждениями на уровне 2,0 балла) проявили сорта ‘Coremolda’ (молдавской селекции), ‘Aivaris’ (латвийской селекции), которые могут участвовать в селекции как морозостойкие сорта. Промораживание однолетних ветвей при температуре –25°С после 3-дневной искусственной оттепели при +2°С выявило устойчивость почек и тканей у американского сорта яблони ‘Red Free’ и у сорта молдавской селекции ‘Coremolda’ (III компонент).

Ключевые слова: мороз, оттепель, почки, кора, камбий, древесина

Благодарности: Работа выполнена при финансовой поддержке Минобрнауки России за счет средств субсидии на выполнение государственного задания №0637-2019-0011.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Галашева А.М., Красова Н.Г., Ожерельева З.Е. Изучение интродуцированных сортов яблони по основным компонентам зимостойкости методом моделирования повреждающих факторов в контролируемых условиях. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 2022;183(1)31-37. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-31-37

Introduction

Most of the fruit crop plantings in Russia are located in the zone of risky agriculture. In the European part of Russia, in winter, fruit crops are affected by the impacts of weather conditions (spring frosts, droughts, early frosts, low-temperature stress, a short growing season, and thaws). Frosts cause 98% of the damage to fruit trees (Kichina, 1999; Savelyev et al., 2010; Ozherelieva, Sedov, 2017; Ulyanovskaya, Bogdanovich, 2018). Winter hardiness is a significant biological property that allows fruit trees to withstand low winter temperatures and other adverse conditions in the cold season (Nenko et al., 2013).

Four types of frost effects on fruit plants are clearly distinguished during the winter season in Russia:

1) critical frosts in late autumn (November) / early winter (December), around the time when the temperature is set below 0°C;

2) plants are exposed to severe frosts (–40°C/–38°C) in the middle of winter until long thaws (December, January, February). During these periods fruit plants are in dormancy, they experience maximum hardening before thaws, which means that they are able to withstand maximum frosts (Brierley, 1947; Weiser, 1970; Savelyev et al., 2010; Chen et al., 2014; Krasova, 2015; Ozherelieva et al., 2019);

3) the impact happens during the thaw: the frost is not very strong but it affects fruit plants quite harshly against the background of abrupt daily temperature differences; and

4) recurrent frosts, occurring at some time after the thaw and a gradual decrease in temperatures. Frosts of this type can be quite severe; they befall in January, February, or March (Kichina, 1999).

The bioresource collection maintained at the All-Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding (VNIISPK) contains 730 apple cultivars from various Russian and foreign research institutions. Studies of the VNIISPK apple gene pool allowed us to evaluate the cultivars for winter hardiness by simulating frost damaging factors to identify the best cultivars according to frost resistance components in order to use these apple cultivars in the breeding process (Krasova et al., 2020).

The purpose of this study was to assess the main components of winter hardiness in introduced apple cultivars by simulating damaging factors under controlled conditions.

Materials and methods

The studies were carried out at VNIISPK. The following apple cultivars were tested:

1. 'Antonovka Obyknovennaya' (Russia);
2. 'Anthey', 'Belorusskoye Sladkoye', 'Darunok', 'Imant' and 'Pamyat Kovalenko' (Institute of Fruit Growing, Belarus);
3. 'Svitlitsa' and 'Elegia' (Ukraine);
4. 'Coremolda' (Moldova);
5. 'Aivaris', 'Andris', 'Ausma', 'Ella' and 'Saiva' (Latvia);
6. 'Delikates' (Poland);
7. 'Priam' (France);
8. 'Topaz' (Czech Republic);
9. 'Nora' (Sweden);
10. 'Liberty' and 'Red Free' (USA); and
11. 'McIntosh' (Canada).

One-year-old apple-tree branches were harvested simultaneously for all tests when the average daily air temperature was below 0°C, wrapped in a damp cloth and placed into bags under–3°C to –5°C. One-year branches were frozen in a Japanese Espec PSL-2KPH climate chamber after prehardening under –5°C and –10°C for 5 days, and the damaging factors of the winter period were simulated:

Component I – plant resistance to early frosts (–25°C) without hardening and after hardening in autumn (late November) and December;

Component II – maximum frost resistance of plants to negative temperatures in mid-January (–38 and –40°C);

Component III – plants had the ability to maintain resistance to frosts down to 25°C in February with thaws; and

Component IV – plants restored resistance to frosts down to –35°C when they rehardened after the thaw (March). One-year-old branches were frozen for 8 hours, and the temperature was reduced at a rate of 5°C per hour (Kashin, 2002).

After the climate chamber, the one-year apple-tree branches were placed in containers with water for growing. The damage to the tissue of the branches was assessed by the longitudinal and transverse sections (according to the degree of browning) using a 0–5 scale: from 0 (no damage) to 5 (the tissue died). Statistical data processing was carried out using the analysis of variance (Dospekhov, 1985).

Results and discussion

The study of introduced apple cultivars showed that they demonstrated a fairly high ability to acquire a hardened state under simulated frosts of mid-December with a temperature drop to –25°C after hardening without damage to the bark and cambium tissues and with minor damage to the buds.

Freezing of one-year-old branches to –30°C led to bud damage in most cultivars, scoring from 0.6 to 1.5 points. Significant bud damage, higher than 2.0 points, was observed in 'McIntosh' (2.3), 'Darunok' (2.5), 'Priam' (2.9) and 'Red Free' (3.4). Minor bark, cambium and wood tissue damages were recorded (0.4 to 1.6 points). Among all studied cultivars, the highest degree of bark freezing was observed in 'Belarusskoye Sladkoye' (2.3 points). The wood of all cultivars was slightly damaged (Fig. 1).

In Orel Province (Central Region of Russia), for example, in the winter of 2012/2013, the minimum air temperature in January dropped to –40.0°C, and on the snow surface to –34°C, according to the data of VNIISPK's weather station (Fig. 2).

The maximum frost resistance could be developed by the studied cultivars in a hardened state by the middle of winter under simulated temperatures of –38°C/ –40°C. Under –38°C, 'Coremolda' was at the level of 'Antonovka Obyknovennaya' (reference) in the level of resistance of the buds and main tissues (0.3–1.0 points). In most of the studied cultivars, the bud damage by frost reached 2.0–3.1 points. Under –38°C, buds were frozen strongly in 'Priam' (2.9 points) and 'Topaz' (3.1 points). The bark of 'Priam', 'Topaz' and 'Nora' froze within the score of 2.3 to 2.8 points. Severe wood freezing was observed in 'Andris' (2.8 points), 'Ausma' (2.6 points), and 'Priam' (3.5 points) (Fig. 3).

Among the studied apple cultivars, freezing of one-year-old branches under –40°C (Component II) entailed damage to the buds and tissues. The bud damage at the level of 'Antonovka Obyknovennaya' turned out to occur in 'Antey' and 'Pamyat Kovalenko'. 'Coremolda' and 'Aivaris' showed sufficient resistance in bark, cambium and wood (with the damage at the level of 2.0 points). These cultivars can be used in breeding as sources of frost resistance. 'Ausma', 'Priam' and 'Liberty' manifested strong freezing of their wood (3.0–3.1 points). Wood damage in cultivar 'Delikates' reached 4.0 points (Fig. 4).

An abrupt drop in temperature after prolonged thaws greatly affects the freezing and even leads to the complete death of the entire apple tree. Freezing of one-year branches with a frost of –25°C after a 3-day artificial thaw of +2°C re-

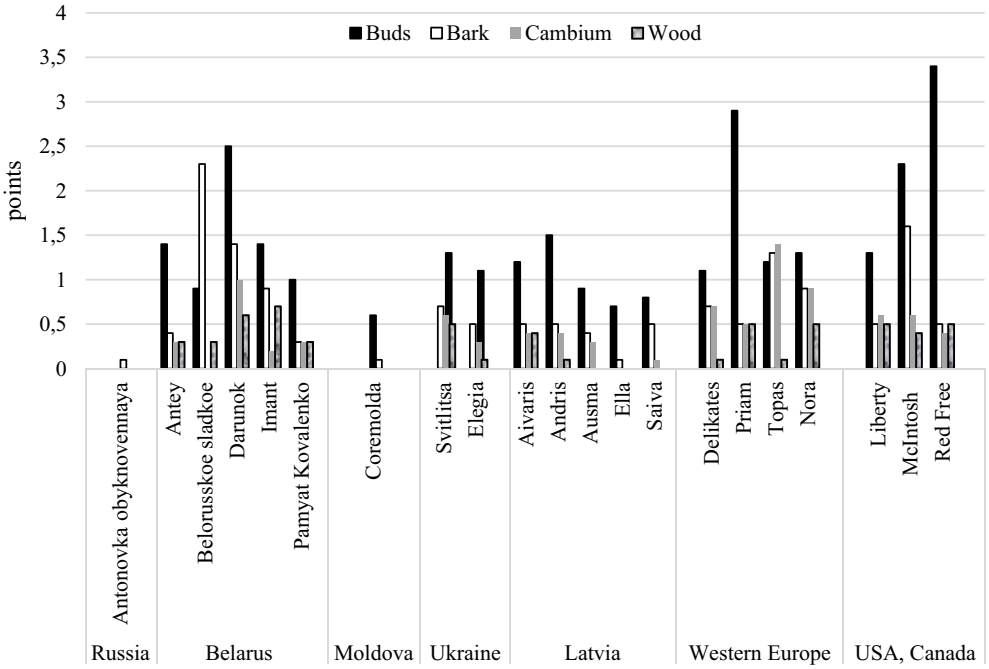


Fig. 1. The degree of freezing in one-year-old apple-tree branches in December (–5°C; –10°C; –30°C)
(Component I, HCP_{05}: buds = 0.4; bark = 0.5; cambium = 0.4; wood = 0.2)

Рис. 1. Степень подмерзания однолетних ветвей яблони в декабре (–5°C; –10°C; –30°C)
(I компонент, HCP_{05}: почки = 0,4; кора = 0,5; камбий = 0,4; древесина = 0,2)

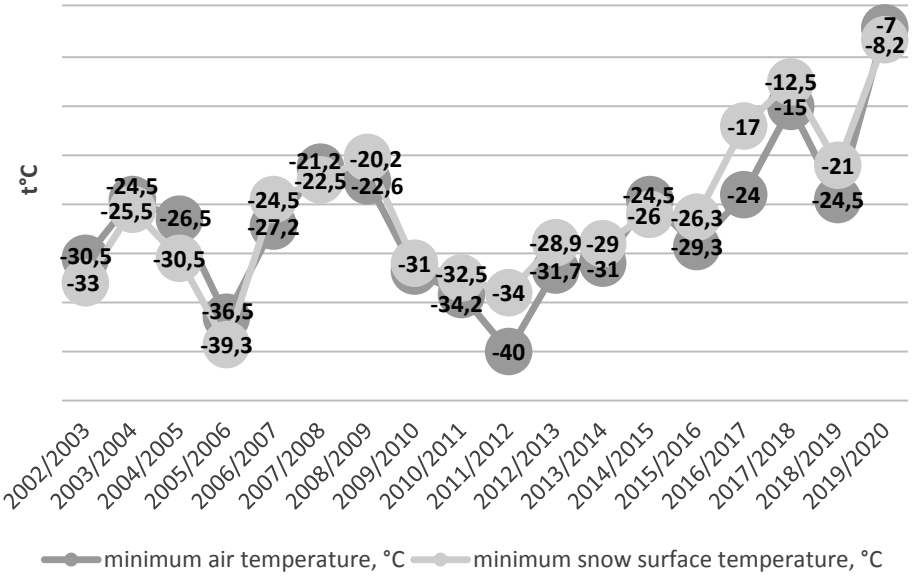


Fig. 2. Minimum air and snow surface temperatures, 2002–2020 (Orel)

Рис. 2. Минимальные температуры воздуха и на поверхности снега, 2002–2020 гг. (г. Орел)

vealed resistance of the buds and tissues in 'Red Free' and 'Coremolda' (Component III). In Belarusian cultivars, bud damage was observed in 'Antey' (2.3 points) and 'Imant' (1.7 points). The rest of the studied cultivars showed minor damage to the buds (0.3 to 1.0 points) and vital tissues (up to 1.3 points) (Fig. 5).

The ability of a cultivar to have high resistance to recurrent frosts occurring at some time after thaws is an important indicator. Repeated frosts after thaws are much stronger than the ones during thaws. The plant begins to harden and show resistance after thawing under cold weather (Kichina, 1999).

After the artificial thaw of +2°C and rehardening with a possible frost of –30°C, 'Pamyat Kovalenko' and 'Coremolda' showed high ability to restore the frost resistance of tissues and buds at the level of 'Antonovka Obyknovennaya'. Bud damage was observed in 'Antey' (2.6 points), 'Andris' (2.4 points), 'Aivaris' (1.7 points) and 'Ella' (1.6 points). The Latvian cultivars and the West European cv. 'Topaz' were characterized by weak resistance of their tissues to recurrent frosts. (Fig. 6).

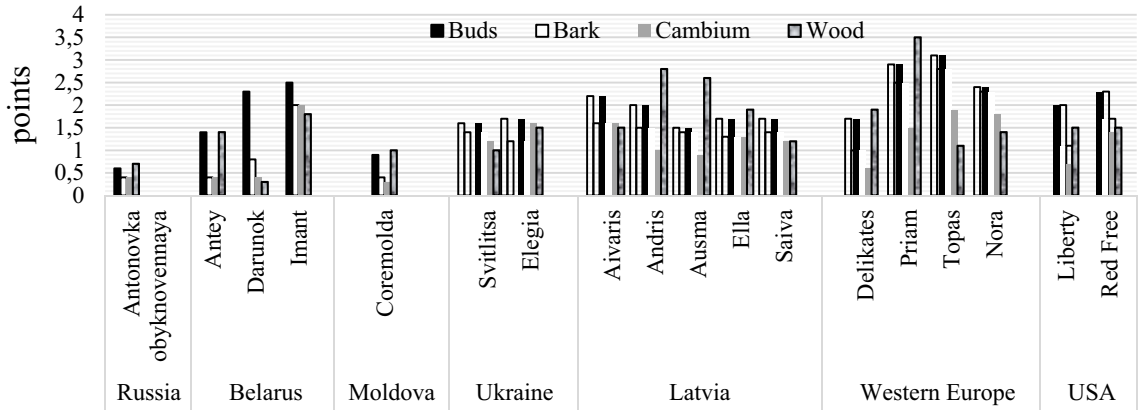


Fig. 3. The degree of freezing of cultivars under the simulated temperature of –38°C in the middle of winter (Component II, HCP_{05}: buds = 0.4; bark = 0.5; cambium = 0.5; wood = 0.5).

Рис. 3. Степень подмерзания сортов при моделировании температуры минус 38°С в середине зимы (компонент II, $НСР_{05}$: почки = 0,4; кора = 0,5; камбий = 0,5; древесина = 0,5).

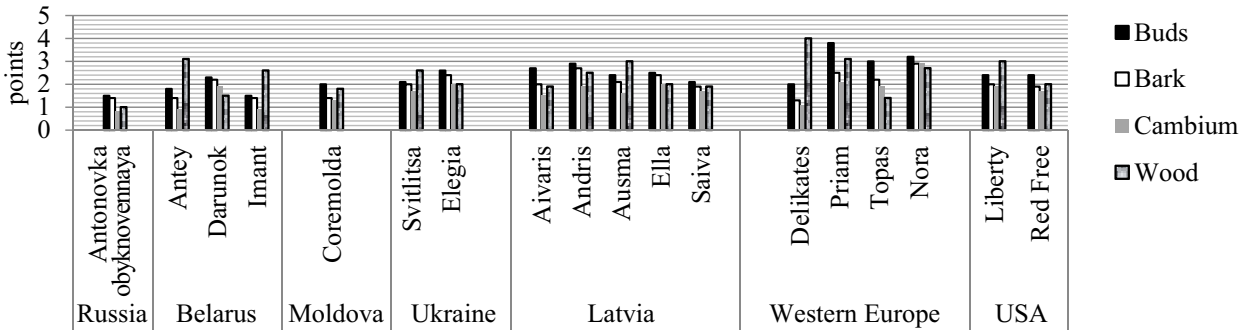


Fig. 4. The degree of freezing in the tissues of one-year-old apple-tree branches under –40°C in the middle of winter (Component II, HCP_{05}: buds = 0.4; bark = 0.4; cambium = 0.4; wood = 0.4)

Рис. 4. Степень подмерзания тканей однолетних ветвей сортов яблони при температуре –40°С в середине зимы (компонент II, $НСР_{05}$: почки = 0,4; кора = 0,4; камбий = 0,4; древесина = 0,4)

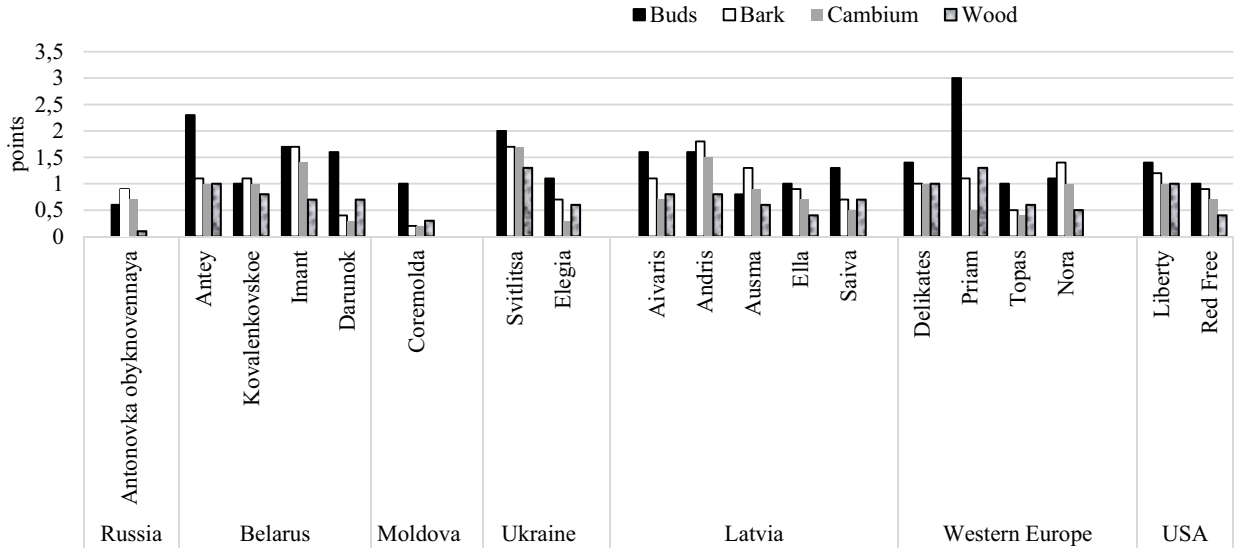


Fig. 5. The degree of freezing in the tissues of one-year-old apple-tree branches under –25°C (Component III, HCP_{05}: buds = 0.4; bark = 0.4; cambium = 0.4; wood = 0.4)

Рис. 5. Степень подмерзания тканей однолетних ветвей сортов яблони при температуре –25°С (компонент III, $НСР_{05}$: почки = 0,4; кора = 0,4; камбий = 0,4; древесина = 0,4)

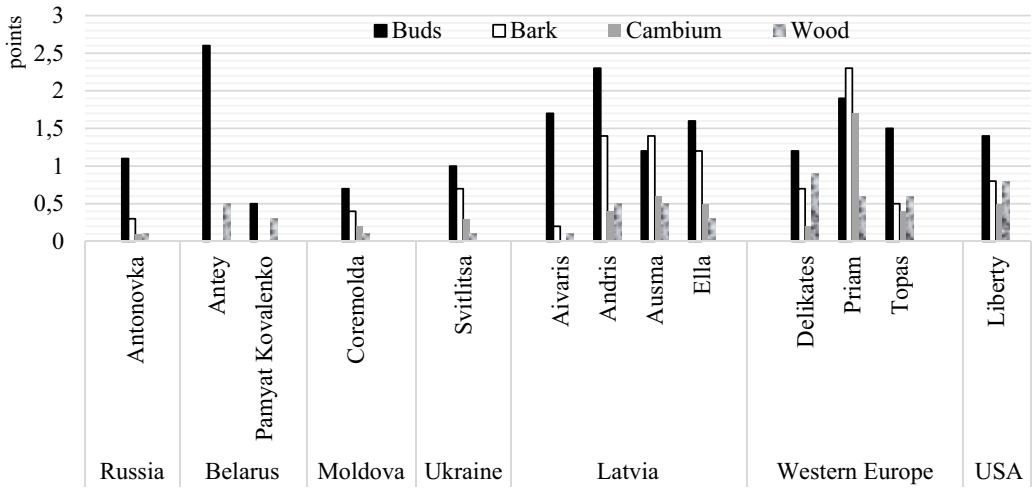


Fig. 6. The degree of freezing in the tissues of one-year-old apple-tree branches under –30°C
(Component IV, HCP_{05}: buds = 0.5; bark = 0.7; cambium = 0.6; wood = 0.3)

Рис. 6. Степень подмерзания тканей однолетних ветвей сортов яблони при температуре –30°C
(компонент IV, HCP_{05}: почки = 0,5; кора = 0,7; камбий = 0,6; древесина = 0,2)

Conclusion

The resistance of plants to early frosts (–25°C) without hardening and after hardening in early winter (Component I) exhibited that the Belarusian cultivars had bud damage from 0.9 points ('Belarusskoye Sladkoye') to 2.5 points ('Darunok'). Among the West European cultivars, severe bud damage was observed in 'Priam' (2.9 points). The main tissues (bark, cambium and wood) were slightly damaged in all of the studied cultivars, except for 'Belarusskoye Sladkoye': bark damage scored 2.3 points.

In the studied apple cultivars, the exposure of one-year-old branches to a temperature of –38°C/–40°C (Component II) showed bud and tissue freezing. The highest frost resistance to negative temperatures in mid-January (–38°C) was manifested by 'Coremolda': the damage to the buds and main tissues (0.3–1.0 points) was at the level of 'Antonovka Obyknovennaya' (reference). Under the temperature of –40°C (Component II), bud damage at the level of 'Antonovka Obyknovennaya' was observed in 'Antey' and 'Pamyat Kovalenko'. 'Coremolda' (Moldova) and 'Aivaris' (Latvia) showed sufficient resistance of bark, cambium and wood (with the damage at the level of 2.0 points), so these genotypes can be used in breeding as sources of frost resistance. Freezing of one-year-old branches with a frost of –25°C after a 3-day artificial thaw of +2°C revealed bud and tissue resistance in 'Red Free' and 'Coremolda ' (Component III). After the artificial thaw of +2°C and rehardening at a possible frost of –30°C (Component IV), 'Pamyat Kovalenko' and 'Coremolda' showed high ability to restore the frost resistance of tissues and buds at the level of 'Antonovka Obyknovennaya'.

References / Литература

Brierley W.G. The winter hardiness complex in deciduous woody plants. *Proceedings of the American Society for Horticultural Science*. 1947;50:10-16.

Chen L.J., Xiang H.Z., Miao Y., Zhang L., Guo Z.F., Zhao X.H. et al. An overview of cold resistance in plants. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2014;200(4):237-245. DOI: 10.1111/jac.12082

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

Kashin V.I. (ed.). Determination of resistance of fruit and berry crops to cold season stressors in field and controlled conditions: guidelines (Opredeleniye ustoychivosti plodovykh i yagodnykh kultur k stressoram kholodnogo vremeni goda v polevykh i kontroliruemykh usloviyakh: metodicheskiye ukazaniya). Moscow: VSTISP; 2002. [in Russian] (Определение устойчивости плодовых и ягодных культур к стрессорам холодного времени года в полевых и контролируемых условиях: методические указания / под ред. В.И. Кашина. Москва: ВСТИСП; 2002).

Kichina V.V. Breeding of fruit and berry crops for a high level of winter hardiness (Selektsiya plodovykh i yagodnykh kultur na vysokiy uroven zimostoykosti). Moscow; 1999. [in Russian] (Кичина В.В. Селекция плодовых и ягодных культур на высокий уровень зимостойкости. Москва; 1999).

Krasova N., Ozherelieva Z., Galasheva A. Evaluation of Finnish apple cultivars (*Malus domestica* Borkh.). *Agricultural and Food Science*. 2020;29(5):515-525. DOI: 10.23986/afsci.91504

Krasova N.G. The adaptive potential of apple varieties. *Horticulture and Viticulture*. 2015;(3):38-45. [in Russian] (Красова Н.Г. Адаптивный потенциал сортов яблони. *Садоводство и виноградарство.* 2015;(3):38-45).

Nenko N.I., Karavaeva A.V., Kiseleva G.K. Winter resistance of apple tree in the intensive plantations of various designs. *Nauchnoye obozreniye =Scientific Review*. 2013;(2):19-24. [in Russian] (Ненько Н.И., Караваева А.В., Киселева Г.К. Зимостойкость яблони в интенсивных насаждениях различной конструкции. *Научное обозрение*. 2013;(2):19-24).

Ozherelieva Z., Sedov E. Low temperature tolerance of apple cultivars of different ploidy at different times of the winter. *Proceedings of Latvian Academy of Sciences. Section B*. 2017;71(3):127-131. DOI: 10.1515/prolas-2017-0022

Ozherelieva Z.E., Galasheva A.M., Krasova N.G. Study of apple winter hardiness under controlled condi-

tions. *Contemporary Horticulture*. 2019;(4):33-41. [in Russian] (Ожерельева З.Е., Галашева А.М., Красова Н.Г. Изучение зимостойкости яблони в контролируемых условиях. *Современное садоводство*. 2019;(4):33-41). DOI: 10.24411/2312-6701-2019-10404

Savelyev N.I., Yushkov A.N., Savelyeva N.N., Zemisov A.S. Genetic potential of fruit crop resistance to abiotic stressors (Geneticheskiy potentsial ustoychivosti plodovykh kultur k abioticheskim stressoram). Michurinsk; 2010 [in Russian] (Савельев Н.И., Юшков А.Н., Савельева Н.Н., Земисов А.С. Генетический потенциал устойчивости плодовых культур к абиотическим стрессорам. Мичуринск; 2010).

Ulyanovskaya E.V., Bogdanovich T.V. Genetic resources for breeding improvement of the apple-tree. *Fruit Growing and Viticulture of South Russia.* 2018;51(3):1-14. [in Russian] (Ульяновская Е.В., Богданович Т.В. Генетические ресурсы для селекционного совершенствования яблони. *Плодоводство и виноградарство Юга России.* 2018;51(3):1-14). DOI: 10.30679/2219-5335-2018-3-51-1-14

Weiser C.J. Cold resistance and injury in woody plants: Knowledge of hardy plant adaptations to freezing stress may help us to reduce winter damage. *Science*. 1970;169(3952):1269-1277. DOI: 10.1126/science.169.3952.1269

Information about the authors

Anna M. Galasheva, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Head of a Department, All-Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding, Zhilina Village, Orlovsky District, Orel Province 302530, Russia, galasheva@vniispk.ru, https://orcid.org/0000-0001-8795-9991

Nina G. Krasova, Dr. Sci. (Agriculture), Chief Researcher, Head of a Laboratory, All-Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding, Zhilina Village, Orlovsky District, Orel Province 302530, Russia, krasovang@vniispk.ru, https://orcid.org/0000-0001-7896-0149

Zoya E. Ozherelieva, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Head of a Laboratory, All-Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding, Zhilina Village, Orlovsky District, Orel Province 302530, Russia, ozherelieva@vniispk.ru, https://orcid.org/0000-0002-1730-4073

Информация об авторах

Анна Мироновна Галашева, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, зав. отделом, Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур, 302530 Россия, Орловская область, Орловский район, д. Жилина, galasheva@vniispk.ru, https://orcid.org/0000-0001-8795-9991

Нина Глебовна Красова, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник, зав. лабораторией, Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур, 302530 Россия, Орловская область, Орловский район, д. Жилина, krasovang@vniispk.ru, https://orcid.org/0000-0001-7896-0149

Зоя Евгеньевна Ожерельева, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, зав. лабораторией, Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур, 302530 Россия, Орловская область, Орловский район, д. Жилина, ozherelieva@vniispk.ru, https://orcid.org/0000-0002-1730-4073

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.
Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.
Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The article was submitted on 07.10.2021; approved after reviewing on 02.02.2022; accepted for publication on 28.02.2022.
Статья поступила в редакцию 07.10.2021; одобрена после рецензирования 02.02.2022; принята к публикации 28.02.2022.

Научная статья
УДК 633.16:631.527:631.526.32(527.1)
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-38-47

CC BY

Урожайность, пластичность, стабильность и гомеостатичность сортов ярового ячменя в условиях Нечерноземной зоны

Л. М. Ерошенко, М. М. Ромахин, Н. А. Ерошенко, И. А. Дедушев, В. В. Ромахина, М. А. Болдырев

Федеральный исследовательский центр «Немчиновка», Московская область, Россия

Автор, ответственный за переписку: Любовь Михайловна Ерошенко, eroshenko.lm@yandex.ru

Актуальность. Расширение агрометеорологических факторов, негативно влияющих на продуктивность ярового ячменя, сориентировала селекционную работу на создание адаптивных форм, способных реализовать свой генетический потенциал продуктивности при негативных условиях произрастания. Объективной оценке при дифференциации селекционного материала по признакам адаптивности способствует применение нескольких методов статистического анализа данных. Цель исследований – определение адаптивных свойств сортов ярового ячменя по урожайности, параметрам пластичности, стабильности и гомеостатичности.
Материал и методы. Объектом исследований явились 10 сортов ярового ячменя селекции ФИЦ «Немчиновка». Адаптивные особенности генотипов оценены по данным экологического испытания.
Результаты. Выявлен высокий потенциал урожайности ячменя, который у сортов ‘Яромир’, ‘Нур’, ‘Надежный’, ‘Сударь’, ‘Златояр’ и ‘Знатный’ превышал 8,5 т/га. Наибольшая приспособленность к худшим условиям при урожае 4,65–5,04 т/га, а также высокая адаптивная и компенсаторная способность проявились у сортов ‘Любояр’, ‘Надежный’ и ‘Рафаэль’. По показателям экологической пластичности выделились сорта ‘Сударь’, ‘Нур’ и ‘Златояр’ (Cv_i = 24,1–25,9%; b_i = 1,02–1,16; σ = 1,52–1,59), по параметрам стабильности – ‘Любояр’, ‘Знатный’ и ‘Владимир’ (S^2d_i = 0,05–0,19; σ^2_{CACi} = 1,60–1,78; $\sigma^2_{(G\times E)gi}$ = 0,05–0,15). У сортов ‘Рафаэль’ и ‘Любояр’ зафиксированы самые высокие значения гомеостатичности (СЦГ$_i$ = 3,45–3,53; ПУСС$_i$ = 138,7–139,4; Hom$_i$ = 9,02–9,85). Расчет рейтинга по основным параметрам продуктивности на первое место поставил сорт ‘Надежный’, по пластичности – сорт ‘Златояр’. По признакам стабильности и гомеостатичности отличились сорта ‘Рафаэль’ и ‘Любояр’.
Заключение. На основе комплексной оценки по урожайности и параметрам адаптивности лучшими в условиях Нечерноземной зоны признаны сорта ‘Любояр’, ‘Надежный’, ‘Златояр’ и ‘Рафаэль’.

Ключевые слова: показатели адаптивности, генотип, среда, экологическое испытание, рейтинг

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану по проекту № 0608-2019-0011 «Создать линии яровых зерновых культур для селекции сортов устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам с высоким потенциалом продуктивности».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Ерошенко Л.М., Ромахин М.М., Ерошенко Н.А., Дедушев И.А., Ромахина В.В., Болдырев М.А. Урожайность, пластичность, стабильность и гомеостатичность сортов ярового ячменя в условиях Нечерноземной зоны. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):38-47. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-38-47

© Ерошенко Л.М., Ромахин М.М., Ерошенко Н.А., Дедушев И.А., Ромахина В.В., Болдырев М.А., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-38-47

Yield, plasticity, stability and homeostasis of spring barley cultivars in the Non-Black Earth Region

Lyubov M. Eroshenko, Maksim M. Romakhin, Nikolai A. Eroshenko, Ivan A. Dedushev, Viktoria V. Romakhina, Mikhail A. Boldyrev

Nemchinovka Federal Research Center, Moscow Province, Russia

Corresponding author: Lyubov M. Eroshenko, eroshenko.lm@yandex.ru

Background. The expansion of agrometeorological factors negatively affecting the productivity of spring barley has oriented plant breeders towards developing adaptable forms capable of realizing their genetic potential for higher yield under unfavorable conditions. Applying several methods of statistical data analysis helps to perform a more accurate assessment of the material differentiated according to its adaptability indicators. The objective of this study was to assess the adaptability of spring barley cultivars on the basis of their yield, plasticity, stability and homeostasis.
Materials and methods. The resulting data were obtained for ten spring barley cultivars developed at Nemchinovka FRC.
Results. High yield potential of more than 8.5 t/ha was disclosed in barley cultivars 'Yaromir', 'Nur', 'Nadezhny', 'Sudar', 'Zlatoyar' and 'Znatny'. Cvs. 'Luboyar', 'Nadezhny' and 'Rafael' showed the highest adaptability to the worst growing conditions (4.65–5.04 t/ha) as well as high adaptive and compensatory ability. Cvs. 'Sudar', 'Nur' and 'Zlatoyar' were identified for high environmental plasticity (Cv_i = 24.1–25.9%; b_i = 1.02–1.16; σ = 1.52–1.59), while 'Lyuboyar', 'Znatny' and 'Vladimir' for their stability parameters (S^2d_i = 0.05–0.19; σ^2_{CACi} = 1.60–1.78; $\sigma^2_{(G\times E)gi}$ = 0.05–0.15). The highest values of homeostasis (BVG_i = 3.45–3.53; CSL_i = 138.7–139.4; Hom_i = 9.02–9.85) were registered for cvs. 'Rafael' and 'Lyuboyar'. The calculated rating of the tested cultivars identified 'Nadezhny' as the best in productivity, while 'Zlatoyar' was the best in environmental plasticity. The highest levels of stability and homeostasis were recorded for cvs. 'Rafael' and 'Lyuboyar'.
Conclusion. Comprehensive assessment of productivity and adaptability indicators in the tested spring barley cultivars showed that 'Lyuboyar', 'Nadezhny', 'Zlatoyar' and 'Rafael' were the best under the conditions of the Non-Black Earth Region.

Keywords: adaptability indicators, genotype, environment, environmental test, rating

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan under Project № 0608-2019-0011 "To develop new spring cereal crop lines for breeding cultivars resistant to biotic and abiotic stresses with high productivity potential".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Eroshenko L.M., Romakhin M.M., Eroshenko N.A., Dedushev I.A. , Romakhina V.V., Boldyrev M.A. Yield, plasticity, stability and homeostasis of spring barley cultivars in the Non-Black Earth Region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):38-47. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-38-47

Введение

Усиление влияния глобальных изменений климатических условий на формирование урожайности сельскохозяйственных культур – одна из серьезнейших проблем XXI века. Учитывая расширение факторов, негативно влияющих на растения, на фоне ресурсосбережения, снижения уровня техногенного и антропогенного загрязнения окружающей среды и производимой продукции, приоритетным направлением современного растениеводства является повышение темпов производства зерна в регионах (Alabushev, Anipenko, 2008; Zotikov, 2017). Необходимым условием стабильного роста зернового производства ячменя является расширение посевов наиболее адаптированных к условиям регионов сортов, способных обеспечить высокий и стабильный уровень урожайности в изменяющихся условиях среды, а также внедрение адаптивных технологий их возделывания (Crossa et al., 2014; Eliseev, 2016). Значимая роль агроэкологически специализированных сортов в уменьшении зависимости агросистем ячменя от варьирующих почвенно-климатических условий и повышении урожайности отмечена в отечественных и зарубежных публикациях (Creissen et al., 2016; Kuznetsova et al., 2016; Bisharev et al., 2018).

Между тем сорт как основа технологии возделывания любой культуры является результатом сложного взаимодействия генотипа с условиями среды (Solonechnyi, 2017), и в процессе его воспроизводства уровень реальной урожайности ограничен комплексом нерегулируемых экзогенных факторов, наиболее характерных и сильнодействующих в конкретном регионе.

В условиях погодных трансформаций и их негативного влияния на урожайность сельскохозяйственных культур современные сорта должны не только быть приспособлены к широкому диапазону средовых факторов, но и обеспечивать преимущество перед другими сортами в зонах выращивания (Zhuchenko, 1988; Kudryashov et al., 2016; Yusova, 2020). Поэтому в новом тысячелетии селекционный процесс не может не носить экологический характер и предполагает использование различных методов адаптивной селекции. Важнейшими условиями экологизации селекции являются получение на каждом этапе селекционного процесса эколого-генетической информации и применение математических методов оценки адаптивных свойств испытуемого селекционного материала (Kilchevsky, 2005).

Реакцию генотипов на изменение условий среды характеризуют показатели адаптивных особенностей сортов. Параметры пластичности, стабильности и гомеостатичности определяют уровень адаптации сорта к происходящим климатическим изменениям, показывают преимущества и недостатки сорта, его поведение в различных условиях выращивания (Kurkova, Fokin, 2018). Отсутствие достоверных связей между урожайностью и этими показателями дает основание, при условии сохранения достигнутого уровня урожайного потенциала, предположить возможность сочетания их в одном генотипе (Rybas', 2016; Volkova, Gireva, 2017). По мнению исследователей (Nikolaev et al., 2018; Cheshkova et al., 2020), информативность статистического анализа повышается при использовании нескольких методов оценки признаков адаптивности.

Для более полной и объективной оценки новых сортов по уровню адаптивности необходим градиент экологических сред, обеспечивающий сортоспецифичность реакции на изменение почвенно-климатических условий (Syukov et al., 2017). Повышению эффективности селекционной работы по созданию высокоадаптивных форм, способных наиболее эффективно использовать биоклиматический потенциал региона, способствует широкое экологическое сортоиспытание (Solonechnyi et al., 2014).

Внедрение в производство агроэкологически адресных сортов позволит не только уменьшить неблагоприятное воздействие на окружающую среду, но и поднять рентабельность производства культуры (Alabushev, Anipenko, 2008).

Цель исследования – определение адаптивных свойств сортов ярового ячменя по урожайности, параметрам пластичности, стабильности и гомеостатичности.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили 10 сортов ярового ячменя селекции Федерального исследовательского центра (ФИЦ) «Немчиновка». Для определения параметров адаптивных свойств сортов ярового ячменя по признаку урожайности в 2016–2020 гг. проведено экологическое испытание в двух пунктах, находящихся в различных почвенно-климатических условиях: ФИЦ «Немчиновка» (Московская обл.) и Институт семеноводства и агротехнологий (ИСА) – филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Федеральный научный агроинженерный центр ВИМ» (Рязанская обл.). Для оценки метеорологических условий использовали гидротермический коэффициент (ГТК) Селянинова (Selyaninov, 1928). Согласно классификации ГТК как показателя, влияющего на продуктивность сельскохозяйственных культур (Radzka et al., 2015), вегетационный период 2016 г. в пунктах испытания характеризовался как относительно влажный (ГТК = 1,63–1,71). Агрометеорологические условия вегетационных периодов 2017 и 2020 г. были влажными (ГТК = 2,13–2,34), а 2018 и 2019 г. – относительно сухими (ГТК = 1,02–1,24). При обработке данных урожайности применяли методы вариационного, корреляционного и дисперсионного анализов (Dospekhov, 2011). Пластичность изучаемых сортов (b_i) и стабильность (Sd^2) оценивали по методике S. A. Eberhart, W. A. Russel в изложении В. А. Зыкина (Zykin et al., 1984). Коэффициент адаптивности (К.А.) и показатель уровня и стабильности сорта ($ПУСС_i$) рассчитывали по методикам, соответственно предложенным А. В. Животковым (Zhivotkov et al., 1994) и Э. Д. Неттевичем (Nettevich et al., 1985) с соавторами. Гомеостатичность (Hom_i) определяли по В. В. Хангильдину (Hangildin, 1986), компенсаторную способность (Y_2 min + Y_1 max)/2 – по A. A. Rossielle, J. Hemblin в изложении А. А. Гончаренко (Goncharenko, 2005). Для определения эффектов общей адаптивной способности (v_i), варианс специфической адаптивной способности σ^2_{CACi}, варианс взаимодействия генотипа и среды ($\sigma^2_{(G\times E)gi}$), селекционной ценности генотипа ($СЦГ_i$) использовали методику А. В. Кильчевского и Л. В. Хотылевой (Kilchevsky, Khotyleva, 1997).

Результаты и их обсуждение

Для оценки адаптивности сортов ячменя предложен наиболее эффективный подход анализа данных экологического сортоиспытания по комплексному рейтингу, сочетающему показатели адаптивной способности, пластичности, стабильности и гомеостатичности, рассчи-

танные разными методами. Дисперсионный анализ продуктивности сортов ярового ячменя (табл. 1) выявил достоверность различий между эффектами генотипов, сред и их взаимодействия. Превалирующий вклад (83,5%) в общую дисперсию урожайности вносил фактор «среда». Роль сорта невелика и составляла 3,2%. В то же время изменчивость урожайности на 12,9% достоверно обусловлена взаимодействием факторов «сорт × среда», что свидетельствует о возможности дальнейшего роста урожайности за счет повышения адаптивного потенциала сортов.

Урожайность сортов ярового ячменя в экологическом испытании в среднем по опыту за 2016–2020 гг. составила 6,21 т/га. В наиболее благоприятных условиях выявлен высокий потенциал урожайности, который у сортов 'Яромир', 'Нур', 'Надежный', 'Сударь' 'Златояр' и 'Знатный' превышал 8,5 т/га. На фоне недостаточного увлажнения наименьшая урожайность (табл. 2) отмечена у сортов 'Московский 86' (3,67 т/га) и 'Владимир' (3,70 т/га), снизивших урожайность в условиях стресса по отношению к стандарту на 0,10 и 0,13 т/га соответственно. Лучшими по уровню лимитированной урожай-

Таблица 1. Результаты дисперсионного анализа сортов ярового ячменя в экологическом испытании
(ФИЦ «Немчиновка», Рязанская обл., 2016–2020 гг.)

Table 1. ANOVA results for spring barley cultivars in the environmental test
(Nemchinovka Federal Research Center, Ryazan Province, 2016–2020)

Источник варьирования / Source of variation	SS	DF	MS	F	Доля фактора, % / Factor effect size, %
Общее / Total	388,76	199	1,95		
Фактор А (сорт) / Factor A (cultivar)	12,31	9	1,37	2,20*	3,2
Фактор Б (среда) / Factor B / (environment)	324,71	9	36,08	58,16*	83,5
Взаимодействие А × Б / A × B interaction	50,24	81	0,62	42,21*	12,9
Ошибка / Error	1,45	99	0,05		0,4

Примечание: SS – сумма квадратов; DF – степень свободы; MS – средний квадрат; F – критерий Фишера
*статистически значим при уровне вероятности P ≥ 0,95

Note: SS is the sum of squares; DF is the degree of freedom; MS is the mean square; F is the Fisher criterion
* statistically significant at P ≥ 0.95

Таблица 2. Урожайность и показатели адаптивности сортов ярового ячменя в экологическом сортоиспытании
(ФИЦ «Немчиновка», Рязанская обл., 2016–2020 гг.)

Table 2. Yield and adaptability indicators of spring barley cultivars in the environmental test
(Nemchinovka Federal Research Center, Ryazan Province, 2016–2020)

Сорта / Cultivars	Урожайность, т/га / Yield, t/ha		Показатели адаптивности / Adaptability indicators			
	Y_2 min	Y_1 max	(Y_2 min + Y_1 max)/2	К.А., %	OAC_i ($u+v_i$)	v_i
Яромир, стандарт / Yaromir, reference	3,80	8,61	6,20	97,0	6,01	–0,20
Владимир / Vladimir	3,70	7,63	5,66	93,9	5,81	–0,40
Нур / Nur	4,16	8,68	6,42	95,4	5,93	–0,28
Московский 86 / Moskovsky 86	3,67	8,17	5,92	99,5	6,12	–0,09
Надежный / Nadezhny	4,78	9,19	6,98	104,9	6,48	0,27
Сударь / Sudar	4,19	8,64	6,42	101,9	6,31	0,11
Златояр / Zlatoyar	4,43	8,69	6,56	101,2	6,30	0,09

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Сорта / Cultivars	Урожайность, т/га / Yield, t/ha		Показатели адаптивности / Adaptability indicators			
	Y_2 min	Y_1 max	(Y_2 min + Y_1 max)/2	К.А., %	OAC_i ($u+v_i$)	v_i,
Знатный / Znatny	4,10	8,59	6,34	100,0	6,19	0,01
Рафаэль / Rafael	5,04	8,47	6,76	104,4	6,42	0,21
Любояр / Lyuboyar	4,65	8,34	6,50	105,6	6,50	0,29
$\bar{x}$	4,25	8,50	6,38	100,4	6,21	–
$S\bar{x}$	0,15	0,13	0,38	1,27	0,08	–

Примечание: Y_1 max – максимальное значение;Y_2 min – минимальное значение; (Y_2 min + Y_2 min)/2-генетическая гибкость; К.А. – коэффициент адаптивности; OAC_i – общая адаптивная способность; $\bar{x}$ – среднее; $S\bar{x}$ – относительная ошибка среднего

Note: Y_1 max is the maximum value;Y_2 min is the minimum value; (Y_2 min + Y_2 min)/2 is the genetic flexibility; К.А. is the adaptability coefficient; OAC_i is total adaptability; $\bar{x}$ is the mean; $S\bar{x}$ is the relative error of the mean

ности (Y_2 min) и по показателю генетической гибкости сортов (Y_2 min + Y_1 max)/2, характеризующему среднеарифметическую урожайность в годы с минимальным и максимальным проявлением признака, были сорта 'Златояр', 'Любояр', 'Рафаэль' и 'Надежный' (4,43–5,04 т/га и 6,50–6,98 т/га соответственно).

На основании показателей общей адаптивной способности ($OAC_i = u + v_i$), эффектов OAC_i (v_i) и коэффициентов адаптивности (К.А., %), которые оценивали среднюю величину признака в различных условиях среды, можно утверждать, что наибольшей способностью обеспечивать максимальный средний урожай во всей совокупности сред характеризовались сорта 'Рафаэль', 'Любояр' и 'Надежный' (OAC_i = 6,42–6,50 т/га; v_i = 0,21–0,29; К.А. = 104,4–105,6%).

Статистические методы анализа взаимодействия генотипа и среды, применяемые при оценке адаптивных особенностей изучаемых сортов, можно разделить на три группы, каждая из которых оценивает одинаковые свойства организма: показатели пластичности, стабильности и гомеостатичности. При анализе данных пластичность, как величину и направленность реакции генотипа на колебания условий среды, в наших исследованиях характеризовали коэффициенты вариации (Cv_i), линейной регрессии (b_i) и среднее квадратичное отклонение (σ).

На основании полученных данных (табл. 3) определена более сильная отзывчивость на изменение условий выращивания у сортов 'Сударь', 'Нур' и 'Златояр' (Cv_i = 24,1–25,9%; b_i = 1,02–1,16; σ = 1,52–1,59). Напротив, более низкая способность отзываться на улучшение условий выращивания повышением продуктивности обнаружена у сортов 'Рафаэль', 'Любояр', 'Владимир' и 'Московский 86' (Cv_i = 19,1–23,3%; b_i = 0,88–0,99; σ = 1,22–1,38).

Таблица 3. Экологическая стабильность, пластичность и гомеостатичность сортов ячменя в экологическом сортоиспытании
(ФИЦ «Немчиновка», Рязанская обл., 2016–2020 гг.)

Table 3. Environmental stability, plasticity and homeostasis of barley cultivars in the environmental test
(Nemchinovka Federal Research Center, Ryazan Province, 2016–2020)

Сорта / Cultivars	Показатели пластичности, стабильности и гомеостатичности / Plasticity, stability and homeostasis indicators								
	Cv_i	b_i	σ	Sd_i^2	$\sigma^2_{(CACi)}$	$\sigma^2_{(G\times E)gi}$	СЦГ$_i$ / BVG_i	ПУСС$_i$ / CSL_i	Hom_i
Яромир / Yaromir	23,3	0,98	1,40	0,24	1,96	0,23	2,79	100,0	5,37
Владимир / Vladimir	22,3	0,88	1,30	0,19	1,60	0,15	2,94	97,4	6,61
Нур / Nur	25,9	1,10	1,54	0,19	2,34	0,23	2,41	87,1	5,05
Московский 86 / Moskovsky 86	23,3	0,85	1,38	0,76	1,93	0,73	2,99	103,9	6,03

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Сорта / Cultivars	Показатели пластичности, стабильности и гомеостатичности / Plasticity, stability and homeostasis indicators								
	Cv_i	b_i	σ	Sd_i^2	$\sigma^2_{(CACi)}$	$\sigma^2_{(G\times E)gi}$	$СЦГ_i$ / BVG_i	$ПУСС_i$ / CSL_i	Hom_i
Надежный / Nadezhny	23,0	1,05	1,49	0,24	1,84	0,19	3,35	96,1	6,39
Сударь / Sudar	24,1	1,02	1,52	0,46	2,09	0,48	3,00	106,4	5,87
Златояр / Zlatoyar	25,2	1,16	1,59	0,06	2,16	0,11	3,15	101,3	5,86
Знатный / Znatny	22,6	1,00	1,40	0,13	1,78	0,10	3,43	90,3	6,01
Рафаэль / Rafael	19,1	0,90	1,22	0,31	1,66	0,14	3,45	139,4	9,85
Любояр / Lyuboyar	19,6	0,93	1,27	0,05	1,65	0,05	3,53	138,7	9,02
$\bar{x}$	22,8	0,99	1,42	0,26	1,90	0,24	3,10	97,1	6,61
$S\bar{x}$	0,68	0,03	0,04	0,07	0,08	0,06	0,07	5,80	0,48

Примечание: Cv_i – коэффициент вариации; bi – коэффициент регрессии; σ – среднее квадратичное отклонение; Sd_i^2 – среднее квадратичное отклонение от линии регрессии; σ^2_{CACi} – варианса специфической адаптивной способности; $\sigma^2_{(G\times E)gi}$ – варианса общей адаптивной способности; $СЦГ_i$ – селекционная ценность генотипа; Hom_i – показатель гомеостатичности; $ПУСС_i$ – показатель уровня стабильности сорта

Note: Cv_i is the coefficient of variation; bi is the regression coefficient; σ is the standard deviation; Sd_i^2 is the standard deviation from the regression line; σ^2_{CACi} is the variance of specific adaptability; $\sigma^2_{(G\times E)gi}$ is the variance of general adaptability; BVG is the breeding value of a genotype; Hom_i is the indicator of homeostasis; CSL_i is the indicator of the cultivar's stability level

Устойчивость проявления признака в различных условиях выращивания выявлена по показателям стабильности: варианс взаимодействия генотипа и среды ($\sigma^2_{(G\times E)gi}$), среднеквадратичном отклонении от линии регрессии (S^2d_i) и варианс специфической адаптивной способности (σ^2_{CACi}).

Считается, что показатель способности i-го генотипа вступать во взаимодействие со средами ($\sigma^2_{(G\times E)gi}$) дает практически одинаковую информацию о стабильности генотипа, как и параметр S^2d_i, позволяющий оценить степень предсказуемости ответа генотипа на среду (Kilchevsky, Khotyleva, 1997). В нашем исследовании теснота связи между ними характеризовалась высоким значением коэффициента корреляции (r = 0,963). При оценке стабильности по варианс CACi учитывалась биологическая сущность взаимодействия генотипа и среды, которая состояла в усилении или ослаблении эффектов сред. Существенной зависимости между σ^2_{CACi}, $\sigma^2_{(G\times E)gi}$ и показателем S^2d_i не обнаружено (r = 0,104–0,314). Наименьшие значения всех параметров стабильности, указывающих на высокий уровень устойчивости к лимитирующим факторам среды, определены у сортов 'Любояр', 'Знатный' и 'Владимир' (S^2d_i = 0,05–0,19; σ^2_{CACi} = 1,60–1,78; $\sigma^2_{(G\times E)gi}$ = 0,05–0,15).

Мерой гомеостаза сорта, или его способности к меньшему снижению урожая при ухудшении условий возделывания, послужили показатели селекционной ценности генотипа ($СЦГ_i$), уровня и стабильности сорта ($ПУСС_i$) и гомеостатичности (Hom_i). Показатели являются комплексными, поскольку позволяют одновременно учитывать уровень и стабильность урожайности.

По степени гомеостатичности, превысив среднесортовые значения указанных параметров соответственно на 11,3–13,8%; 42,8–43,6% и 48,5–68,3%, лидировали новые сорта 'Рафаэль' и 'Любояр' ($СЦГ_i$ = 3,45–3,53; $ПУСС_i$ = 138,7–139,4; Hom_i = 9,02–9,85).

Критерием репрезентативности и конкурентного преимущества сортов в государственном сортоиспытании и в производстве может служить величина рейтинга, учитывающая комплекс параметров адаптивности и урожайности, полученных на основе экологического испытания (Sapega, 2016). Для объединения нескольких показателей, не всегда формализуемых в один, числовые данные статистического анализа были преобразованы в ранговый формат (табл. 4). Первое место по комплексной оценке средней урожайности и способности поддерживать потенциал продуктивности в различных условиях выращивания занял сорт 'Надежный', который был лучшим по максимальной продуктивности (Y_1 max = 9,19 т/га) и показателю компенсаторной способности ((Y_2 min + Y_1 max)/2 = 6,98), указывающему на соответствие между генотипом сорта и факторами окружающей среды.

Наименьшую сумму рангов (∑ рангов 4 ÷ 5) по показателям пластичности набрали сорта 'Златояр' и 'Нур', занявшие первое и второе место в рейтинговой шкале по отзывчивости на комплекс благоприятных погодных условий. Самыми высокими рейтинговыми оценками по признакам стабильности характеризовались сорта 'Любояр' и 'Знатный', по показателям гомеостатичности – сорта 'Рафаэль' и 'Любояр'.

Таблица 4. Рейтинг сортов ярового ячменя по урожайности и показателям адаптивных особенностей, оцененным разными методами

Table 4. Rating of spring barley cultivars according to their yield and adaptability indicators assessed by different methods

Сорта / Cultivars	Рейтинг сортов по сумме рангов, характеризующих показатели / Rating of cultivars according to the sum of ranks characterizing the indicators of				Общая сумма рангов / Total sum of ranks	Комплексный рейтинг / Complex rating
	урожайности / yield	пластичности / plasticity	стабильности / stability	гомеостатичности / homeostasis		
Яромир / Yaromir	8	5	8	10	106	9
Владимир / Vladimir	10	9	3	8	114	10
Нур / Nur	7	2	7	9	87	7
Московский 86 / Moskovsky 86	9	7	9	7	113	8
Надежный / Nadezhny	1	4	6	3	56	2
Сударь / Sudar	5	3	10	6	79	5
Златояр / Zlatoyar	4	1	5	4	59	3
Знатный / Znatny	6	6	2	5	82	6
Рафаэль / Rafael	3	10	4	1	66	4
Любояр / Lyuboyar	2	8	1	2	52	1

Для выявления форм с широким адаптивным потенциалом наибольшую ценность представляет комплексный рейтинг сортов ячменя по совокупности количественных и качественных характеристик адаптивности. На основе интегрированной оценки, учитывающей показатели урожайности, пластичности, стабильности и гомеостатичности, лучшими в условиях Нечерноземной зоны признаны сорта ‘Любояр’, ‘Надежный’, ‘Златояр’ и ‘Рафаэль’.

Выводы

Результаты дисперсионного анализа позволили установить значительное влияние почвенно-климатических условий Нечерноземной зоны на урожайность ярового ячменя. Значимость взаимодействия факторов «сорт × среда» свидетельствует о возможности дальнейшего роста урожайности за счет повышения адаптивного потенциала сортов.

Экологическое испытание сортов в контрастных почвенно-климатических условиях дало возможность выделить сорта ‘Надежный’, ‘Златояр’, ‘Рафаэль’ и ‘Любояр’ по высоким оценкам основных параметров продуктивности. Анализ данных выявил повышенную способность сортов ‘Сударь’, ‘Нур’ и ‘Златояр’ отзываться на улучшение условий выращивания и более высокую стабильность урожайности у сортов ‘Любояр’, ‘Знатный’ и ‘Владимир’. Наиболее оптимальное сочетание продуктивности и стабильности зафиксировано у сортов ‘Рафаэль’ и ‘Любояр’.

Сочетание различных статистических показателей, рассматривающих адаптивность сорта с позиции адаптивной способности, пластичности, стабильности и гомеостатичности, определило высокий рейтинг сортов ‘Любояр’, ‘Надежный’, ‘Златояр’ и ‘Рафаэль’ как способных более эффективно использовать биоклиматический потенциал региона.

References / Литература

Alabushev A.V., Anipenko L.N. Scientific provision of productivity, sustainability and profitability of the grain industry of Russia (Nauchnoye obespecheniye produktivnosti, ustoychivosti i rentabelnosti zernovoy otrasli Rossii). *Vestnik OrelGAU = Bulletin of Orel State Agrarian University*. 2008;1(10):2-10. [in Russian] (Алабушев А.В., Анипенко А.В. Научное обеспечение продуктивности, устойчивости и рентабельности в зерновой отрасли России. *Вестник ОрелГАУ*. 2008;1(10):2-10).

Bisharev A.A., Shevchenko S.N., Madyakin E.V., Kalykulina I.A., Duldina M.A., Dvortsova T.V. The influence of agrometeorological conditions on grain yield of spring barley in the conditions of Middle Volga Region. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences.* 2018;20(2-4):667-670. [in Russian] (Бишарев А.А., Шевченко Е.Н., Мадякин Е.В., Калякулина И.А., Дюльдина М.А., Дворцова Т.В. Влияние агрометеорологических условий на урожай ячменя в условиях Среднего Поволжья. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2018;20(2-4):667-670).

Cheshkova A.F., Stepochkin P.I., Aleynikov A.F., Grebennikova I.G., Ponomarenko V.I. A comparison of statistical methods for assessing winter wheat grain yield stability. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(3):267-275. DOI: 10.18699/VJ20.619

Creissen H.E., Jorgensen T.H., Brown J.K.M. Increased yield stability of field-grown winter barley (*Hordeum vulgare* L.) varietal mixtures through ecological processes. *Crop Protection*. 2016;85:1-8. DOI: 10.1016/j.cropro.2016.03.001

Crossa J., Pérez P., Hickey J., Burgueño J., Ornella L., Cerón-Rojas J. et al. Genomic prediction in CIMMYT maize and wheat breeding program. *Heredity*. 2014;112(1):48-60. DOI: 10.1038/hdy.2013.16

Dospekhov B.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). 6th ed. Moscow: Alyans; 2011. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. 6-е изд. Москва: Альянс; 2011).

Eliseev S.L. Increase of crop production sustainability. *Perm Agrarian Journal.* 2016;4(16):15-20. [in Russian] (Елисеев С.Л. Повышение устойчивости производства зерна. *Пермский аграрный вестник.* 2016;4(16):15-20).

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

Hangildin V.V. Parameters for evaluating the homeostasis of varieties and breeding lines in the testing of cereal crops (Parametry otsenki gomeostatichnosti sortov i selektsionnykh liniy v ispytanii kolosovykh kultur). *Nauchno-tekhnicheskiy byulleten VSGI = Scientific and Technical Bulletin of the All-Union Breeding and Genetics Institute.* 1986;2(60):36-41. [in Russian] (Хангильдин В.В. Параметры оценки гомеостатичности сортов и селекционных линий в испытании колосовых культур. *Научно-технический бюллетень ВСГИ*. 1986;2(60):36-41).

Kilchevsky A.V. Genetic and ecological bases of plant breeding. *The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists.* 2005;9(4):518-526. [in Russian] (Кильчевский А.В. Генетико-экологические основы селекции растений. *Информационный вестник ВОГиС*. 2005;9(4):518-526).

Kilchevsky A.V., Khotyleva L.V. Ecological plant breeding (Ekologicheskaya selektsiya rasteniy). Minsk: Technalohija; 1997. [in Russian] (Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Экологическая селекция растений. Минск: Тэхналогія; 1997).

Kudryashov I.N., Bespalova L.A., Ponomarev D.A. Relevance of varietal structures in winter wheat production in present conditions. *Grain Economy of Russia.* 2016;(1):9-13. [in Russian] (Кудряшов И.Н., Беспалова Л.А., Пономарев Д.А. Актуальность сортовых структур при производстве озимой пшеницы в современных условиях. *Зерновое хозяйство России*. 2016;(1):9-13).

Kurkova I.V., Fokin S.A. The assessment of adaptive capacity and ecological plasticity of varieties and samples of varieties of spring barley of Amur selection. *The Bulletin of KrasGAU*. 2018;2(137):16-21. [in Russian] (Куркова И.В., Фокин С.А. Оценка адаптивной способности и экологической пластичности сортов и сортообразцов ярового ячменя амурской селекции. *Вестник КрасГАУ.* 2018;2(137):16-21).

Kuznetsova T.E., Levshtanov S.A., Serkin N.V., Nesterenko V.V., Veretelnikova N.A., Ostanina T.V. Methods and results of spring barley breeding in Krasnodar region. *Achievements of Science and Technology of AIC.* 2015;29(12):20-22. [in Russian] (Кузнецова Т.Е., Левштанов С.А., Серкин Н.В., Нестеренко В.В., Веретельникова Н.А., Останина Т.В. Методы и результаты селекции ярового ячменя на Кубани. *Достижения науки и техники АПК*. 2015;29(12):20-22).

Nettevich E.D., Morgounov A.I., Maksimenko M.I. Improving the efficiency of spring wheat selection for stability, yield and quality of grain (Povysheniye effektivnosti otbora yarovoy pshenitsy na stabilnost, urozhaynost i kachestvo zerna). *Vestnik selskokhozyaystvennoy nauki = Bulletin of Agricultural Science*. 1985;(1):66-73. [in Russian] (Неттевич Э.Д., Моргунов А.И., Максименко М.И. Повышение эффективности отбора яровой пшеницы на стабильность урожайности и качества зерна. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1985;(1):66-73).

Nikolaev P.N., Aniskov N.I., Yusova O.A., Safonova I.V. Adaptability of spring oat yield in the environments of the Near-Irtysh area in Omsk Province. *Proceeding on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(4):28-38. [in Russian] (Николаев П.Н., Аниськов Н.И., Юсова О.А., Сафонова И.В. Адаптивность урожайности ярового овса в условиях Омского Прииртышья. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(4):28-39). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-28-38

Radzka E. Rymuza K., Lenartowicz T. Analysis of hydrothermal conditions and their impact on early potato yields. *Journal of Ecological Engineering*. 2015;16(2):120-124. DOI: 10.12911/22998993/1866

Rybas' I.A. Breeding grain crops to increase adaptability (review). *Agricultural Biology.* 2016;51(5):617-626. [in Russian] (Рыбась И.А. Повышение адаптивности в селекции зерновых культур (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2016;51(5):617-626). DOI: 10.15389/agrobiology.2016.5.617rus

Sapega V.A. Representativeness problem in the state varieties testing system, productivity and parameters of ecological plasticity and stability of oats varieties. *The Bulletin of KrasGAU*. 2016;10(121):163-170. [in Russian] (Сапега В.А. Проблема репрезентативности в системе

госсортоиспытания, урожайность и параметры экологической пластичности и стабильности сортов овса. *Вестник КрасГАУ*. 2016;10(121):163-170).

Selyaninov G.T. On agricultural estimation of climate. *Contributions to Agricultural Meteorology*. 1928;20:165-177. [in Russian] (Селянинов Г.Т. О сельскохозяйственной оценке климата. *Труды по сельскохозяйственной метеорологии*. 1928;20:165-177).

Solonechnyi P.N. AMMI and GGE biplot analyses of genotype-environment interaction in spring barley lines. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(6):657-662. [in Russian] (Солонечный П.Н. AMMI и GGE biplot анализ взаимодействия генотип-среда линий ячменя ярового. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(6):657-662). DOI: 10.18699/VJ17.283

Solonechnyi P.N., Kozachenko M.R., Vasko N.I., Naumov A.G., Vazhenina O.E., Solonechnaya O.V. Productivity in spring barley varieties under ecological testing. *Legumes and Groat Crops*. 2014;4(12):96-99. [in Russian] (Солонечный П.Н., Козаченко М.Р., Васько Н.И., Наумов А.Г., Важенина О.Е., Солнечная О.В. Продуктивность сортов ячменя ярового в экологическом сортоиспытании. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2014;4(12):96-99).

Syukov V.V., Zakharov V.G., Menibaev A.I. Ecological plant breeding: types and practice. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(5):534-536. [in Russian] (Сюков В.В., Захаров В.Г., Менибаев А.И. Экологическая селекция растений: типы и практика. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(5):534-536). DOI: 10.18699/VJ17.270

Varga B., Vida G., Varga-László E., Bencze S., Veisz O. Effect of simulating drought in various phenophases on the water use efficiency of winter wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2015;201(1):1-9. DOI: 10.1111/jac.12087

Volkova L.V., Gireva V.M. Estimation of spring soft wheat varieties by yield and adaptive properties. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2017;4(59):19-23. [in Russian] (Волкова Л.В., Гирева В.М. Оценка сортов яровой мягкой пшеницы по урожайности и адаптивным свойствам. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2017;4(59):19-23).

Yusova O.A., Nikolaev P.N., Bendina Y.B., Safonova I.V., Aniskov N.I. Stress resistance in barley cultivars of various agroecological origin under extreme continental climate conditions. *Proceedings on Applied botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(4):44-55. [in Russian] (Юсова О.А., Николаев П.Н., Бендина Я.Б., Сафонова И.В., Аниськов Н.И. Стрессоустойчивость сортов ячменя различного агроэкологического происхождения для условий резко континентального климата. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(4):44-55). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-44-55

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

Zhuchenko A.A. Adaptive potential of cultivated plants (ecogenetic fundamentals) (Adaptivny potentsial kulturnykh rasteniy [ekologo-geneticheskiye osnovy]). Chisinau: Ştiinţă; 1988. [in Russian] (Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев: Штиинца; 1988).

Zotikov V.I. The role of genetic resources in improving the productivity and environmental sustainability of crop production. *Legumes and Groat Crops*. 2017;2(22):4-8. [in Russian] (Зотиков В.И. Роль генетических ресурсов в повышении продуктивности и экологической устойчивости растениеводства. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2017;2(22):4-8).

Zykin V.A., Meshkov V.V., Sapega V.A. Parameters of environmental plasticity in crop plants, their calculation and analysis: guidelines (Parametry ekologicheskoy plastichnosti selskohozyaystvennykh rasteniy, ikh raschet i analiz: metodicheskiye rekomendatsii). Novosibirsk: Siberian Branch of VASKhNIL; 1984. [in Russian] (Зыкин В.А., Мешков В.В., Сапега В.В., Параметры экологической пластичности сельскохозяйственных растений, их расчет и анализ: методические рекомендации. Новосибирск: Сибирское отделение ВАСХНИЛ; 1984).

Информация об авторах

Любовь Михайловна Ерошенко, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр «Немчиновка», 143026, Россия, Московская обл., Одинцово, рп. Новоивановское, ул. Агрохимиков, 6, eroshenko.lm@yandex.ru, http://orcid.org/0000-0002-8513-6665

Максим Михайлович Ромахин, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр «Немчиновка», 143026, Россия, Московская обл., Одинцово, рп. Новоивановское, ул. Агрохимиков, 6, rmax1@ya.ru, http://orcid.org/0000-0001-5691-1020

Николай Анатольевич Ерошенко, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр «Немчиновка», 143026, Россия, Московская обл., Одинцово, рп. Новоивановское, ул. Агрохимиков, 6, eroshenko.lm@yandex.ru, http://orcid.org/0000-0002-6971-957X

Иван Александрович Дедушев, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр «Немчиновка», 143026, Россия, Московская обл., Одинцово, рп. Новоивановское, ул. Агрохимиков, 6, ivan.dedushev@yandex.ru, http://orcid.org/0000-0002-5059-9299

Виктория Валерьевна Ромахина, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр «Немчиновка», 143026, Россия, Московская обл., Одинцово, рп. Новоивановское, ул. Агрохимиков, 6, 79206175784@yandex.ru, http://orcid.org/0000-0002-9996-4998

Михаил Александрович Болдырев, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр «Немчиновка», 143026, Россия, Московская обл., Одинцово, рп. Новоивановское, ул. Агрохимиков, 6, mbold1911@yandex.ru, http://orcid.org/0000-0002-7421-0321

Information about the authors

Lyubov M. Eroshenko, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Nemchinovka Federal Research Center, 6 Agrokhimikov St., Novoivanovskoye, Odintsovsky District, Moscow Province 143026, Russia, eroshenko.lm@yandex.ru, http://orcid.org/0000-0002-8513-6665

Maksim M. Romakhin, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Nemchinovka Federal Research Center, 6 Agrokhimikov St., Novoivanovskoye, Odintsovsky District, Moscow Province 143026, Russia, rmax1@ya.ru, http://orcid.org/0000-0001-5691-1020

Nikolai A. Eroshenko, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, Nemchinovka Federal Research Center, 6 Agrokhimikov St., Novoivanovskoye, Odintsovsky District, Moscow Province 143026, Russia, eroshenko.lm@yandex.ru, http://orcid.org/0000-0002-6971-957X

Ivan A. Dedushev, Researcher, Nemchinovka Federal Research Center, 6 Agrokhimikov St., Novoivanovskoye, Odintsovsky District, Moscow Province 143026, Russia, ivan.dedushev@yandex.ru, http://orcid.org/0000-0002-5059-9299

Viktoria V. Romakhina, Associate Researcher, Nemchinovka Federal Research Center, 6 Agrokhimikov St., Novoivanovskoye, Odintsovsky District, Moscow Province 143026, Russia, 79206175784@yandex.ru, http://orcid.org/0000-0002-9996-4998

Mikhail A. Boldyrev, Associate Researcher, Nemchinovka Federal Research Center, 6 Agrokhimikov St., Novoivanovskoye, Odintsovsky District, Moscow Province 143026, Russia, mbold1911@yandex.ru, http://orcid.org/0000-0002-7421-0321

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 25.05.2021; одобрена после рецензирования 14.12.2021; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 25.05.2021; approved after reviewing on 14.12.2021; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 634.1.054: 581.19
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-48-56

CC BY

Состав и содержание антоцианов в плодах жимолости в условиях Томской области

Л. Н. Зибарева[1], Е. С. Филоненко[1], С. А. Сучкова[1], Н. В. Савенкова[2], А. И. Никитин[3]

[1] Сибирский ботанический сад Томского государственного университета, Томск, Россия

[2] ОГУП «Бакчарское», Томская область, Россия

[3] ООО ТПК «САВА», Томск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Лариса Николаевна Зибарева, zibareva.lara@yandex.ru

Актуальность изучения плодов жимолости обусловлена их высокой антиоксидантной активностью по сравнению с другими плодами и повышенным вниманием к антоцианам в качестве мощного профилактического средства при различных заболеваниях, в том числе широко распространенных в мире – онкологических, сердечно-сосудистых.
Материалы и методы. Плоды жимолости собраны в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета, Бакчарском питомнике и питомнике ООО «САВА». Анализ антоцианов в свежих и замороженных плодах проведен методом высокоэффективной жидкостной хроматографии.
Результаты. В плодах сибирских сортов жимолости выявлены цианидин-3,5-ди-О-глюкозид, цианидин-3-О-глюкозид, в большинстве образцов – пеонидин-3-О-глюкозид, в некоторых – пеларгонидин-3-глюкозид. Показано, что изученные сорта содержат значительные уровни антоцианов, которые варьируют в интервале 199–843 мг/100 г. Учитывая низкую устойчивость плодов жимолости к хранению, для исследования брали материал до и после заморозки. Установлены особенности состава и содержания антоцианов в свежих и замороженных плодах. Проведено сравнение качественного и количественного состава антоцианов образцов Западно-Сибирского региона с литературными данными, полученными для плодов, выращенных в Белгородской области (Центрально-Черноземный район). При замораживании плодов жимолости уровень антоцианов в сортах сохраняется, а в некоторых сортах повышается.
Заключение. Результаты, полученные в данной работе, свидетельствуют о том, что плоды жимолости сортов Западно-Сибирского региона РФ являются перспективными источниками высокого содержания антоцианов.

Ключевые слова: плоды *Lonicera caerulea* L., антоцианы, сорта сибирской селекции, ВЭЖХ–ДМД

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (проект № FSWM-2020-0019).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Зибарева Л.Н., Филоненко Е.С., Сучкова С.А., Савенкова Н.В., Никитин А.И. Состав и содержание антоцианов в плодах жимолости в условиях Томской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):48-56. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-48-56

© Зибарева Л.Н., Филоненко Е.С., Сучкова С.А., Савенкова Н.В., Никитин А.И., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-48-56

Identification and quantification of anthocyanins in honeysuckle under the conditions of Tomsk Province

Larisa N. Zibareva[1], Elena S. Filonenko[1], Svetlana A. Suchkova[1], Nadezhda V. Savenkova[2], Andrey I. Nikitin[3]

[1] *Siberian Botanical Garden, Tomsk State University, Tomsk, Russia*

[2] *Bakcharskoe State Enterprise, Tomsk Province, Russia*

[3] *SAVA Production Company, Tomsk, Russia*

Corresponding author: Larisa N. Zibareva, zibareva.lara@yandex.ru

Background. Honeysuckle is a promising berry crop for food and medical uses, which has recently become increasingly popular. Searching for sources with high content of bioactive substances to obtain new fruit cultivars with improved chemical composition continues to be relevant. Anthocyanin content and composition in honeysuckle cultivars depend on many factors, including plant reproduction conditions (temperature and humidity). Studying chemical composition of Siberian honeysuckle cultivars grown under the conditions of Western Siberia will make it possible to identify sources of high BAS content for various uses.
Materials and methods. The target materials of the study were fruits of 21 honeysuckle cultivars grown in Western Siberia before and after freezing. The qualitative and quantitative composition of anthocyanins was assessed in ethanol extracts of honeysuckle fruits using HPLC technique.
Results. The content of anthocyanins was higher in the fruits of honeysuckle grown in Western Siberia compared with the published data for the same cultivars reproduced in Belgorod Province (Central Black Earth Region). After freezing, the anthocyanin level in honeysuckle fruits remained the same and in some cases even increased.
Conclusions. The obtained data helped to ascertain that honeysuckle fruits reproduced in Western Siberia are valuable sources of such bioactive compounds as anthocyanins.

Keywords: fruit crops, *Lonicera caerulea* L., cultivars of Siberian breeding, anthocyanins, HPLC–DAD

Acknowledgements: the study was performed within the framework of the State Task delegated by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (Project No. FSWM-2020-0019).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Zibareva L.N., Filonenko E.S., Suchkova S.A., Savenkova N.V., Nikitin A.I. Identification and quantification of anthocyanins in honeysuckle under the conditions of Tomsk Province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):48-56. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-48-56

Введение

Ценность плодов жимолости определяется не только содержанием витаминов А, С, Р, В, минералов, сахаров, но и содержанием продуктов вторичного метаболизма – флавоноидов, в том числе антоцианов. Эти фенольные гликозиды определяют окраску цветков, плодов, являются аттрактантами для насекомых и обуславливают их биологическую ценность. За последние десятилетия антоцианы плодов и ягод стали темой многочисленных исследований. Известно, что эти пигменты обладают высокой антиоксидантной активностью (Wang et al., 2016; Reshetnikov et al., 2017; Auzanneau et al., 2018; Molina et al., 2019), противовоспалительными, антимикробными, антиканцерогенными, гепатопротекторными свойствами (Fang, 2015; Molina et al., 2019).

Разнообразие антоцианов обусловлено количеством гидроксильных групп, природой и количеством присоединенных к молекуле сахаров, положением гликозилирования, природой и количеством алифатических или ароматических кислот, присоединенных к сахарам. При всем их многообразии антоциановые соединения – производные лишь шести основных антоцианидинов: пеларгонидина, цианидина, пеонидина, дельфинидина, петунидина и мальвидина, которые отличаются боковыми радикалами.

Установлено, что антиоксидантная активность коррелирует с общим содержанием фенольных соединений, в том числе с антоцианами. Это весьма мощные антиоксиданты, обладающие бóльшей эффективностью, чем, например, витамины С и Е (Lin et al., 2017; Bendokas et al., 2020). В ряде исследований показано, что умеренное потребление продукции с высоким содержанием антоцианов позволяет снизить риск сердечно-сосудистых заболеваний (Lin et al., 2017; Grobelna et al., 2019). Высокая антиоксидантная активность плодов жимолости по сравнению с другими плодами – черники, ежевики, малины и красного винограда обуславливает повышенное к ним внимание в качестве мощного профилактического средства онкологических заболеваний, заболеваний сердечно-сосудистой системы (атеросклероза, инсульта, инфаркта и др.), болезни Альцгеймера, глазных болезней (глаукомы и катаракты) и др.

Известно, что на интенсивность синтеза антоцианов влияет широкий спектр стрессовых факторов окружающей среды (Makarevitch et al., 2010; Jaakola et al., 2004; Chalker-Scott, 2002). Стимулирование синтеза антоцианов связано с повышением устойчивости к охлаждению и замораживанию (Solecka, Kacperska, 2003), загрязнению тяжелыми металлами (Hale et al., 2002), засухе (Farrant et al., 2003). Таким образом, суровые условия сибирского климата будут способствовать повышению содержания антоцианов в плодах жимолости по сравнению с плодами тех же сортов, выращенных в более южных регионах РФ.

В связи с тем, что плоды жимолости не подлежат длительному хранению и одним из способов сохранения полезных веществ является замораживание, нами в качестве материала для исследования были взяты свежие плоды жимолости и хранившиеся в течение трех месяцев при температуре –18°С с последующим сравнительным анализом полученных результатов.

Ранее показано, что уровень накопления антоцианов в 20 сортах жимолости, выращенных в Белгородской области (Россия), изменяется в пределах 188–445 мг на 100 г свежих плодов (Chulkov et al., 2011). Мажорным компонентом является цианидин-3-глюкозид, доля которого составляет от 75 до 91%. Согласно имеющимся данным (Chulkov et al., 2011; Wang et al., 2016), основными антоцианами, выявленными в плодах жимолости разных сортов, являются цианидин-3-глюкозид, цианидин-3-рутинозид, пеларгонидин-3-глюкозид, пеонидин-3-глюкозид, цианидин-3,5-диглюкозид. Состав основных антоцианов, определенный А. Н. Чулковым с соавторами (Чулков А.Н.), совпадает с составом, установленным польскими исследователями (Grobelna et al., 2019), что указывает на сохранение постоянного качественного состава антоцианов для различных сортов жимолости.

Сделано предположение, что качественный состав и содержание антоцианов, являющихся растительными антистрессорами, в одних и тех же сортах жимолости будут меняться в более суровых условиях Сибири.

Цель – исследование состава и содержания антоцианов в свежих и замороженных плодах 21 сорта жимолости, произрастающих в Западной Сибири, и оценка влияния условий произрастания и хранения на их уровни.

Материалы и методы

Растительный материал

Плоды жимолости 21 сорта селекции НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко и Бакчарского опорного пункта Северного садоводства (Томская область) выращены и собраны в Сибирском ботаническом саду Томского государственного университета (ТГУ), Бакчарском питомнике и питомнике ООО «САВА». Анализ состава и содержания антоцианов проводили в свежих плодах жимолости сразу после сбора урожая и после хранения в течение трех месяцев при температуре –18°С.

Климат Томской области резко континентальный, характеризуется суровой продолжительной зимой, коротким, но теплым летом, поздними весенними и ранними осенними заморозками, ограничивающими и без того короткий период вегетации растений. Погодные условия вегетационного периода 2019 г. (год сбора плодов жимолости) существенно отличались от средней многолетней нормы. Осадков выпало 240,9 мм, что меньше нормы на 26%. Активные температуры (выше +10°С) составили 2042,6°С, что выше средней многолетней нормы на 23%, гидротермический коэффициент – 1,2.

Экстракция образцов

Образцы свежих и замороженных плодов жимолости (по 10 ягод) дважды экстрагировали 95-процентным этанолом. Плоды были предварительно измельчены. Экстракцию проводили настаиванием без нагрева в течение 2 суток. Полученные экстракты фильтровали и использовали для дальнейшего анализа. Отношение массы плодов к объему растворителя составляло 1 : 5.

Анализ антоцианов

Качественный состав и содержание антоцианов анализировали методом высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) на жидкостном хроматографе Shimadzu LC–20AD (Япония) с диодно-матричным детектором, хроматографическая колонка Perfect Sil Target ODS – 3; 4.6 × 250 мм, размер зерна сорбента – 5 мкм. Элюент А: смесь ацетонитрила, изопропилового спирта (5 : 2 v/v), элюент В: 0,1% водный раствор трифторуксусной кислоты. Время анализа – 60 мин. Скорость элюирования – 1 мл/мин. Режим элюирования: градиент низкого давления; программа градиента: 0–40 мин 15–35% элюент А, 85–65% элюент В; 40–60 мин 35% элюент А, 65% элюент В. Объем пробы – 5 мкл. Аналитические дли-

ны волн λ_{max} = 270 и 520 нм. Идентификацию сигналов на хроматограммах осуществляли сопоставлением времен удерживания и максимумов поглощения компонентов экстрактов и стандартных образцов антоцианов фирмы Sigma Aldrich (США, чистота ≥ 95%). Хроматографические и спектральные характеристики стандартов приведены в таблице 1.

симумы поглощения которых соответствуют антоцианам – 275–288 и 518–519 нм.

В экстрактах обнаружены и другие флавоноиды, характеризующиеся максимумами поглощения 254 и 352 нм, например рутин, время удерживания которого 19,4–19,7 мин. Содержание рутина в свежих плодах варьировало в интервале 0,01–0,04%.

Таблица 1. Хроматографические характеристики стандартов антоцианов
Table 1. Chromatographic characteristics of the anthocyanin standards

Антоцианы / Anthocyanins	Обозначение стандартов / Standard designation	Время удерживания, мин / Retention time, min	Максимумы поглощения, нм / Maximum absorption, nm
Цианидин-3,5-ди-О-глюкозид	Cy-3,5-dGly	5,518	278; 515
Цианидин-3-рутинозид	Cy-3-Rut	10,943	281; 520
Цианидин-3-О-глюкозид	Cy-3-Glu	11,010	280; 518
Пеларгонидин-3-глюкозид	Pg-3-Glu	13,579	270; 504
Пеонидин-3-О-глюкозид	Pn-3-Glu	13,970	280; 518

Расчет содержания проводили путем сравнения площадей и концентраций стандартов и компонентов экстрактов по формуле:

X = Сст*V*Sx*100/Sст*m, мг/100 г, где

Сст – концентрация этанольного раствора стандарта антоциана, мг/мл;

V – объем экстракта, мл;

Sx – площадь пика определяемого компонента образца;

Sст – площадь пика стандарта антоциана;

m – масса образца, г.

Статистический анализ

Анализ проводили в трех повторностях, расчеты проводили в программе Statistica, версия 13. Для оценки влияния замораживания плодов жимолости на концентрацию антоцианов использовали критерий Вилкоксона, зависимость содержания антоцианов от сорта оценивали с помощью критерия Краскела – Уоллиса.

Результаты и обсуждение

Определение состава и содержания индивидуальных антоцианов в свежих плодах жимолости

В этанольных экстрактах плодов жимолости всех изученных сортов обнаружены цианидин-3,5-ди-О-глюкозид, цианидин-3-О-глюкозид, в большинстве образцов – пеонидин-3-О-глюкозид, в некоторых – пеларгонидин-3-глюкозид.

Цианидин-3-рутинозид, присутствующий в сортах жимолости, выращиваемых в Центрально-Черноземном регионе (Белгородская область) (Chulkov et al., 2011; Deineka et al., 2014), не выявлен ни в одном из сортов, выращенных в Томской области. По всей вероятности, этот минорный антоциан не синтезируется в более суровых условиях Западной Сибири. Мажорным компонентом экстрактов плодов всех изученных сортов является цианидин-3-О-глюкозид. Кроме того, во многих изученных образцах – ‘Селена’, ‘Бакчарский великан’, ‘Роксана’, ‘Золушка’, ‘Лазурная’ – выявлены соединения цианидиновой природы с временем удерживания 8,067 и 12,164 мин, которые не удалось идентифицировать ввиду отсутствия соответствующих стандартов, но мак-

Согласно мнению авторов (Ershova, 2016; Lukyanchuk, Zhbanova, 2017), уровень антоцианов 300–400 мг/100 г свежих плодов относится к высоким концентрациям. По содержанию этих вторичных метаболитов плоды жимолости сортов, выращиваемых в Томской области, оказались довольно богатыми источниками биологически активных веществ, поскольку в плодах 13-ти из изученных сортов общее содержание антоцианов выше диапазона (табл. 2). Уровни антоцианов в плодах сортов жимолости, выращиваемых в Томской области, значительно выше, чем у тех же сортов, но выращиваемых в Белгородской области (Ershova, 2016; Lukyanchuk, Zhbanova, 2017): ‘Томичка’ – 843 и 188, ‘Камчадалка’ – 514 и 225 мг/100 г свежих плодов соответственно.

Уровни накопления антоцианов в плодах жимолости выше уровня, установленного для плодов черной смородины, земляники (Tikhonova, Shelenga, 2019; Akimov et al., 2020; Deineka et al., 2020), что дает основание отнести изученные нами образцы к ценным источникам природных пигментов. Как показал анализ экспериментальных данных (см. табл. 2), сортовое варьирование по содержанию антоцианов очень велико.

Наибольшее содержание мажорного компонента – цианидин-3-О-глюкозида отмечено в плодах сорта ‘Томичка’ (642 мг/100 г), высокое – в сортах ‘Васюганская’ (472 мг/100 г), ‘Парабельская’ (414 мг/100 г), ‘Камчадалка’ (382 мг/100 г). Следует подчеркнуть, что во всех образцах свежих плодов, за исключением сорта ‘Уссульга’, присутствует самый полярный компонент цианидин-3,5-ди-О-глюкозид, время удерживания которого 5,518 мин; значения его колеблются в интервале от 38 (‘Услада’) до 130 мг/100 г (‘Селена’). Интересным является факт присутствия глюкозида пеонидина либо пеларгонидина в образцах плодов жимолости. В сортах ‘Васюганская’, ‘Нарымская’ и ‘Парабельская’ присутствует глюкозид пеларгонидина, тогда как в остальных, за исключением сорта ‘Бархат’, – глюкозид пеонидина. Отличие в структуре этих двух антоцианов заключается в наличии метокси-группы $-OCH_3$ в кольце В агликона пеонидина. Сравнительный анализ содержания антоцианов для каждого сорта жимолости показал следующие соотношения меж-

Таблица 2. Содержание антоцианов в свежих ягодах жимолости, мг/100 г сырого веса (Томск, 2020 г.)
Table 2. Anthocyanin content in fresh honeysuckle berries, mg/100 g RW (Tomsk, 2020)

Сорт / Cultivar	Содержание антоцианов / Anthocyanin content				
	Cy-3,5-dGly	Cy-3-Rut	Cy-3-Glu	Pg-3-Glu	Pn-3-Glu
Золушка	65	–	209	–	27
Огненный опал	84	–	201	–	19
Селена	130	–	281	–	28
Лазурная	89	–	307	–	32
Бархат	50	–	149	–	–
Берель	113	–	356	–	28
Васюганская	100	–	471	70	–
Памяти Гидзюка	110	–	388	–	46
Нарымская	61	–	275	42	–
Роксана	45	–	187	–	18
Камчадалка	106	–	382	–	26
Томичка	117	–	642	–	84
Парабельская	112	–	414	64	–
Лавина	49	–	345	–	42
Бакчарский великан	65	–	388	–	14
Югана	85	–	268	–	21
Услада	38	–	227	–	31
Восторг	46	–	286	–	28
Стрежевчанка	62	–	360	–	37
Уссульга	–	–	316	–	56
Синий утес	54	–	327	–	43

Примечание: Cy-3,5-dGly – цианидин-3,5-ди-О-глюкозид; Cy-3-Rut – цианидин-3-рутинозид; Cy-3-Glu – цианидин-3-О-глюкозид; Pg-3-Glu – пеларгонидин-3-глюкозид; Pn-3-Glu – пеонидин-3-О-глюкозид; «–» – отсутствие антоциана

Note: Cy-3,5-dGly – cyanidin-3,5-di-O-glucoside; Cy-3-Rut – cyanidin-3-rutinoside; Cy-3-Glu – cyanidin-3-O-glucoside; Pg-3-Glu – pelargonidin-3-glucoside; Pn-3-Glu – peonidin-3-O-glucoside; "–" – absence of anthocyanin

ду компонентами: вклад антоцианов в комплекс уменьшается в следующем порядке: цианидин-3-О-глюкозид, цианидин-3,5-ди-О-глюкозид, пеларгонидин-3-глюкозид, пеонидин-3-О-глюкозид.

В сорте 'Томичка' селекции НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко, выращенном в Томской области, доля каждого компонента в комплексе антоцианов уменьшается следующим образом: цианидин-3-О-глюкозид, цианидин-3,5-ди-О-глюкозид, пеонидин-3-О-глюкозид и составляет 76,2, 13,8, 10,0% соответственно. Доля мажорного компонента в исследуемых нами образцах жимолости – цианидин-3-О-глюкозида в общем комплексе антоцианов варьирует в интервале 64–85%. Отсутствие цианидин-3-рутинозида в образцах сортов, культивируемых в Сибири, возможно, объясняется тем фактом, что в комплексе антоцианов плодов жимолости, выращенных в Белгородском регионе (Chulkov et al., 2011), ему соответствует самое низкое содержание, а в условиях Западной Сибири он не синтезируется.

Определение состава и содержания индивидуальных антоцианов в замороженных плодах жимолости

Необходимость продления сроков хранения плодов жимолости обусловлена ценностью их биологически активных веществ и возможностью переработки на протяжении длительного времени.

Сравнение этанольных экстрактов свежих (см. табл. 2) и замороженных ягод (табл. 3) показало, что состав антоцианов сохраняется в сортах 'Лавина', 'Памяти Гидзюка', 'Лазурная', 'Берель' и др., тогда как в сортах 'Томичка', 'Уссульга', 'Васюганская', 'Камчадалка', 'Нарымская', 'Парабельская' и 'Селена' изменяется. В экстрактах замороженных плодов сортов 'Томичка', 'Камчадалка',

Таблица 3. Содержание антоцианов в замороженных ягодах жимолости, мг/100 г сырого веса (Томск, 2020 г.)
Table 3. The content of anthocyanins in frozen honeysuckle fruits, mg/100 g RW (Tomsk, 2020)

Сорт / Cultivar	Содержание антоцианов / Anthocyanin content				
	Cy-3,5-dGly	Cy-3-Rut	Cy-3-Glu	Pg-3-Glu	Pn-3-Glu
Золушка	68	–	263	–	24
Огненный опал	60	–	183	–	10
Селена	136	–	394	15	27
Лазурная	85	–	365	–	33
Бархат	48	–	127	–	–
Берель	107	–	465	–	37
Васюганская	90	–	491	40	23
Памяти Гидзюка	101	–	465	–	28
Нарымская	81	–	435	49	16
Роксана	72	–	347	–	25
Камчадалка	91	–	429	15	13
Томичка	74	–	646	21	37
Парабельская	95	–	438	17	20
Лавина	65	–	396	–	28
Бакчарский великан	55	–	487	–	31
Югана	62	–	349	–	8
Услада	49	–	311	–	16
Восторг	68	–	331	–	18
Стрежевчанка	100	–	525	–	22
Уссульга	98	–	440	–	56
Синий утес	70	–	387	–	34

Примечание: Cy-3,5-dGly – цианидин-3,5-ди-О-глюкозид; Cy-3-Rut – цианидин-3-рутинозид; Cy-3-Glu – цианидин-3-О-глюкозид; Pg-3-Glu – пеларгонидин-3-глюкозид; Pn-3-Glu – пеонидин-3-О-глюкозид; «–» – отсутствие антоциана

Note: Cy-3,5-dGly – cyanidin-3,5-di-O-glucoside; Cy-3-Rut – cyanidin-3-rutinoside; Cy-3-Glu – cyanidin-3-O-glucoside; Pg-3-Glu – pelargonidin-3-glucoside; Pn-3-Glu – peonidin-3-O-glucoside; "–" – absence of anthocyanin

'Селена', наряду с пеонидин-3-О-глюкозидом, который присутствовал и в свежих плодах, в замороженных дополнительно выявлен пеларгонидин-3-глюкозид. Для сортов 'Васюганская', 'Нарымская', 'Парабельская', кроме пеларгонидин-3-глюкозида (свежие ягоды) в замороженных плодах идентифицирован пеонидин-3-О-глюкозид. Время удерживания этих антоцианов на хроматограммах располагается близко: tr = 13,579 и tr = 13,970 мин, тогда как спектры поглощения сильно отличаются – пеларгонидин-3-глюкозид имеет λmax 270 и 504 нм, пеонидин-3-О-глюкозид – 280 и 519 нм, вследствие чего они безошибочно идентифицируются. В замороженных плодах сорта 'Уссульга' определено присутствие цианидин-3,5-ди-О-глюкозида, тогда как в свежих плодах это соединение не идентифицировано.

В замороженных плодах наблюдается изменение состава и соотношения антоцианов между собой. Известно, что антоцианы могут либо постоянно присутствовать в клетке, либо появляться на определенной стадии развития растений или под воздействием стресса. Последнее обстоятельство позволило подтвердить, что данные соединения нужны не только для окраски цветов и плодов, привлекая насекомых-опылителей и распространителей семян, но и для борьбы с различными типами стрессов (Kovinich et al., 2015). По всей вероятности, появление других антоцианов является следствием хранения жимолости при низкой температуре.

Общее содержание антоцианов в свежих плодах сортов (рисунок) варьирует в интервале 199–843 мг/100 г. Максимальная концентрация антоцианов определена

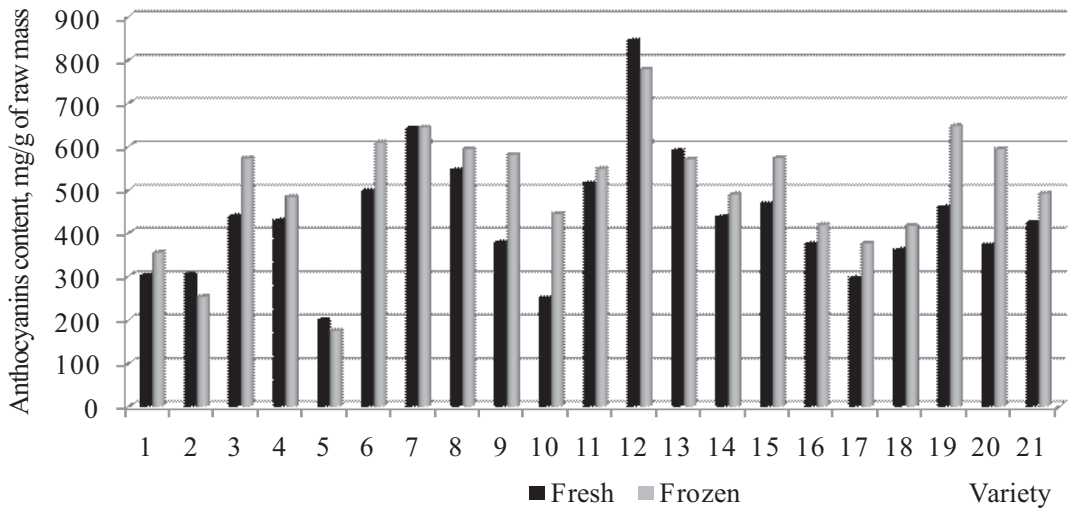


Рисунок. Общее содержание антоцианов в свежих и замороженных плодах жимолости, мг/100 г сырого веса:
1 – Золушка, **2** – Огненный опал, **3** – Селена, **4** – Лазурная, **5** – Бархат, **6** – Берель, **7** – Васюганская, **8** – Памяти Гидзюка, **9** – Нарымская, **10** – Роксана, **11** – Камчадалка, **12** – Томичка, **13** – Парабельская, **14** – Лавина, **15** –Бакчарский великан, **16** – Югана, **17** – Услада, **18** – Восторг, **19** – Стрежевчанка, **20** – Уссульга, **21** – Синий утес (Томск, 2020 г.)

Figure. Total content of anthocyanins in fresh and frozen honeysuckle fruits, mg/100 g RW:
1 – Zolushka, **2** – Ognenny Opal, **3** – Selena, **4** – Lazurnaya, **5** – Barkhat, **6** – Berel, **7** – Vasyuganskaya, **8** – Pamyati Gidzyuka, **9** – Narymskaya, **10** – Roksana, **11** – Kamchadalka, **12** – Tomichka, **13** – Parabelskaya, **14** – Lavina, **15** –Bakcharskiy Velikan, **16** – Yugana, **17** – Uslada, **18** – Vostorg, **19** – Strezhevchanka, **20** – Ussulga, **21** – Siniy Utes (Tomsk, 2020)

для сорта 'Томичка' (843 мг/100 г), высокие значения – для сортов 'Васюганская', 'Парабельская', 'Памяти Гидзюка', 'Камчадалка' и 'Берель' (497–641 мг/100 г), низкие – для сортов 'Бархат', 'Роксана', 'Огненный опал', 'Золушка', 'Услада' (199–304 мг/100 г).

Из данных таблицы 3, рисунка видно, что при замораживании в ягодах жимолости сортов 'Васюганская', 'Камчадалка', 'Парабельская' общее содержание антоцианов не изменяется, незначительно уменьшается в сортах 'Огненный опал' и 'Бархат', увеличивается в сортах 'Берель', 'Селен', 'Нарымская', 'Роксана', 'Стрежевчанка', 'Уссульга', в основном за счет повышения уровня цианидин-3-О-глюкозида. Пересчет на сухое вещество не изменил соотношения результатов между собой. Полученные данные согласуются с мнением авторов работы (Tikhonova, Shelenga, 2019), которые сообщили, что в плодах некоторых сортов черной смородины также наблюдалось повышение содержания антоцианов при замораживании.

Важно отметить факт, что при хранении ягод жимолости в течение трех месяцев при температуре –18°С соотношение значений антоцианов в основном остается тем же или даже повышается, что является аргументом, подтверждающим сохранность ценных качеств плодов жимолости при замораживании. Общее содержание антоцианов (p = 0,004) и цианидин-3-О-глюкозида (p = 0,0001) до и после хранения плодов имеет статистически значимые различия (критерий Вилкоксона, $p < 0,05$). С помощью критерия Краскела – Уоллиса зависимость показателей антоцианов от сорта жимолости не подтвердилась.

Сорта жимолости, выращенные в Сибири, являются перспективными источниками не только по высокому содержанию антоцианов, но и по биомассе плодов. Средняя масса плодов у сортов 'Стрежевчанка', 'Бакчарский великан', 'Восторг', 'Лавина' и 'Услада' колеблется в интервале 1,7–1,8 г. Масса одной ягоды большинства взятых в исследование сортов варьирует в интервале 1,1–1,6 г.

Сравнение данных текущего исследования с литературными свидетельствует о значительном превышении массы ягод у сортов, выращенных в Сибири. Так, масса ягод сортов 'Элитная форма № 50', 'Память Силаеву' и др. сортов составляет 1,0–1,6 г (Golovunin, 2018), тогда как средний показатель массы плодов сортов селекции ГНУ ВНИИС им. И.В. Мичурина колебался от 0,44 до 1,05 г (Bocharova, Bryksin, 2012).

Заключение

Во всех изученных образцах плодов жимолости сортов, выращиваемых в Западной Сибири, выявлены цианидин-3,5-ди-О-глюкозид, цианидин-3-О-глюкозид, у большинства – пеонидин-3-О-глюкозид, в некоторых – пеларгонидин-3-глюкозид. Цианидин-3-рутинозид, встречающийся в составе антоцианов у репродукций Центрально-Черноземного района (Белгородская область), в текущем исследовании идентифицирован не был.

Анализ антоцианов в этанольных экстрактах плодов различных сортов жимолости показал, что значения у большинства исследуемых сортов соответствуют высокому уровню содержания, пределы изменчивости показателей в свежих ягодах жимолости – от 199 до 843 мг/100 г в зависимости от сорта.

Максимальными уровнями антоцианов отличаются сорта 'Томичка', 'Васюганская', 'Парабельская', 'Камчадалка', 'Памяти Гидзюка'.

Замораживание плодов жимолости при температуре –18°С обеспечивает не только сохранение уровня антоцианов, но и в ряде случаев его увеличение.

Сорта с наибольшим содержанием антоцианов: 'Томичка', 'Васюганская', 'Парабельская' могут быть рекомендованы для включения в диету с целью профилактики сердечно-сосудистых заболеваний.

References / Литература

Akimov M.Yu., Luk'yanchuk I.V. Zhbanova E.V., Lyzhin A.S. Strawberry fruit (Fragaria × Ananassa Duch.) as a valuable source of nutritional and biologically active substances (review). *Chemistry of Plant Raw Material*. 2020;(1):5-18. [in Russian] (Акимов М.Ю., Лукъянчук И.В., Жбанова Е.В., Лыжин А.С. Плоды земляники садовой (Fragaria × Ananassa Duch.) как ценный источник пищевых и биологически активных веществ (обзор). *Химия растительного сырья*. 2020;(1):5-18). DOI: 10.14258/jcprm.2020015511

Auzanneau N., Weber P., Kosińska-Cagnazzo A., Andlauer W. Bioactive compounds and antioxidant capacity of *Lonicera caerulea* berries: Comparison of seven cultivars over three harvesting years. *Journal of Food Composition and Analysis*. 2018;66:81-89. DOI: 10.1016/j.jfca.2017.12.006

Bendokas V., Skemiene K., Trumbeckaite S., Stanys V., Passamonti S., Borutaite V. et al. Anthocyanins: From plant pigments to health benefits at mitochondrial level. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2020;60(19):3352-3365. DOI: 10.1080/10408398.2019.1687421

Bocharova T.E., Bryksin D.M. Comparative estimation of perspective honeysuckle varieties of selection Allrussian Scientific Research Institute I.V. Michurina conditions. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Series: Natural Sciences.* 2012;21-1(140):92-95. [in Russian] (Бочарова Т.Е., Брыксин Д.М. Сравнительная оценка качества плодов перспективных сортообразцов жимолости селекции ГНУ ВНИИС им. И.В. Мичурина. *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: естественные науки*. 2012;21-1(140):92-95).

Chalker-Scott L. Do anthocyanins function as osmoregulators in leaf tissues? In: K.S. Gould, D.W. Lee (eds). *Advances in Botanical Research. Vol. 37.* Amsterdam: Academic Press; 2002. p.103-127. DOI: 10.1016/S0065-2296(02)37046-0

Chulkov A.N., Gostishchev D.A., Deineka L.A., Pisarev D.I., Sorokopudov V.N., Sazonov S.A. Blue honeysuckle fruits as a source of anthocyanins (Plody zhimolosti sineplodnoy kak istochnik antotsianov). *Chemistry of Plant Raw Material*. 2011;(4):173-176. [in Russia] (Чулков А.Н., Гостищев Д.А., Дейнека Л.А., Писарев Д.И., Сорокопудов В.Н., Сазонов С.А. Плоды жимолости синеплодной как источник антоцианов. *Химия растительного сырья*. 2011;(4):173-176).

Deineka V.I., Deineka L.A., Zhandarmova P.A., Makarevitch S.L. Antocyanins structure influence upon antioxidant activity: cyanidin-3-rutinoside with OH-group at number 6 carbon atom. *Belgorod State University Scientific bulletin. Series: Medicine, Pharmacy*. 2014;24-28(195):221-225. [in Russian] (Дейнека В.И., Дейнека Л.А., Жандармова П.А., Макаревич С.Л. Влияние строения антоцианов на их антиоксидантную активность: цианидин-3-рутинозид с гидроксильной группой в положении 6. *Научные ведомости белгородского государственного университета. Серия: медицина, фармация*. 2014;24-28(195):221-225).

Deineka V.I., Oleinits E.Yu., Pavlov A.A., Mikheev A.Yu., Shelepova O.V., Volkova O.D. et al. Determination of anthocyanins of fruits of some plants of the genus *Ribes* by reversed-phase HPLC and hydrophilic interaction chromatography (HILIC). *Chemistry of Plant Raw Material*. 2020;(1):81-88. [in Russian] (Дейнека В.И., Олейниц Е.Ю., Павлов А.А., Михеев А.Ю., Шелепова О.В., Волкова О.Д. и др. Определение антоцианов плодов некоторых растений рода Ribes методами обращенно-фазовой ВЭЖХ и гидрофильной хроматографии. *Химия растительного сырья*. 2020;(1):81-88). DOI: 10.14258/jcprm.2020016331

Ershova I.V. Content of biologically active phenolic compounds in Siberian fruits and berries. *Achievements of science and technology of AIC*. 2016;30(9):44-47. [in Russian] (Ершова И.В. Содержание биологически активных фенольных соединений в сибирских плодах и ягодах. *Достижения науки и техники АПК*. 2016;30(9):44-47).

Fang J. Classification of fruits based on anthocyanin types and relevance to their health effects. *Nutrition*. 2015;31(11-12):1301-1306. DOI: 10.1016/j.nut.2015.04.015

Farrant J.M., Vander Willigen C., Loffell D., Bartsch S., Whittaker A. An investigation into the role of light during desiccation of three angiosperm resurrection plants. *Plant, Cell and Environment*. 2003;26(8):1275-1286. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2003.01052.x

Golovunin V.P. Expansion of the range of blue honeysuckle in soil and climatic conditions of the republic of Mari El. *Vestnik of the Mari State University. Chapter "Agriculture. Economics"*. 2018;4(2-14):25-31. [in Russian] (Головунин В.П. Расширение ассортимента жимолости синей в почвенно-климатических условиях республики Марий Эл. *Вестник Марийского государственного университета. Серия: Сельскохозяйственные науки. Экономические науки*. 2018;4(2-14):25-31). DOI: 10.30914/2411-9687-2018-4-2-25-30

Grobelna A., Kalisz S., Kieliszek M. Effect of processing methods and storage time on the content of bioactive compounds in blue honeysuckle berry purees. *Agronomy*. 2019;9(12):860. DOI: 10.3390/agronomy9120860

Hale K.L., Tufan H.A., Pickering I.J., George G.N., Terry N., Pilon M. et al. Anthocyanins facilitate tungsten accumulation in *Brassica*. *Physiologia Plantarum*. 2002;116(3):351-358. DOI: 10.1034/j.1399-3054.2002.1160310.x

Jaakola L, Määttä-Riihinen K, Kärenlampi S, Hohtola A. Activation of flavonoid biosynthesis by solar radiation in bilberry (*Vaccinium myrtillus* L) leaves. *Planta*. 2004;218(5):721-728. DOI: 10.1007/s00425-003-1161-x

Kovinich N., Kayanja G., Chanoca A., Otegui M., Grotewold E. Abiotic stresses induce different localizations of anthocyanins in *Arabidopsis*. *Plant Signaling and Behavior* 2015;10(7):e1027850. DOI: 10.1080/15592324.2015.1027850

Lin B.W., Gong C.C., Song H.F., Cui Y.Y. Effects of anthocyanins on the prevention and treatment of cancer. *British Journal of Pharmacology*. 2017;174(11):1226-1243. DOI: 10.1111/bph.13627

Lukyanchuk I.V., Zhbanova E.V. Estimation of genetic collection for anthocyanin content in strawberry fruits. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2017;(38):134-148. [in Russian] (Лукъянчук И.В., Жбанова Е.В. Оценка генетической коллекции земляники по содержанию в плодах антоцианов. *Вестник Томского государственного университета. Биология*. 2017;(38):134-148). DOI: 10.17223/19988591/38/8

Makarevitch A.M., Shutova A.G., Spiridovich E.V., Reshetnikov V.N. Functions and properties of anthocyanins of vegetable raw materials (Funktsii i svoystva antotsianov rastitelnogo syrya). *Trudy Byelorusskogo gosudarstvennogo universiteta = Proceedings of Byelorussian State University*. 2010;4(2):1-11. [in Russian] (Макаревич А.М., Шутова А.Г., Спиридович Е.В., Решетников В.Н. Функции и свойства антоцианов растительного сырья.

Труды Белорусского государственного унивеситета. 2010;4(2):1-11).

Molina A.K., Vega E.N., Pereira C., Dias M.I., Heleno S.A., Rodrigues P. et al. Promising antioxidant and antimicrobial food colourants from *Lonicera caerulea* L. var. *kamtschatica. Antioxidants.* 2019;*8*(9):394. DOI: 10.3390/antiox8090394

Reshetnikov V.N., Kolbas N.Yu., Chizhik O.V., Deeva A.M., Voitsehovskaya E.A. Antioxidant activity and anthocyanins of Rosaceae and Ericaceae families fruits. In: *The role of botanical gardens and arboretums in conservation, studying and sustainable utilization of the plant world diversity (Pt 2); June 06–08, 2017; Minsk, Belarus* (*Rol botanicheskikh sadov i dendrariyev v sokhranenii, izuchenii i ustoychivom ispolzovanii raznoobraziya rastitelnogo mira (Ch. 2); 2017 Iyun 05–08; Minsk, Belarus)*. Minsk: Medisont; 2017. p.106-108. [in Russia] (Решетников В.Н., Колбас Н.Ю., Чижик О.В. Деева А.М., Войцеховская Е.А. Антоцианы плодов представителей растений семейства Rosaceae и Ericaceae и их антиоксидантная активность. В кн.: *Роль ботанических садов и дендриев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира (Ч. 2); июнь 06–08, 2017; Минск, Беларусь*. Минск: Медисонт; 2017. С.106-108). URL: http://hbc.bas-net.by/hbcinfo/books/Reshetnikov2017.pdf [дата обращения: 20.01.2021].

Solecka D., Kacperska A. Phenylpropanoid deficiency affects the course of plant acclimation to cold. *Physiologia Plantarum*. 2003;119(2):253-262. DOI: 10.1034/j.1399-3054.2003.00181.x

Tikhonova O.A., Shelenga T.V. Bioactive substances of black currant berries in the conditions of Northwestern Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(3):50-58. [in Russian] (Тихонова О.А., Шеленга Т.В. Биологически активные вещества ягод черной смородины в условиях Северо-Запада России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(3):50-58). DOI:10.30901/2227-8834-2019-3-50-58

Wang Y., Zhu J., Meng X., Liu S., Mu J., Ning C. Comparison of polyphenol, anthocyanin and antioxidant capacity in four varieties of *Lonicera caerulea* berry extracts. *Food Chemistry*. 2016;197(Pt A):522-529. DOI: 10.1016/j.foodchem.2015.11.006

Информация об авторах

Лариса Николаевна Зибарева, доктор химических наук, старший научный сотрудник, Сибирский ботанический сад Томского государственного университета, 634050 Россия, Томск, пр. Ленина, 36, zibareva.lara@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-4417-8340

Елена Сергеевна Филоненко, инженер-исследователь, Сибирский ботанический сад Томского государственного университета, 634050 Россия, Томск, пр. Ленина, 36, filonenkoelenaserg@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-4287-8327

Светлана Александровна Сучкова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Сибирский ботанический сад Томского государственного университета, 634050 Россия, Томск, пр. Ленина, 36, suchkova.s.a@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-4079-3389

Надежда Викторовна Савенкова, научный сотрудник, ОГУП «Бакчарское», 636200 Россия, Томская область, с. Бакчар, пер. Садовый, 1, bakcharopss@rambler.ru

Андрей Иванович Никитин, директор, ООО ТПК «САВА», 634067 Россия, Томск, Кузовлевское тепличное хозяйство, стр. 7, sava@tpksava.ru

Information about the authors

Larisa N. Zibareva, Dr. Sci. (Chemistry), Senior Researcher, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050 Russia, zibareva.lara@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-4417-8340

Elena S. Filonenko, Research Engineer, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050 Russia, filonenkoelenaserg@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-4287-8327

Svetlana A. Suchkova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Siberian Botanical Garden, Tomsk State University, 36 Lenina Ave., Tomsk 634050 Russia, suchkova.s.a@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-4079-3389

Nadezhda V. Savenkova, Researcher, Bakcharskoe State Enterprise, 1 Sadovy Alley, Bachkar, Tomsk Province 636200, Russia, bakcharopss@rambler.ru

Andrey I. Nikitin, Director, SAVA Production Company, Bldg. 7 Kuzovlevskoye Greenhouse Farm, Tomsk 634067, Russia, sava@tpksava.ru

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 03.02.2021; одобрена после рецензирования 20.02.2022; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 03.02.2021; approved after reviewing on 20.02.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 631.527.8
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-57-75

CC BY

Адаптивный потенциал образцов овса по химическим и физическим характеристикам зерна

В. И. Полонский[1, 4], С. А. Герасимов[2], А. В. Сумина[1, 3], С. А. Зюте[5]

[1] *Красноярский государственный аграрный университет, Красноярск, Россия*

[2] *Федеральный исследовательский центр Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, обособленное подразделение Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, Красноярск, Россия*

[3] *Хакасский государственный университет имени Н.Ф. Катанова, Абакан, Россия*

[4] *Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия*

[5] *Стендский научный центр, Институт агроресурсов и экономики, Дизстенде, Латвия*

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

Одна из важных задач растениеводства состоит в получении стабильно высоких урожаев с повышенным содержанием в них ценных веществ. Целью исследования является оценка адаптивности образцов овса по содержанию β-глюканов и масла в зерне, натуре зерна, крупности зерна и анализ связи между показателями адаптивности образцов по этим признакам.

Исследовали 18 образцов овса из коллекции ВИР, которые были выращены в течение трех лет в Восточной Сибири. В зерне определяли содержание β-глюканов и масла, массу 1000 зерен и натуру зерна. Вычисляли четыре показателя адаптивности образцов по указанным признакам.

Установлено, что между пленчатой и голозерной формами овса параметры пластичности (CV и d) и стабильности (Hom и ПУСС) образцов, определенные по уровню β-глюканов и содержанию масла в зерне, массе 1000 зерен и натуре зерна, существенно не различались. Наилучшей адаптивностью по содержанию β-глюканов в зерне отличались сорта ‘Сапсан’ (к-15444) и ‘Алдан’ (к-15115), по содержанию масла – ‘Саян’ (к-14043) и ‘Вятский’ (к-14960), по массе 1000 зерен –‘Корифей’ (к-15113) и ‘Тайдон’ (к-15183), по натуре зерна – ‘Корифей’ и ‘Гоша’ (к-15120). Для голозерных образцов овса выявлены значимые связи между показателями адаптивности по содержанию β-глюканов или масла в зерне и таковыми по натуре зерна, а также найдены существенные связи между средними величинами массы 1000 зерен образцов и параметрами их пластичности (отрицательные корреляции) либо показателями их стабильности (положительные корреляции) по данному физическому признаку.

Существует высокий риск получения пленчатого овса с пониженным уровнем масла в зерне при его селекции на высокую стабильность по этому признаку. Предполагается, что успешная селекция овса на повышенную адаптивность по массе 1000 зерен будет сопровождаться ростом крупности зерна. Показана возможность косвенной оценки адаптивности голозерных образцов овса по содержанию β-глюканов или масла в зерне на основе вычисления их адаптивности по натуре зерна.

Ключевые слова: *Avena sativa* L., пленчатый, голозерный, оценка, β-глюканы, масло, масса 1000 зерен, натура зерна

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

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

Для цитирования: Полонский В.И., Герасимов С.А., Сумина А.В., Зюте С.А. Адаптивный потенциал образцов овса по химическим и физическим характеристикам зерна. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):57-75. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-57-75

© Полонский В.И., Герасимов С.А., Сумина А.В., Зюте С.А., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-57-75

Adaptive potential of oat accessions in the context of their chemical and physical grain characteristics

Vadim I. Polonskiy[1, 4], Sergey A. Gerasimov[2], Alena V. Sumina[1, 3], Sanita A. Zute[5]

[1] *Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, Russia*

[2] *Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture, affiliated to Krasnoyarsk Science Center, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia*

[3] *N.F. Katanov Khakass State University, Abakan, Russia*

[4] *Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia*

[5] *Stende Research Centre, Institute of Agricultural Resources and Economics, Dizstende, Latvia*

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

Providing high and stable grain harvests with high content of valuable compounds in grain is an important task of crop production. The aim of the study was to assess the adaptability of oat accessions through the analysis of their chemical and physical properties and disclose relationships among adaptability indicators based on these characteristics.
Eighteen oat accessions from the VIR collection, grown for 3 years in Eastern Siberia, were assessed. The content of *β*-glucans and oil, 1000 grain weight, and test weight were analyzed. Four adaptability indicators were measured for the aforesaid characters.
Plasticity and stability parameters of the accessions showed no significant differences between the naked and hulled oat forms. Cvs. 'Sapsan' (k-15444) and 'Aldan' (k-15115) demonstrated the best adaptability in the content of *β*-glucans in grain, 'Sayan' (k-14043) and 'Vyatsky' (k-14960) in oil content, 'Korifey' (k-15113) and 'Taidon' (k-15183) in 1000 grain weight, and 'Korifey' and 'Gosha' (к-15120) in their test weight. Among the naked oat accessions, significant relationships were recorded between the adaptability indicators of the content of *β*-glucans or oil in grain and those of the test weight as well as between the average 1000 grain weight of the accessions and the parameters of their plasticity (negative correlations) or stability (positive correlations) for the said physical character.
There is a high risk of obtaining hulled oats with reduced levels of oil in their grain, when selected for high stability for this character. It is assumed that successful oat breeding for increased adaptability in 1000 grain weight will be accompanied by an increase in grain size. The possibility of indirect estimation of the adaptability of naked oat accessions according to their *β*-glucan or oil content is shown on the basis of calculating their adaptability according to the test weight of their grain.

Keywords: *Avena sativa* L., accessions, hulled, naked, assessment, *β*-glucans, oil, 1000 grain weight, test weight

Acknowledgements: the work was done within the framework of the State Task according to the thematic plan under Project No. FWES-2021-0039 "Studying and selection of genetic material to produce new adaptable cultivars and development of technologies for initial and industrial seed production of new cereal crop cultivars".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Polonskiy V.I., Gerasimov S.A., Sumina A.V., Zute S.A. Adaptive potential of oat accessions in the context of their chemical and physical grain characteristics. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):57-75. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-57-75

Введение

Селекция зерновых культур в настоящее время ведется по двум основным комплексам хозяйственно полезных признаков: 1) величине урожайности, включающей учет отдельных элементов продуктивности, параметрам развития растений и их устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам; 2) качеству, обусловленному физическими характеристиками зерна и содержанием в нем ценных химических веществ.

В течение последних десятилетий активно развиваются подходы к вычислению различных показателей экологической изменчивости сельскохозяйственных культур. При этом в большинстве публикаций авторы используют главным образом количественные критерии адаптивности образцов зерновых культур для поиска генотипов, отличающихся незначительным варьированием форм по уровню урожайности и величине массы 1000 зерен (Goncharenko et al., 2020; Tulyakova et al., 2021). Что касается изменения по годам химического состава зерна, то в этом плане выполнены работы, демонстрирующие адаптивность образцов в основном по содержанию в зерне белка (Yusova et al., 2020a).

Как известно, многие зерновые культуры, в частности овес, содержат разнообразные ценные химические вещества, которые используются для получения функциональных продуктов здорового питания (Loskutov, Polonskiy, 2017; Shvachko et al., 2021). К ним относятся полисахариды β-глюканы, играющие существенную роль в профилактике ряда серьезных заболеваний человека, а также масло, имеющее в своем составе полиненасыщенные жирные кислоты (Shewry et al., 2008). Сегодня опубликованы результаты исследований, касающиеся содержания этих ценных химических веществ в пленчатых и голозерных образцах овса, выращенных в различных климатических условиях (Polonskiy et al., 2019; Gerasimov et al., 2020; Shvachko et al., 2021). При этом информация об адаптивности конкретных сортов овса по уровню масла в зерне представлена в одной публикации (Yusova et al., 2020b), а сведений об изменчивости образцов по содержанию β-глюканов в зерне в литературе нам встретить не удалось. Отметим, что взаимосвязи между показателями адаптивности образцов овса по различным химическим и физическим характеристикам их зерна также практически не изучены.

Целью настоящего исследования является оценка адаптивного потенциала образцов овса по содержанию β-глюканов и масла в зерне, натуре зерна, крупности зерна и анализ связи между показателями адаптивности образцов по этим ценным признакам.

Материалы и методы

В качестве объектов исследования использовали 18 образцов овса (13 пленчатых и 5 голозерных) из коллекции ФИЦ Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Перечень разновидностей овса и их происхождение приведены в нашей предыдущей работе (Polonskiy et al., 2019). Овес был выращен в 2015–2017 гг. на опытных полях Красноярского научно-исследовательского института сельского хозяйства (ФИЦ СО РАН), расположенных в Восточной Сибири (лесостепная зона Красноярского края). Почва опытного участка представлена черноземом обыкновенным маломощным, предшественник – чистый пар. Погодные условия в годы исследования были контрастными: 2015 г. – засушливый (ГТК – 0,95); 2016 и 2017 г. – влажные (ГТК – 1,59 и 1,47 соответственно).

После уборки урожая у каждого образца определяли физические свойства зерна: массу 1000 зерен и натуру зерна, а также две его химические характеристики: содержание масла и β-глюканов. Последние измеряли на автоматическом зерновом анализаторе Infratec Analyzer 1241 с использованием 50-миллилитровой кюветы. Стандартная ошибка измерения на приборе составляла 0,3%. Повторность определения указанных показателей двукратная.

По каждому из перечисленных физических и химических признаков зерна вычисляли четыре параметра адаптивности образцов овса, которые были разделены на две группы, основываясь на известном методическом подходе (Volkova, Gireva, 2017). В первую группу вошли показатели экологической пластичности образцов: коэффициент экологической вариации CV (Dospekhov, 1985), показатель стрессоустойчивости d, характеризующий размах варьирования значений признака (Rossielle, Hemblin, 1981). Как известно, экологическая пластичность образцов отражается в варьировании признака, происходящем при изменении факторов среды во время выращивания растений. Вторая группа была представлена параметрами стабильности образцов: показателем уровня и стабильности сорта ПУСС по Э. Д. Неттевичу (Nettevich et al., 1985) и параметром гомеостатичности Hom (Hangildin, Litvinenko, 1981). В соответствии с применяемым в настоящем исследовании критерием оценки адаптивности генотипов овса, основанном на минимальной изменчивости значений изучаемых признаков, высший ранг (1) присваивали образцам, обладающим наименьшим их варьированием (минимальные значения CV, d) и наибольшей их стабильностью (максимальные значения Hom и ПУСС). В работе использовали прием ранжирования образцов по их адаптивности и для оценок последней вычисляли суммы рангов.

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

Результаты

В таблице 1 представлены результаты измерения содержания β-глюканов и масла в зерне исследуемых образцов овса. Можно видеть, что в условиях Красноярской лесостепи зерно пленчатых образцов овса характеризовалось существенно пониженным содержанием масла по сравнению с голозерными формами: от 3,8 до 8,4% у пленчатых образцов и соответственно от 6,6 до 10% у голозерных. По содержанию β-глюканов в зерне две формы овса имели размах от 2,6 до 6,4% у пленчатых образцов и от 3,5 до 5,3% у голозерных и значимо различались только для урожая 2017 г. Что касается сортовых различий в содержании рассматриваемых химических веществ в зерне, то за три года измерений у пленчатых форм по максимальному значению β-глюканов и масла выделился образец Местный Тунис 1 (к-15324). Среди голозерных форм наибольшей величиной β-глюканов в зерне характеризовался сорт ‘Тайдон’ (к-15183), а максимальным содержанием масла – сорт ‘Вятский’ (к-14960). Отметим, что в зерне овса, собранного в 2017 г., содержание β-глюканов (пленчатые образцы) и масла (обе формы овса) было минимальным.

В таблице 2 приведены результаты измерения массы 1000 зерен и натуры зерна исследуемых образцов овса.

Таблица 1. **Содержание β-глюканов и масла в зерне различных образцов овса по годам их выращивания в Красноярской лесостепи**

Table 1. **The content of *β*-glucans and oil in the grain of various oat accessions across the years of their cultivation in the Krasnoyarsk forest steppe**

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название образца / Accession name	Содержание β-глюканов, % / *β*-glucan content, %			Содержание масла, % / Oil content, %		
		2015	2016	2017	2015	2016	2017
Пленчатые образцы / Hulled oat accessions							
15008	Тубинский (St.) / Tubinsky (St.)	3,2	2,9	2,6	4,4	4,8	4,7
–	Казыр / Kazyr	3,1	2,8	3,2	4,6	4,9	4,4
14043	Саян / Sayan	3,2	3,1	2,8	4,5	4,7	4,5
15114	Пегас / Pegas	5,3	4,9	3,3	7,7	7,7	5,6
15113	Корифей / Korifey	4,5	4,7	3,6	5,8	6,3	5,2
15185	Альтаир / Altair	5,2	4,3	3,4	7,3	6,7	5,5
15444	Сапсан / Sapsan	3,8	3,9	3,8	6,6	7,1	4,6
15443	Аватар / Avatar	4,2	4,6	4,1	6,1	6,9	4,7
15243	Envis	3,1	3,8	3,9	4,4	4,9	3,8
15259	PA 7836-9687	4,5	4,4	3,7	6,9	7,3	5,1
15324	Местный Тунис 1 / Mestny Tunis 1	5,4	6,4	3,7	8,2	8,4	5,2
–	Медведь / Medved	4,6	5,1	3,8	6,4	6,4	4,5
14857	Кречет / Krechet	3,4	3,5	3,2	5,0	5,4	4,5
$\bar{x} \pm S_x$		4,1 ± 0,2	4,2 ± 0,2	3,5 ± 0,1*	6,0 ± 0,4*	6,3 ± 0,3*	4,8 ± 0,1*
Голозерные образцы / Naked oat accessions							
15067	Голец (St.) / Golets (St.)	3,9	3,6	4,7	6,6	7,8	7,4
15115	Алдан / Aldan	4,1	4,1	4,2	9,0	9,4	8,0
15183	Тайдон / Taidon	4,6	5,3	4,4	10,0	8,2	6,6
14960	Вятский / Vyatsky	3,6	3,5	4,1	9,4	9,2	8,4
15120	Гоша / Gosha	4,0	3,9	5,2	9,4	9,7	7,2
$\bar{x} \pm S_x$		4,0 ± 0,2	4,1 ± 0,3	4,5 ±0,2*	8,9 ± 0,6*	8,9 ± 0,4*	7,5 ± 0,3*

Примечание: St. – сорт-стандарт;
* – различия между средними величинами пленчатых и голозерных образцов существенны при $p \le 0,05$

Note: St. – standard reference cultivar;
* – differences between mean values of hulled and naked accessions are significant at $p \le 0.05$

Таблица 2. Физические характеристики зерна различных образцов овса по годам их выращивания в Красноярской лесостепи

Table 2. Physical grain characteristics of different oat accessions across the years of their cultivation in the Krasnoyarsk forest steppe

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название образца / Accession name	Масса 1000 зерен, г / 1000 grain weight, g			Натура, г/л / Test weight, g/l		
		2015	2016	2017	2015	2016	2017
Пленчатые образцы / Hulled oat accessions							
15008	Тубинский (St.) / Tubinsky (St.)	35,5	37,5	30,6	558	599	484
–	Казыр / Kazyr	35,1	34,5	35,5	571	582	517
14043	Саян / Sayan	32,7	40,4	37,2	550	551	509
15114	Пегас / Pegas	38,2	46,8	45,3	531	563	517
15113	Корифей / Korifey	43,5	44,0	42,9	555	577	563
15185	Альтаир / Altair	44,7	48,0	43,4	542	584	492
15444	Сапсан / Sapsan	35,8	38,3	40,7	535	609	517
15443	Аватар / Avatar	35,8	33,4	36,5	535	586	492
15243	Envis	36,9	39,8	37,7	552	586	509
15259	РА 7836-9687	37,9	36,2	36,3	549	577	517
15324	Местный Тунис 1 / Mestny Tunis 1	30,6	30,9	34,8	522	553	509
–	Медведь / Medved	42,3	45,2	45,6	507	553	517
14857	Кречет / Krechet	37,4	38,0	36,7	524	582	492
$\bar{x} \pm S_x$		37,4 ± 1,1*	39,5 ± 1,5*	38,7 ± 1,2*	541 ± 5*	577 ± 5*	510 ± 5*
Голозерные образцы / Naked oat accessions							
15067	Голец (St.) / Golets (St.)	29,2	28,5	26,7	732	793	714
15115	Алдан / Aldan	26,5	26,5	21,9	695	815	588
15183	Тайдон / Taidon	30,5	29,8	31,1	706	670	732
14960	Вятский / Vyatsky	26,4	28,3	25,6	710	780	588
15120	Гоша / Gosha	25,9	28,8	28,7	673	688	732
$\bar{x} \pm S_x$		27,7 ± 0,9*	28,4 ± 0,5*	26,8 ±1,5*	703 ± 10*	749 ± 29*	671 ± 34*

Примечание: St. – сорт-стандарт;
* – различия между средними величинами пленчатых и голозерных образцов существенны при $p \le 0,05$

Note: St. – standard reference cultivar;
* – differences between mean values of hulled and naked accessions are significant at $p \le 0.05$

Анализ данных показал, что в условиях Красноярской лесостепи пленчатые образцы овса формировали зерно с существенно более высоким значением массы 1000 зерен по сравнению с голозерными: соответственно от 30,6 до 48 г у пленчатых образцов и от 25,6 до 31,1 г у голозерных. Сравнение данных по натуре зерна образцов выявило обратную картину, а именно значимое преимущество голозерных образцов перед пленчатыми. Размах значений натуры зерна выразился величинами от 484 до 609 г/л у пленчатых и от 588 до 815 г/л у голозерных форм. Что касается сортовых различий в физических характеристиках зерна, то за три года измерений по максимальному значению массы 1000 зерен и натуры зерна среди пленчатых форм выделились соответственно образцы 'Альтаир' (к-15185) и 'Корифей' (к-15113), а среди голозерных – сорта 'Тайдон' и 'Голец' (к-15067). Значение массы 1000 зерен у голозерных образцов и натуры зерна у обеих форм было минимальным у овса, собранного в 2017 г.

При проведении оценки адаптивного потенциала образцов овса целесообразно выполнить дисперсионный анализ для установления значимости влияния факторов «год», «генотип» и «тип зерновки» на химические и физические характеристики зерна. Данные представлены в таблицах 3 и 4. В результате проведенного анализа была найдена существенная зависимость показателей зерна от фактора «тип зерновки» ($F_{факт} > F_{05}$). Данные проведенных вычислений среди исследуемых образцов овса выявили статистически значимую долю влияния условий года выращивания на физико-химические параметры зерна (кроме содержания β-глюканов в зерне). Голозерные образцы продемонстрировали меньшую степень зависимости от фактора «год» по сравнению с пленчатыми. Было установлено, что у пленчатой формы овса большинство рассматриваемых характеристик зерна сильнее зависели от погодных условий вегетационного периода, чем от генотипа.

Результаты вычисленных значений четырех показателей адаптивности образцов овса по содержанию β-глюканов и масла в зерне приведены в таблице 5. Можно видеть, что параметры пластичности (CV и d) и стабильности (Hom и ПУСС) образцов овса, определенные и по уровню β-глюканов, и по содержанию масла в зерне, практически не различались между двумя формами овса. Как видно из таблицы 5, наименьшей величиной пластичности и наибольшим значением стабильности по содержанию β-глюканов в зерне среди пленчатых образцов овса отличался образец 'Сапсан' (к-15444), а среди голозерных – 'Алдан' (к-15115). Минимальный уровень пластичности и максимальный уровень стабильности по содержанию масла был характерен для пленчатого образца 'Саян' (к-14043) и голозерного сорта 'Вятский'.

Результаты вычисления суммы рангов для каждого образца овса по уровню показателей его адаптивности представлены в таблице 6. Видно, что минимальная сумма рангов для параметров пластичности и стабильности

Таблица 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния условий выращивания и типа зерновки на химические и физические характеристики зерна овса

Table 3. Two-way ANOVA results showing the effect of growing conditions and the type of grain on chemical and physical characteristics of oat grain

Характеристика зерна / Grain characteristics	Источник варьирования / Source of variation	Степени свободы / Degrees of freedom	Средний квадрат / Mean square	Вклад факторов, % / Contribution of factors, %	$F_{факт}$	$F_{0,5}$
Содержание β-глюканов / *β*-glucan content	Год / Year	2	0,049	3,815	1,574	3,60
	Тип зерна / Grain type	1	0,432	33,497	13,817	4,54
	Год и тип зерна / Year and grain type	2	0,808	62,688	25,858	3,60
Содержание масла / Oil content	Год / Year	2	5,077	10,154	108,509	3,60
	Тип зерна / Grain type	1	44,881	89,752	959,140	4,54
	Год и тип зерна / Year and grain type	2	0,046	0,094	1,001	3,60
Масса 1000 зерен / 1000 grain weight	Год / Year	2	4,574	0,636	8,260	3,60
	Тип зерна / Grain type	1	712,751	99,019	1286,867	4,54
	Год и тип зерна / Year and grain type	2	2,486	0,345	4,488	3,60
Натура / Test weight	Год / Year	2	10572,635	6,076	1010,767	3,60
	Тип зерна / Grain type	1	163348,35	93,881	15616,464	4,54
	Год и тип зерна / Year and grain type	2	74,015	0,042	7,076	3,60

Таблица 4. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния условий выращивания и генотипа на химические и физические характеристики зерна овса

Table 4. Two-way ANOVA results showing the effect of growing conditions and the genotype on chemical and physical characteristics of oat grain

Характеристика зерна / Grain characteristics	Источник варьирования / Source of variation	Степени свободы / Degrees of freedom	Средний квадрат / Mean square	Вклад факторов, % / Contribution of factors, %	$F_{факт}$	$F_{0,5}$
Пленчатые образцы / Hulled oat accessions						
Содержание β-глюканов / *β*-glucan content	Год / Year	2	4,514	55,204	477,988	3,24
	Генотип / Genotype	12	3,062	37,445	324,223	2,01
	Год и генотип / Year and genotype	24	0,601	7,351	63,652	1,81
Содержание масла / Oil content	Год / Year	2	32,064	71,566	735,233	3,09
	Генотип / Genotype	12	11,402	25,450	261,464	1,85
	Год и генотип / Year and genotype	24	1,336	2,983	30,648	1,63
Масса 1000 зерен / 1000 grain weight	Год / Year	2	55,662	18,956	98,701	3,09
	Генотип / Genotype	12	217,343	74,016	385,399	1,85
	Год и генотип / Year and genotype	24	20,639	7,028	36,597	1,63
Натура / Test weight	Год / Year	2	57968,196	95,353	10533,465	3,09
	Генотип / Genotype	12	1607,888	2,645	292,171	1,85
	Год и генотип / Year and genotype	24	1217,034	2,002	221,149	1,63
Голозерные образцы / Naked oat accessions						
Содержание β-глюканов / *β*-glucan content	Год / Year	2	0,602	29,503	60,990	3,74
	Генотип / Genotype	4	0,969	47,463	98,118	3,11
	Год и генотип / Year and genotype	8	0,470	23,034	47,618	2,70
Содержание масла / Oil content	Год / Year	2	12,147	58,099	281,245	3,22
	Генотип / Genotype	4	5,869	28,068	135,874	2,60
	Год и генотип / Year and genotype	8	2,892	13,833	66,962	2,17
Масса 1000 зерен / 1000 grain weight	Год / Year	2	12,570	17,534	32,340	3,22
	Генотип / Genotype	4	48,486	67,632	124,744	2,60
	Год и генотип / Year and genotype	8	10,634	14,834	27,360	2,17
Натура / Test weight	Год / Year	2	31041,203	56,452	2925,588	3,22
	Генотип / Genotype	4	5743,592	10,445	541,325	2,60
	Год и генотип / Year and genotype	8	18201,538	33,102	1715,468	2,17

Таблица 5. **Показатели адаптивности различных образцов овса по содержанию β-глюканов и масла в зерне**

Table 5. **Adaptability indicators of various oat accessions measured for the content of *β*-glucans and oil in grain**

Название образца / Accession name	Показатели адаптивности / Adaptability indicators							
	по содержанию β-глюканов, % / for *β*-glucan content, %				по содержанию масла, % / for oil content, %			
	CV, %	d	Hom	ПУСС / CSL, %	CV, %	d	Hom	ПУСС / CSL, %
Пленчатые образцы / Hulled oat accessions								
Тубинский (St.) / Tubinsky (St.)	10,3	–0,6	0,47	100,0	4,5	–0,4	2,57	100,0
Казыр / Kazyr	6,7	–0,4	1,13	167,2	5,4	–0,5	1,71	83,4
Саян / Sayan	6,5	–0,4	1,16	174,2	2,5	–0,2	9,14	175,5
Пегас / Pegas	23,5	–2,0	0,96	105,6	17,4	–1,1	0,37	59,2
Корифей / Korifey	13,4	–1,1	0,29	166,7	9,7	–1,1	0,54	71,8
Альтаир / Altair	21,6	–1,8	1,10	103,9	14,0	–1,8	0,26	63,4
Сапсан / Sapsan	1,5	–0,1	25,33	1198	21,8	–2,5	0,11	35,8
Аватар / Avatar	6,2	–0,5	1,39	365,4	19,3	–2,2	0,14	37,8
Envis	12,1	–0,8	0,37	131,2	13,3	–1,1	0,30	29,9
РА 7836-9687	10,4	–0,8	0,50	207,9	18,2	–2,2	0,16	47,7
Местный Тунис 1 / Mestny Tunis 1	26,4	–2,7	0,07	124,1	25,1	–3,2	0,09	44,0
Медведь / Medved	14,6	–1,3	0,24	170,0	19,5	–1,9	0,16	36,0
Кречет / Krechet	4,5	–0,3	2,50	309,3	9,2	–0,9	0,60	56,2
$\bar{x} \pm S_x$	12,1 ± 2,1	1,0 ± 0,2	2,67 ± 1,90	255,7 ± 88,6	13,8 ± 1,9	1,5 ± 0,2	1,24 ± 0,69	64,7 ± 10,8

Таблица 5. Окончание
Table 5. The end

Название образца / Accession name	Показатели адаптивности / Adaptability indicators							
	по содержанию β-глюканов, % / for *β*-glucan content, %				по содержанию масла, % / for oil content, %			
	CV, %	d	Hom	ПУСС / CSL, %	CV, %	d	Hom	ПУСС / CSL, %
Голозерные образцы / Naked oat accessions								
Голец (St.) / Golets (St.)	13,7	–1,1	0,27	100,0	8,5	–1,2	0,71	100,0
Алдан / Aldan	1,7	–0,1	24,35	840,2	8,5	–1,4	0,74	145,7
Тайдон / Taidon	9,9	–0,9	0,54	191,5	20,6	–3,4	0,12	53,2
Вятский / Vyatsky	8,6	–0,6	0,72	134,8	5,6	–1,0	1,60	232,3
Гоша / Gosha	16,8	–1,3	0,20	94,7	15,5	–2,5	0,23	79,5
$\bar{x} \pm S_x$	10,1 ± 2,5	0,8 ± 0,2	5,21 ± 4,8	272,2 ± 143,0	11,7 ± 2,8	1,9 ± 0,5	0,68 ± 0,26	122,1 ± 31,4

Примечание: St. – сорт-стандарт; ПУСС – показатель уровня стабильности сорта
Note: St. – standard reference cultivar; CSL – the cultivar's stability level

Таблица 6. **Результаты ранжирования образцов овса по показателям адаптивности по содержанию β-глюканов и масла в зерне**

Table 6. **Results of ranking oat accessions according to adaptability indicators measured for the content of *β*-glucans and oil in grain**

Название образца / Accession name	Значения рангов / Rank values									
	по содержанию β-глюканов / for *β*-glucan content					по содержанию масла / for oil content				
	CV	d	Hom	ПУСС / CSL,	Сумма рангов / Sum of ranks	CV	d	Hom	ПУСС / CSL	Сумма рангов / Sum of ranks
Пленчатые образцы / Hulled oat accessions										
Тубинский (St.) / Tubinsky (St.)	6	6	8	13	33	2	2	2	2	8
Казыр / Kazyr	5	3,5	5	7	20,5	3	3	3	3	12
Саян / Sayan	4	3,5	4	5	16,5	1	1	1	1	4
Пегас / Pegas	12	12	12	11	47	8	6	6	6	26
Корифей / Korifey	9	9	10	8	36	5	6	5	4	20
Альтаир / Altair	11	11	6	12	40	7	8	8	5	28
Сапсан / Sapsan	1	1	1	1	4	12	12	12	12	48
Аватар / Avatar	3	5	3	2	13	10	10,5	11	10	41,5
Envis	8	7,5	9	9	33,5	6	6	7	13	32
РА 7836-9687	7	7,5	7	4	25,5	9	10,5	9	8	36,5
Местный Тунис 1 / Mestny Tunis 1	13	13	13	10	49	13	13	13	9	48
Медведь / Medved	10	10	11	6	37	11	9	10	11	41
Кречет / Krechet	2	2	2	3	9	4	4	4	7	19
Коэффициент корреляции Спирмена / Spearman's rank correlation coefficient	0,98*	0,96*	0,94*	0,84*	–	0,98*	0,97*	0,99*	0,87*	–
Голозерные образцы / Naked oat accessions										
Голец (St.) / Golets (St.)	4	4	4	4	16	2,5	2	3	3	10,5
Алдан / Aldan	1	1	1	1	4	2,5	3	2	2	9,5
Тайдон / Taidon	3	3	3	2	11	5	5	5	5	20
Вятский / Vyatsky	2	2	2	3	9	1	1	1	1	4
Гоша / Gosha	5	5	5	5	20	4	4	4	4	16
Коэффициент корреляции Спирмена / Spearman's rank correlation coefficient	0,99*	0,99*	0,99*	0,99*	–	0,99*	0,99*	1,00*	1,00*	–

Примечание: St. – сорт-стандарт; ПУСС – показатель уровня стабильности сорта;
* – значения коэффициентов корреляции Спирмена существенны при $p \le 0,05$

Note: St. – standard reference cultivar; CSL – the cultivar's stability level;
* – values of Spearman's rank correlation coefficients are significant at $p \le 0.05$

по содержанию β-глюканов в зерне была характерна для пленчатого образца 'Сапсан' и голозерного 'Алдан'. Что касается оценки адаптивности образцов на основе содержания масла, то минимальную сумму баллов набрали пленчатый образец 'Саян' и голозерный сорт 'Вятский'.

Следует подчеркнуть наличие хорошего совпадения результатов ранжирования образцов по их адаптивности, определяемых на основе разных показателей пластичности и стабильности. Это иллюстрируют значимые величины коэффициентов корреляции Спирмена между рангами по отдельным параметрам адаптивности и суммой рангов (см. табл. 6).

Результаты вычисления значений четырех показателей адаптивности образцов овса по массе 1000 зерен и натуре зерна приведены в таблице 7. Можно видеть, что параметры пластичности и стабильности образцов

Таблица 7. Показатели адаптивности различных образцов овса по физическим характеристикам зерна
Table 7. Adaptability indicators of various oat accessions measured for physical grain characteristics

Название образца / Accession name	Показатели адаптивности / Adaptability indicators							
	по массе 1000 зерен, г / for 1000 grain weight, g				по натуре зерна, г/л / for test weight, g/l			
	CV, %	d	Hom	ПУСС / CSL, %	CV, %	d	Hom	ПУСС / CSL, %
Пленчатые образцы / Hulled oat accessions								
Тубинский (St.) / Tubinsky (St.)	10,3	–6,9	0,48	100,0	10,7	–115	0,44	100,0
Казыр / Kazyr	1,4	–1,0	25,0	756,9	6,2	–65	1,38	179,0
Саян / Sayan	10,5	–7,7	0,46	111,6	4,5	–42	2,84	229,2
Пегас / Pegas	10,6	–8,6	0,48	153,7	4,4	–46	2,65	234,4
Корифей / Korifey	1,3	–1,1	30,42	935,5	2,0	–22	12,84	570,8
Альтаир / Altair	5,2	–4,6	1,89	254,7	8,5	–92	0,69	122,2
Сапсан / Sapsan	6,4	–4,9	1,22	147,3	8,8	–92	0,68	124,7
Аватар / Avatar	4,6	–3,1	2,47	173,1	8,8	–94	0,65	117,6
Envis	3,9	–2,9	3,37	239,2	7,0	–77	1,02	154,0
РА 7836-9687	2,6	–1,7	8,33	334,7	5,5	–60	1,66	195,3
Местный Тунис 1 / Mestny Tunis 1	7,3	–4,2	1,05	90,7	4,3	–44	2,79	231,8
Медведь / Medved	4,1	–3,3	3,28	309,0	4,6	–46	2,48	215,1
Кречет / Krechet	1,7	–1,3	16,92	258,8	8,6	–90	0,69	118,1
$\bar{x} \pm S_x$	5,4 ± 1,0	–4,0 ± 0,7	7,34 ± 2,82	297,3 ± 71,7	6,4±0,7	–68 ± 8	2,37 ± 0,91	199,4 ± 3,8
Голозерные образцы / Naked oat accessions								
Голец (St.) / Golets (St.)	4,6	–2,5	2,44	100,0	5,5	–79	1,72	100,0
Алдан / Aldan	10,6	–4,6	0,51	34,4	16,2	–227	0,19	29,8
Тайдон / Taidon	2,1	–1,3	11,17	258,1	4,4	–62	2,58	111,0
Вятский / Vyatsky	5,2	–2,7	1,90	80,5	14,0	–192	0,25	33,9
Гоша / Gosha	5,9	–2,9	1,62	76,3	4,4	–44	3,60	109,4
$\bar{x} \pm S_x$	5,6 ± 1,4	–2,8 ± 0,5	3,53 ± 1,94	109,9 ± 38,6	8,9 ± 2,6	121 ± 37	2,01 ± 0,66	76,8 ± 18,5

Примечание: St. – сорт-стандарт; ПУСС – показатель уровня стабильности сорта

Note: St. – standard reference cultivar; CSL – the cultivar's stability level

овса, найденные по массе 1000 зерен и натуре зерна, существенно не различались между пленчатыми и голозерными формами овса. При этом отмечена тенденция увеличения параметров стабильности у пленчатых форм овса по сравнению с голозерными. Наименьшей величиной пластичности и наибольшим значением стабильности по массе 1000 зерен среди пленчатых образцов овса отличался образец 'Корифей', а среди голозерных – 'Тайдон'. По натуре зерна среди пленчатых образцов овса с минимальным уровнем пластичности и максимальным стабильности также выделялся образец 'Корифей', а среди голозерных – образцы 'Гоша' (к-15120) и 'Тайдон'.

В работе уровень адаптивности образцов овса по массе 1000 зерен и натуре зерна характеризовали с помощью ранжирования. Результаты вычисления суммы рангов представлены в таблице 8. Можно видеть, что наивысшую оценку по массе 1000 зерен на основании минимальной суммы рангов получили пленчатый образец 'Корифей' и голозерный образец 'Тайдон'. Что касается оценки адаптивности образцов на основе натуры зерна, то минимальную сумму баллов набрали образцы 'Корифей' и 'Гоша'.

Отметим наличие хорошего совпадения результатов ранжирования образцов по их адаптивности, определяе-

Таблица 8. Результаты ранжирования образцов овса по показателям адаптивности по массе 1000 зерен и натуре зерна

Table 8. Results of ranking oat accessions according to adaptability indicators measured for 1000 grain weight of and test weight

Название образца / Accession name	Значения рангов / Rank values									
	по массе 1000 зерен, г / for 1000 grain weight, g					по натуре, г/л / for test weight, g/l				
	CV	d	Hom	ПУСС / CSL	Сумма рангов / Sum of ranks	CV	d	Hom	ПУСС / CSL	Сумма рангов / Sum of ranks
Пленчатые образцы / Hulled oat accessions										
Тубинский (St.) / Tubinsky (St.)	11	11	11	12	45	13	13	13	13	52
Казыр / Kazyr	2	1	2	2	7	7	7	7	7	28
Саян / Sayan	12	12	13	11	48	4	2	2	4	12
Пегас / Pegas	13	13	12	9	47	3	4,5	4	2	13,5
Корифей / Korifey	1	2	1	1	5	1	1	1	1	4
Альтаир / Altair	8	9	8	6	31	9	10,5	9,5	10	39
Сапсан / Sapsan	9	10	9	10	38	11,5	10,5	11	9	42
Аватар / Avatar	7	6	7	8	28	11,5	12	12	12	47,5
Envis	5	5	5	7	22	8	8	8	8	32
РА 7836-9687	4	4	4	3	15	6	6	6	6	24
Местный Тунис 1 / Mestny Tunis 1	10	8	10	13	41	2	3	3	3	11
Медведь / Medved	6	7	6	4	23	5	4,5	5	5	19,5
Кречет / Krechet	3	3	3	5	14	10	9	9,5	11	39,5
Коэффициент корреляции Спирмена / Spearman's rank correlation coefficient	0,99*	0,96*	0,99*	0,92*	–	0,99*	0,99*	1,00*	0,98*	–

Таблица 8. Окончание
Table 8. The end

Название образца / Accession name	Значения рангов / Rank values									
	по массе 1000 зерен, г / for 1000 grain weight, g					по натуре, г/л / for test weight, g/l				
	CV	d	Hom	ПУСС / CSL	Сумма рангов / Sum of ranks	CV	d	Hom	ПУСС / CSL	Сумма рангов / Sum of ranks
Голозерные образцы / Naked oat accessions										
Голец (St.) / Golets (St.)	2	2	2	2	8	3	3	4	3	13
Алдан / Aldan	5	5	5	5	20	5	5	3	5	18
Тайдон / Taidon	1	1	1	1	4	1,5	2	2	1	6,5
Вятский / Vyatsky	3	3	3	3	12	4	4	5	4	17
Гоша / Gosha	4	4	4	4	16	1,5	1	1	2	5,5
Коэффициент корреляции Спирмена / Spearman's rank correlation coefficient	1,00*	1,00*	1,00*	1,00*	–	1,00*	0,99*	0,96*	0,99*	–

Примечание: St. – сорт-стандарт; ПУСС – показатель уровня стабильности сорта;
* – значения коэффициентов корреляции Спирмена существенны при $p \le 0,05$

Note: St. – standard reference cultivar; CSL – the cultivar's stability level;
* – values of Spearman's rank correlation coefficients are significant at $p \le 0.05$

мых на основе разных показателей пластичности и стабильности по физическим признакам. Об этом говорят значимые величины коэффициентов корреляции Спирмена между рангами по отдельным параметрам адаптивности и суммой рангов (см. табл. 8).

Далее рассмотрим результаты вычисления связи между значениями одноименных показателей адаптивности образцов овса по химическим и физическим характеристикам зерна. Данные приведены в таблице 9. Для пленчатых образцов овса можно видеть наличие существенной положительной корреляционной связи между параметрами стабильности (Hom и ПУСС) образцов, определенными для массы 1000 зерен, с одной стороны, и таковыми, найденными для натуры зерна, с другой.

При рассмотрении данных для голозерных образцов овса, представленных в таблице 9, можно заметить наличие сильной существенной отрицательной связи между показателем пластичности d по натуре зерна, с одной стороны, и таковым по содержанию β-глюканов в зерне – с другой. Кроме того, продемонстрирована значимая отрицательная корреляция между параметром стабильности Hom по натуре зерна и таковым по содержанию масла в зерне. Для пленчатых образцов найдена существенная связь между показателями стабильности Hom и ПУСС по массе 1000 зерен и таковыми по натуре зерна.

Проанализируем возможную связь между абсолютными значениями (средние за три года) химических и физических параметров зерна образцов овса и показателями их адаптивности по этим признакам. Результаты приведены в таблице 10. Можно видеть, что для пленчатых образцов имеет место существенная положительная корреляция между значением содержания масла в зерне, с одной стороны, и показателями их пластичности (CV, d) по данному химическому признаку – с другой.

Для голозерных форм овса установлены сильные существенные связи между средними величинами массы 1000 зерен образцов и параметрами их пластичности CV и d (отрицательные корреляции) либо показателем их стабильности ПУСС (положительные корреляции).

Обсуждение

Установлено, что зерно пленчатых образцов овса характеризовалось существенно пониженным содержанием масла по сравнению с голозерными. По содержанию β-глюканов в зерне пленчатые и голозерные формы овса значимо не различались, за исключением урожая в 2017 г. Пленчатые образцы формировали более крупное зерно по сравнению с голозерными, но не превосходили последние по натуре зерна. В литературе также показано существенное преимущество голозерных образцов овса по сравнению с пленчатыми в содержании масла (Biel et al., 2009; Yusova et al., 2020b). При этом найдено, что уровни β-глюканов и масса 1000 зерен у голозерных

Таблица 9. Связь между значениями одноименных показателей адаптивности образцов овса по химическим и физическим характеристикам зерна

Table 9. The relationship between the values of the same adaptability indicators of oat accessions measured for chemical and physical grain characteristics

Группы образцов / Groups of accessions	Сопоставляемые показатели адаптивности / Comparable adaptability indicators	Значения коэффициентов корреляции / Correlation coefficient values			
		CV	d	Hom	ПУСС / CSL
Пленчатые / Hulled	Содержание β-глюканов и масла / *β*-glucan content and oil content	0,38	0,44	–0,12	–0,26
	Содержание β-глюканов и масса 1000 зерен / *β*-glucan content and 1000 grain weight	0,28	0,24	–0,13	–0,16
	Содержание β-глюканов и натура зерна / *β*-glucan content and test weight	–0,41	–0,42	–0,19	–0,22
	Содержание масла и масса 1000 зерен / Oil content and 1000 grain weight	–0,04	–0,17	–0,20	–0,01
	Содержание масла и натура зерна / Oil content and test weight	–0,10	–0,03	–0,01	0,13
	Масса 1000 зерен и натура зерна / 1000 grain weight and test weight	0,11	0,07	0,78*	0,69*
Голозерные / Naked	Содержание β-глюканов и масла / *β*-glucan content and oil content	0,34	0,40	0,04	0,17
	Содержание β-глюканов и масса 1000 зерен / *β*-glucan content and 1000 grain weight	–0,60	–0,64	–0,41	–0,39
	Содержание β-глюканов и натура зерна / *β*-glucan content and test weight	–0,84	–0,94*	–0,01	–0,63
	Содержание масла и масса 1000 зерен / Oil content and 1000 grain weight	–0,53	–0,58	–0,50	–0,56
	Содержание масла и натура зерна / Oil content and test weight	–0,71	–0,66	–0,93*	–0,87
	Масса 1000 зерен и натура зерна / 1000 grain weight and test weight	0,74	0,71	0,22	0,60

Примечание: ПУСС – показатель уровня стабильности сорта;
* – значения коэффициентов корреляции существенны при $p \leq 0,05$

Note: CSL – the cultivar's stability level;
* – values of the correlation coefficients are significant at $p \leq 0.05$

Таблица 10. Связь между средними значениями химических и физических характеристик зерна образцов овса и показателями их адаптивности по этим признакам

Table 10. The relationship between the average values of chemical and physical grain characteristics of oat accessions and their adaptability indicators measured for these characteristics

Группы образцов / Groups of accessions	Признаки образцов / Characteristics of accessions	Значения коэффициентов корреляции / Correlation coefficient values			
		CV	d	Hom	ПУСС / CSL
Пленчатые / Hulled	Содержание β-глюканов / *β*-glucan content	0,69*	–0,78*	–0,09	–0,05
	Содержание масла / Oil content	0,79*	0,76*	–0,49	–0,44
	Масса 1000 зерен / 1000 grain weight	–0,11	0,07	0,29	0,27
	Натура зерна / Test weight	–0,04	0,01	0,44	0,40
Голозерные / Naked	Содержание β-глюканов / *β*-glucan content	0,20	–0,33	–0,10	–0,04
	Содержание масла / Oil content	–0,07	–0,02	–0,28	–0,48
	Масса 1000 зерен / 1000 grain weight	–0,94*	–0,96*	0,88	0,92*
	Натура зерна / Test weight	–0,41	0,36	–0,02	0,41

Примечание: ПУСС – показатель уровня стабильности сорта;
* – значения коэффициентов корреляции существенны при p ≤ 0,05

Note: St. – standard reference cultivar; CSL – the cultivar's stability level;
* – values of the correlation coefficients are significant at $p \leq 0.05$

ячменей были ниже таковой у пленчатых образцов (Šterna et al., 2017).

У овса, собранного в 2017 г., большинство химических и физических параметров зерна имело минимальное значение. Это касается уровней β-глюканов (пленчатые овсы), содержания масла и натуры зерна (пленчатые и голозерные образцы), массы 1000 зерен (голозерные образцы). Зарегистрированный эффект может говорить о том, что характер влияния внешних факторов на указанные химические и физические признаки зерна овса предположительно схожий.

Что касается сортовой специфики, то за три года измерений у пленчатых форм по максимальному значению β-глюканов и масла в зерне выделился образец Местный Тунис 1. Среди голозерных форм наибольшей величиной β-глюканов в зерне характеризовался образец 'Тайдон', а самым большим содержанием масла – 'Вятский'. По максимальному значению массы 1000 зерен и натуры зерна среди пленчатых овсов отмечены соответственно образцы 'Альтаир' и 'Корифей', а среди голозерных – 'Тайдон' и 'Голец'. При этом образец 'Тайдон' отличался не только наибольшей величиной массы 1000 зерен, но и максимальным уровнем β-глюканов в зерне (см. табл. 1).

Установлено, что между двумя формами овса параметры пластичности (CV и d) и стабильности (Hom и ПУСС) образцов, определенные по уровню β-глюканов и содержанию масла в зерне, массе 1000 зерен и натуре зерна, существенно не различались. При этом отмечена тенденция увеличения параметров стабильности по массе 1000 зерен и натуре зерна у пленчатых форм овса по сравнению с голозерными, которая подтверждает зарегистрированный аналогичный эффект по показателю ПУСС (Yusova et al., 2020c). В литературе у пленчатых форм овса по сравнению с голозерными одними исследователями зафиксирована более высокая доля вклада условий года выращивания в изменчивость содержания масла в зерне овса (Yusova et al., 2020b), другими авторами найдена весьма низкая доля вклада условий года в варьирование содержания масла и β-глюканов в зерне (Šterna et al., 2018).

Наименьшей величиной пластичности и наибольшим значением стабильности по содержанию β-глюканов в зерне среди пленчатых форм овса отличался образец 'Сапсан', а среди голозерных – 'Алдан'. Минимальный уровень пластичности и максимальный уровень стабильности по содержанию масла был характерен для пленчатого образца 'Саян' и голозерного 'Вятский'. Отметим, что образцы 'Сапсан' и 'Алдан' были наиболее стабильными по содержанию β-глюканов в зерне, но наименее стабильными по содержанию в нем масла. Образец овса 'Вятский' обладал не только лучшей оценкой адаптивно-

сти по содержанию масла в зерне, но и выделялся по максимальному уровню в нем масла.

Наименьшей величиной пластичности и наибольшим значением стабильности по массе 1000 зерен среди пленчатых образцов овса отличался образец 'Корифей', а среди голозерных – 'Тайдон'. Что касается натуры зерна, то среди пленчатых овсов с минимальным уровнем пластичности и максимальным значением стабильности также выделялся образец 'Корифей', а среди голозерных форм – 'Гоша' и 'Тайдон'. Подчеркнем, что пленчатый образец 'Корифей' и голозерный 'Тайдон' были максимально стабильными и по массе 1000 зерен, и по натуре зерна (показатель ПУСС).

Что касается сортовой специфики овса, то в работе была зарегистрирована минимальная сумма рангов для показателей пластичности и стабильности по содержанию β-глюканов в зерне у пленчатого образца 'Сапсан' и голозерного образца 'Алдан', по содержанию масла – соответственно у образцов 'Саян' и 'Вятский', по массе 1000 зерен – у образцов 'Корифей' и 'Тайдон', а по натуре зерна – соответственно у образцов 'Корифей' и 'Гоша'.

В работе прослежено совпадение результатов ранжирования образцов по их адаптивности, определяемого на основе разных показателей пластичности и стабильности. Коэффициенты корреляции Спирмена для химических и физических признаков зерна составили существенные величины. Установленные связи позволяют предположить, что все четыре используемых критерия адаптивности по химическим и физическим признакам «выставляют» одному и тому же образцу овса очень близкие, практически одинаковые оценки. Другими словами, пониженный уровень экологической пластичности образца определенно предполагает повышенную величину его стабильности и наоборот.

В настоящем исследовании не наблюдалось связи между показателями адаптивности образцов по содержанию β-глюканов и таковыми по содержанию масла (см. табл. 9), хотя из литературных данных о позитивной корреляции между этими химическими веществами в зерне овса (Šterna et al., 2018) таковой эффект был ожидаем.

Для пленчатых образцов овса установлена существенная положительная корреляция между параметрами стабильности образцов (Hom и ПУСС), определенными для массы 1000 зерен, с одной стороны, и таковыми, найденными для натуры зерна, с другой стороны (см. табл. 9). Зарегистрированный результат предполагает высокую вероятность получения образцов с повышенной стабильностью по массе 1000 зерен в случае отбора форм с высокой стабильностью по натуре зерна и наоборот.

Для голозерных образцов овса выявлено наличие существенных связей между показателями адаптивности по обоим химическим признакам зерна и таковыми по натуре зерна. Во-первых, установлена значимая отрицательная корреляция между величиной параметра пластичности d, определенной по содержанию β-глюканов в зерне, и таковой, найденной по натуре зерна образцов. Во-вторых, зафиксирована существенная отрицательная корреляция между показателем стабильности Hom, рассчитанным по содержанию масла в зерне, и таковым, определенным по натуре зерна образцов овса. Зарегистрированные факты говорят о том, что селекция овса на пониженную пластичность образцов по уровню β-глюканов в зерне или повышенную их стабильность по содержанию масла в зерне, вероятно, будет сопровождаться снижением их стабильности по натуре зерна.

Полученные данные могут свидетельствовать о принципиальной возможности косвенной оценки адаптивности образцов овса по химическому признаку зерна (содержание в нем β-глюканов или масла) на основе вычисления их адаптивности по физической характеристике (натура зерна). В прикладном аспекте описанные результаты дают основание для реализации неповреждающего скрининга генотипов овса на адаптивность по содержанию в зерне ценных веществ – β-глюканов и масла, используя вместо трудоемкого и дорогостоящего химического либо инструментального метода анализа лишь данные о легко измеряемом физическом параметре – натуре зерна.

Для пленчатых образцов установлена существенная положительная корреляция между средним значением содержания масла в зерне, с одной стороны, и показателем их пластичности (CV) по данному химическому признаку – с другой. Это может означать, что образцы с пониженной пластичностью по содержанию масла будут характеризоваться меньшим абсолютным уровнем рассматриваемого химического вещества в зерне. Иначе говоря, зарегистрированный результат свидетельствует о высоком риске получения пленчатого овса с низким уровнем масла в зерне при его селекции на высокую стабильность по данному химическому признаку.

Для голозерных форм овса зафиксированы сильные существенные связи между средними величинами массы 1000 зерен образцов и параметрами их пластичности CV и d (отрицательные корреляции) либо показателем их стабильности ПУСС (положительная корреляция) по данному физическому признаку. Описанный результат может говорить в пользу того, что успешная селекция овса на минимальную пластичность и максимальную стабильность образцов по ценному признаку «масса 1000 зерен» будет, по всей вероятности, сопровождаться ростом крупности зерна.

Каковы возможные причины существования связи между адаптивностью образцов овса по исследуемым химическим характеристикам зерна и таковою по физическим его параметрам? Предположительно, они могут быть следующими.

1) Наличие зависимости содержания рассматриваемых химических веществ от анатомического строения зерновки.

Как известно, β-глюканы в основном входят в состав клеточных стенок эндосперма (Loskutov, Polonskiy, 2017). Поэтому возможна зависимость их концентрации от массовой доли эндосперма в зерновке (а значит, связь с массой 1000 зерен) или от ее плотности (а значит, связь с натурой зерна). Действительно, в литературе показано, что содержание β-глюканов положительно коррелирует с массой 1000 зерен (Saastamoinen et al., 1992; Polonskiy et al., 2021), натурой зерна (Saastamoinen et al., 1992; Peterson et al., 1995), плотностью лишенного пленок зерна (Polonskiy et al., 2020).

В случае с содержанием масла в зерне зависимость его от массы 1000 зерен овса и натуры зерна также экспериментально установлена, а у голозерных сортов овса найдена значимая отрицательная корреляция между содержанием масла в зерне и натурой зерна (Polonskiy et al., 2019). В настоящей работе продемонстрирована тесная корреляция между стабильностью образцов по содержанию масла в зерне и таковой по величине натуры зерна. Этот факт предположительно означает, что указанные

химические и физические признаки овса, во-первых, связаны друг с другом, а во-вторых, изменяются по годам выращивания в противоположных направлениях почти синхронно.

Заметим, что показанное в литературе (Polonskiy et al., 2019; Gerasimov et al., 2021) существование значимых положительных связей между содержанием β-глюканов и массой 1000 зерен, содержанием β-глюканов и содержанием масла в зерне; содержанием масла и массой 1000 зерен вовсе не означает наличие корреляции между адаптивностью образцов овса по содержанию этих веществ в зерне и таковой по его физическим параметрам, что и продемонстрировано в настоящей работе (см. табл. 9).

2) Существование зависимости химических процессов накопления β-глюканов и масла в зерне, а также ростовых процессов зерновки от экологических факторов.

По-видимому, эффект обусловлен комплексом погодных условий, который складывается во время налива зерна в разные годы выращивания овса. В литературе показаны соответствующие зависимости содержания β-глюканов и масла от условий внешней среды (Saastamoinen et al., 1992; Gerasimov et al., 2021).

3) Наличие генетических особенностей (сортовой специфики) в зависимости содержания указанных химических веществ в зерне и его физических характеристик, что продемонстрировано в ряде публикаций (Redaelli et al., 2013; Šterna et al., 2018).

Заключение

Таким образом, по результатам проведенных исследований наиболее адаптивными для условий Красноярской лесостепи по содержанию β-глюканов в зерне являются соответственно пленчатые и голозерные образцы ‘Сапсан’ (к-15444) и ‘Алдан’ (к-15115), по содержанию масла – ‘Саян’ (к-14043) и ‘Вятский’ (к-14960), по массе 1000 зерен – ‘Корифей’ (к-15113) и ‘Тайдон’ (к-15183), по натуре зерна – ‘Корифей’ и ‘Гоша’ (к-15120).

Установлено, что для пленчатых образцов имеет место существенная положительная связь между величинами содержания масла в зерне, с одной стороны, и показателями их пластичности (CV, d) по указанному признаку – с другой. Зафиксированные результаты свидетельствуют о высоком риске получения пленчатого овса с низким уровнем масла в зерне при его селекции на высокую стабильность по рассматриваемому химическому признаку.

Для голозерных образцов овса выявлены сильные существенные отрицательные связи между отдельными показателями адаптивности по содержанию β-глюканов или масла в зерне и таковыми по натуре зерна. Показана принципиальная возможность косвенной оценки адаптивности голозерных образцов овса по химическому признаку зерна (содержание β-глюканов или масла) на основе вычисления их адаптивности по физической характеристике (натура зерна). Для голозерных овсов зафиксированы сильные существенные связи между средними величинами массы 1000 зерен образцов и параметрами их пластичности (отрицательные корреляции) либо показателем их стабильности (положительная корреляция) по данному физическому признаку. Предполагается, что успешная селекция овса на минимальную пластичность и максимальную стабильность сортов по ценному признаку «масса 1000 зерен» будет сопровождаться ростом крупности зерна.

References / Литература

Biel W., Bobko K., Maciorowski R. Chemical composition and nutritive value of husked and naked oats grain. *Journal of Cereal Science*. 2009;49(3):413-418. DOI: 10.1016/j.jcs.2009.01.009

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

Gerasimov S.A., Polonskiy V.I., Sumina A.V., Surin N.A., Lipshin A.G., Zute S.A. The influence of genotype and cultivation conditions of oats in the contents of biologically active components in grain. *Chemistry of Plant Raw Materials*. 2020;(2):65-71. [in Russian] (Герасимов С.А., Полонский В.И, Сумина А.В., Сурин Н.А., Липшин А.Г., Зюте С.А. Влияние генотипа и условий выращивания овса на содержание биологически активных компонентов в зерне. *Химия растительного сырья*. 2020;(2):65-71). DOI: 10.14258/jcprm.2020025515

Goncharenko A.A., Makarov A.V., Kuzmich M.A., Ermakov S.A., Semenova T.V., Tochilin V.N. et al. Assessment of ecological variability, stability and plasticity of varieties of winter rye on traits of quality of grain. *Russian Agricultural Sciences*. 2020;(4):3-9. [in Russian] (Гончаренко А.А., Макаров А.В., Кузьмич М.А., Ермаков С.А., Семенова Т.В., Точилин В.Н. и др. Оценка экологической устойчивости, стабильности и пластичности сортов озимой ржи по признакам качества зерна. *Российская сельскохозяйственная наука*. 2020;(4):3-9). DOI: 10.31857/S2500262720040018

Hangildin V.V., Litvinenko N.A. Homeostasis and adaptability of winter wheat cultivars (Gomeostatichnost i adaptivnost sortov ozimoy pshenitsy). *Nauchno-tekhnicheskiy byulleten Vsesoyuznogo selektsionno-geneticheskogo instituta =Scientific and Technical Bulletin of the All-Union Institute of Breeding and Genetics*. 1981;1(39):8-14. [in Russian] (Хангильдин В.В., Литвиненко Н.А. Гомеостатичность и адаптивность сортов озимой пшеницы. *Научно-технический бюллетень Всесоюзного селекционно-генетического института*. 1981;1(39):8-14).

Loskutov I.G. Polonskiy V.I. Content of β-glucans in oat grain as a perspective direction of breeding for health products and fodder (review). *Agricultural Biology*. 2017;52(4);646-657. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Полонский В.И. Селекция на содержание β-глюканов в зерне овса как перспективное направление для получения продуктов здорового питания, сырья и фуража (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(4):646-657). DOI: 10.15389/agrobiology.2017.4.646rus

Nettevich E.D., Morgounov A.I., Maksimenko M.I. Improving the efficiency of spring wheat selection for stability, yield and quality of grain (Povysheniye effektivnosti otbora yarovoy pshenitsy na stabilnost, urozhaynost i kachestvo zerna). *Vestnik selskokhozyaystvennoy nauki = Bulletin of Agricultural Science*. 1985;(1):66-73. [in Russian] (Неттевич Э.Д., Моргунов А.И., Максименко М.И. Повышение эффективности отбора яровой пшеницы на стабильность урожайности и качества зерна. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1985;(1):66-73).

Peterson D.M., Wesenberg D.M., Burrup D.E. β-Glucan content and its relationship to agronomic characteristics in elite oat germplasm. *Crop Science*. 1995;35(6):965-970.

Polonskiy V.I., Loskutov I.G., Sumina A.V. Evaluation of oat genotypes for the content of β-glucans in grain on the

basis of its physical characteristics. *Agricultural Biology*. 2020;55(1):45-52. [in Russian] (Полонский В.И., Лоскутов И.Г., Сумина А.В. Оценка генотипов овса на содержание β-глюканов в зерне на основании его физических характеристик. *Сельскохозяйственная биология*. 2020;55(1):45-52). DOI: 10.15389/agrobiology.2020.1.45eng

Polonskiy V.I., Surin N.A., Gerasimov S.A., Lipshin A.G., Sumina A.V., Zute S. The study of oat varieties (*Avena sativa* L.) of various geographical origin for grain quality and productivity. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(6):53-60. [in Russian] (Полонский В.И., Сурин Н.А., Герасимов С.А., Липшин А.Г., Сумина А.В., Зюте С. Изучение сортов овса (*Avena sativa* L.) различного географического происхождения по качеству зерна и продуктивности. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(6):683-690). DOI: 10.18699/VJ19.541

Polonskiy V.I., Surin N.A., Gerasimov S.A., Lipshin A.G., Sumina A.V., Zute S.A. Evaluation of barley genotypes for the content of *β*-glucans in grain and other valuable features in Eastern Siberia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):48-58. [in Russian] (Полонский В.И., Сурин Н.А., Герасимов С.А., Липшин А.Г., Сумина А.В., Зюте С.А. Оценка образцов ячменя на содержание β-глюканов в зерне и другие ценные признаки в условиях Восточной Сибири. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(1): 48-58). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-48-58

Redaelli R., Del Frate V., Bellato S., Terracciano G., Ciccoritti R., Germeier C.U. et al. Genetic and environmental variability in total and soluble β-glucan in European oat genotypes. *Journal of Cereal Science*. 2013;57(2):193-199. DOI: 10.1016/j.jcs.2012.09.003

Rossielle A.A., Hemblin J. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. *Crop Science*. 1981;21(6):943-946. DOI: 10.2135/cropsci1981.0011183X002100060033x

Saastamoinen M., Plaami S., Kumpulainen J. Genetic and environmental variation in β-glucan content of oats cultivated or tested in Finland. *Journal of Cereal Science*. 1992;16(3):279-290. DOI: 10.1016/S0733-5210(09)80090-8

Shewry P.R., Piironen V., Lampi A.M., Nyström L., Li L., Rakszegi M. et al. Phytochemical and fiber components in oat varieties in the health grain diversity screen. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2008;56(21):9777-9784. DOI: 10.1021/jf801880d

Shvachko N.A., Loskutov I.G., Semilet T.V., Popov V.S., Kovaleva O.N., Konarev A.V. Bioactive components in oat and barley grain as a promising breeding trend for functional food production. *Molecules*. 2021;26(8):2260. DOI: 10.3390/molecules26082260

Šterna V., Zute S., Jansone I., Kantane I. Chemical composition of covered and naked spring barley varieties and their potential for food production. *Polish Journal of Food and Nutrition Sciences*. 2017;67(2):151-158. DOI: 10.1515/pjfns-2016-0019

Šterna V., Zute S., Vicupe Z. Variation in β-glucan, protein and fat concentration of oats created in Latvia. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences, Section B*. 2018;72(2):71-74. DOI: 10.2478/prolas-2018-0011

Tulyakova M.V., Batalova G.A., Loskutov I.G., Permyakova S.V., Krotova N.V. Assessment of adaptability parameters in hulled oat germplasm accessions in terms of their yield in the environments of Kirov Province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(1):72-79. [in Russian] (Тулякова М.В., Баталова Г.А., Лоскутов И.Г., Пермякова С.В., Кротова Н.В. Оценка адаптивных параметров коллекционных образцов овса пленчатого по урожайности в условиях Кировской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(1):72-79). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-1-72-79

Volkova L.V., Gireva V.M. Estimation of spring soft wheat varieties by yield and adaptive properties. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2017;4(59):19-23. [in Russian] (Волкова Л. В., Гирева Л.В. Оценка сортов яровой мягкой пшеницы по урожайности и адаптивным свойствам. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2017;4(59):19-23).

Yusova O.A., Nikolaev P.N., Safonova I.V., Aniskov N.I. Analysis of oats varieties of Omsk selection for the collection of protein per unit area. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2020a;6(197):38-48). [in Russian] (Юсова О.А., Николаев П.Н., Сафонова И.В., Аниськов Н.И. Анализ сортов овса омской селекции по сбору белка с единицы площади. *Аграрный вестник Урала*. 2020a;6(197):38-48). DOI: 10.32417/1997-4868-2020-197-6-38-48

Yusova O.A., Nikolaev P.N., Safonova I.V., Aniskov N.I. Changes in oat grain yield and quality with increased adaptability of cultivars. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020b;181(2):42-49. [in Russian] (Юсова О.А., Николаев П.Н., Сафонова И.В., Аниськов Н.И. Изменение урожайности и качества зерна овса с повышением адаптивности сортов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020b;181(2):42-49). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-2-42-49

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

Информация об авторах

Вадим Игоревич Полонский, доктор биологических наук, профессор, Красноярский государственный аграрный университет, 660049 Россия, Красноярск, пр. Мира, 90, профессор, Сибирский федеральный университет, 660041 Россия, Красноярск, пр. Свободный, 79, vadim.polonskiy@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7183-0912

Сергей Александрович Герасимов, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией, Федеральный исследовательский центр Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, обособленное подразделение Красноярский научно-исследовательский институт сельского хозяйства, 660036 Россия, Красноярск, ул. Академгородок, 50, g-s-a2009@yandex, https://orcid.org/0000-0003-1273-3212

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

Санита Алдоновна Зуте, доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Стендский научный центр, Институт агроресурсов и экономики, Дизстенде, Либагская волость, Талсинский край LV 3258, Латвия, sanita.zute@arei.lv, https://orcid.org/0000-0001-5523-1111

Information about the authors

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

Sergei A. Gerasimov, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Head of a Laboratory, Krasnoyarsk Research Institute of Agriculture, affiliated to Krasnoyarsk Science Center of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 50 Akademgorodok St., Krasnoyarsk 660036, Russia, g-s-a2009@yandex, https://orcid.org/0000-0003-1273-3212

Alena V. Sumina, Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor, N.F. Katanov Khakass State University, 90 Lenina Ave., Abakan 655017, Russia, Associate Professor, Krasnoyarsk State Agrarian University, 90 Mira Ave., Krasnoyarsk 660049, Russia, alenasumina@list.ru, https://orcid.org/0000-0002-0466-6833

Sanita A. Zute, Dr. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Stende Research Centre, Institute of Agricultural Resources and Economics, Dizstende, Libagu Parish, Talsu District LV 3258 Latvia, sanita.zute@arei.lv, https://orcid.org/0000-0001-5523-1111

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 03.09.2021; одобрена после рецензирования 26.10.2021; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 03.09.2021; approved after reviewing on 09.02.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 575.224.46.044
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-76-85

CC BY

Изменения в содержании белков, липидов и состоянии антиоксидантной системы у мутантных форм амаранта *Amaranthus cruentus* L.

Р. М. Таипова[1], В. Н. Нестеров[2], О. А. Розенцвет[2], Б. Р. Кулуев[3]

[1] *Башкирский государственный университет, Уфа, Россия*

[2] *Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, Россия*

[3] *Уфимский федеральный исследовательский центр РАН, Институт биохимии и генетики, Уфа, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Рагида Мухтаровна Таипова, Taipova.Ragida@yandex.ru

Актуальность. Одним из важных показателей пищевой ценности амаранта является высокое содержание белка и ненасыщенных жирных кислот в семенах, поэтому получение и выявление таких форм амаранта при селекции, к тому же отличающихся устойчивостью к абиотическим стрессовым факторам, является актуальным.
Материалы и методы. В работе были использованы листья и семена красного амаранта *Amaranthus cruentus* L. сорта 'Багряный', а также мутантов второго поколения инбридинга, полученных путем обработки азидом натрия. Содержание общего растворимого белка определяли методом Бредфорда, анализ липидов проводили методом тонкослойной хроматографии, состояние антиоксидантной системы определяли по активности каталаз и пероксидаз, а также скорости образования супероксид-аниона.
Результаты. Наибольшая концентрация общего белка в семенах составила 13,8 мг/г семян у мутанта № 5. В семенах амаранта было выявлено 15 жирных кислот, причем у четырех мутантов амаранта было выявлено достоверное увеличение процентного содержания омега-6-ненасыщенной линолевой кислоты. Показано увеличение солеустойчивости у мутантов № 2 и № 3 по сравнению с контролем. У мутанта № 2 при засолении выявлялась более высокая активность пероксидаз, а у мутанта № 3 – каталаз, и они оба характеризовались сниженной скоростью образования супероксид-аниона по сравнению с контролем.
Заключение. Мутанты амаранта, характеризующиеся повышенной стрессоустойчивостью, увеличенным содержанием белка и линолевой кислоты, могут быть рекомендованы для дальнейшей селекции с целью получения новых сортов этой культуры с улучшенными хозяйственно ценными признаками.

Ключевые слова: химически индуцированный мутагенез, азид натрия, липиды и жирные кислоты, линолевая кислота, общий белок, солевой стресс, каталазы, пероксидазы, супероксид-анион

Благодарности: работа выполнена в рамках госзадания при поддержке гранта Президента РФ МД-2304.2020.4. Авторы выражают благодарность Л. М. Тарановой, инженеру-исследователю лаборатории экологической биохимии ИЭВБ РАН, за техническую поддержку экспериментальной работы.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Таипова Р.М., Нестеров В.Н., Розенцвет О.А., Кулуев Б.Р. Изменения в содержании белков, липидов и состоянии антиоксидантной системы у мутантных форм амаранта *Amaranthus cruentus* L. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):76-85. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-76-85

© Таипова Р.М., Нестеров В.Н., Розенцвет О.А., Кулуев Б.Р., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-76-85

Changes in the content of proteins and lipids and in the state of the antioxidant system in mutant forms of *Amaranthus cruentus* L.

Ragida M. Taipova[1], Viktor N. Nesterov[2], Olga A. Rozentsvet[2], Bulat R. Kuluev[3]

[1] *Bashkir State University, Ufa, Russia*

[2] *Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, branch of Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Tolyatti, Russia*

[3] *Institute of Biochemistry and Genetics, subdivision of Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia*

Corresponding author: Ragida M. Taipova, Taipova.Ragida@yandex.ru

Background. One of the important indicators of the nutritional value of amaranth is the high content of protein and lipids in seeds. Hence, obtaining and identifying such forms of amaranth through breeding, so that they also possessed resistance to abiotic stressors, is an important task.
Materials and methods. Leaves and seeds of *Amaranthus cruentus* L. and mutants of the second inbred generation obtained by treatment with sodium azide were analyzed. The Bradford assay was used to measure the content of total soluble protein, lipid analysis was performed by thin-layer chromatography, the state of the antioxidant system was assessed according to catalase and peroxidase activities and the rate of superoxide anion formation. Mathematical data were processed using the Statistica 10.0 software.
Results. The highest concentration of total protein in seeds was 13.78 mg/g in one of the mutants obtained after treatment with 3 mM sodium azide. Fifteen fatty acids were found in amaranth seeds, and in four mutants a significant increase in the percentage of omega-6 unsaturated linoleic acid was recorded. An increase in salt tolerance compared to the control was observed in mutants No. 2 and No. 3. Mutant No. 2 under salinization demonstrated higher peroxidase activity and mutant No. 3 higher catalase activity; both mutants showed a reduced rate of superoxide anion formation compared to the control.
Conclusion. Amaranth mutants identified for higher stress resistance, protein content and linoleic acid content can be recommended for further breeding to produce new cultivars of amaranth with economically valuable traits.

Keywords: chemical mutagenesis, sodium azide, lipids and fatty acids, linoleic acid, total protein, salt stress, catalases, peroxidases, superoxide anion

Acknowledgments: this work was performed under State Task and supported by the grant from the President of the Russian Federation MD-2304.2020.4. The authors express their gratitude to L. M. Taranova, research engineer at the Laboratory of Environmental Biochemistry of the Institute of Ecology of the Volga Basin of the RAS, for technical support of the experimental work.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Taipova R.M., Nesterov V.N., Rozentsvet O.A., Kuluev B.R. Changes in the content of proteins, lipids and in the state of the antioxidant system in mutant forms of *Amaranthus cruentus* L. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):76-85. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-76-85

Введение

Амарант *Amaranthus cruentus* L. – это одна из недооцененных и весьма перспективных для России сельскохозяйственных культур. Данное растение используется в качестве корма для крупного рогатого скота, свиней, домашней птицы, а также в производстве косметики, лекарств и продуктов питания благодаря наличию ряда полезных соединений. Так, в листьях и зернах амаранта содержатся вещества, несущие высокую питательную ценность, и в первую очередь это белки, сбалансированные по содержанию незаменимых аминокислот. Также стоит отметить, что листья амаранта богаты рутином, аскорбиновой кислотой, щавелевой кислотой, рибофлавином, а масло семян амаранта содержит ненасыщенные жирные кислоты, токоферол, токотриенол, фитостеролы, сквален, изопреноидные соединения, алифатические спирты, терпеновые спирты, полифенолы, каротиноиды (Vysochina, 2013). Разные сорта и линии амаранта могут существенно отличаться по жирнокислотному составу масла семян, поэтому в процессе селекции этой культуры очень полезно проводить анализ липидов методом тонкослойной хроматографии (Opute, 1978).

Большая часть территории России относится к зоне рискованного земледелия, и при селекции многих культур, в том числе и амаранта, одним из важнейших отбираемых признаков является устойчивость к абиотическим стрессовым факторам. При ухудшении внешних условий наблюдается не только замедление роста культурных растений, но и уменьшение содержания белка и изменение жирнокислотного состава семян, что оказывает негативное влияние на пищевые качества продукции.

Наиболее распространенными абиотическими стрессовыми факторами, ограничивающими продуктивность сельскохозяйственных культур, являются засоление почвы, засуха и низкие температуры, которые вызывают дефицит воды в клетках. В растениях, испытывающих такой абиотический стресс, образуется повышенное количество активных форм кислорода (АФК): супероксида, синглетного кислорода, гидроксильных радикалов, перекиси водорода (H_2O_2) (Hasanuzzaman et al., 2011). АФК обладают высокой реакционной способностью, повреждая белки и нуклеиновые кислоты, изменяют клеточный метаболизм, а также вызывают перекисное окисление липидов мембран. Предотвратить их отрицательное воздействие растениям удается благодаря наличию в них ферментативных и неферментативных систем детоксикации АФК, включающим в себя различные ферменты, в том числе каталазы (КАТ) и пероксидазы (ПО), а также неферментативные соединения, такие как аскорбат, глутатион, каротиноиды и токоферолы (Hasanuzzaman et al., 2011). Регулируемый баланс между образованием и разрушением кислородных радикалов остается необходимым условием для поддержания метаболической активности и функционирования клеток растений. Показано, что метаболические процессы, снижающие окислительный стресс, играют важную роль в способности сохранить жизнедеятельность растений, а значит и урожайность, в стрессовых условиях, в частности при засолении, засухе и гипотермии (Benavides et al., 2000). Таким образом, определение активности ПО и КАТ, а также скорости образования супероксид-аниона (СА) может служить одним из подходов для лабораторной оценки стрессоустойчивости анализируемых растений.

Для создания новых сортов амаранта используется мутационная селекция, позволяющая улучшить сорта путем изменения одной или нескольких характеристик и при этом сохранить основные его первоначальные признаки. На сегодняшний день известными сортами амаранта, полученными методом мутационной селекции, являются ‘Centenario’ в Перу, ‘New Asutake’ в Японии, ‘Стерх’ на Украине, ‘Pribina’ и ‘Zobor’ в Словакии (Gómez-Pando et al., 2009; Das, 2016). В целом индуцированный мутагенез остается широко и успешно используемым методом генетического улучшения качественных и количественных признаков растений. В качестве эффективного средства повышения урожайности и качества культурных растений чаще всего применяется химический мутагенез, в том числе при помощи азида натрия (NaN_3) (Elfeky et al., 2014).

Ранее с использованием азида натрия нами были получены мутантные формы амаранта *A. cruentus*, которые характеризовались улучшенными параметрами роста по сравнению с диким типом (Taipova, Kuluev, 2021). Однако содержание белка, жирнокислотный состав семян, а также стрессоустойчивость этих мутантных линий оставались неисследованными.

Поэтому *целью нашей работы* являлось определение содержания общего белка, жирнокислотного состава, активности КАТ и ПО, скорости образования СА у мутантных форм амаранта *A. cruentus*, полученных путем обработки азидом натрия.

Материалы и методы

В работе были использованы семена растений амаранта *A. cruentus* сорта ‘Багряный’ («Агросервер», Россия) второго мутантного поколения (M_2), полученные нами ранее в ходе экспериментов по индуцированному мутагенезу азидом натрия (Taipova, Kuluev, 2021). Так, были получены мутанты № 1 – № 7, после обработки 0,1 мМ, 0,5 мМ, 1 мМ, 2 мМ, 3 мМ, 4 мМ, 5 мМ азидом натрия соответственно. Для определения антиоксидантного статуса мутантных форм амаранта семена проращивали в вегетационных сосудах объемом 500 мл с универсальным грунтом “Terra vita” в лабораторных условиях при интенсивности света 350 мкмоль/м^2 с, температуре +25°С, длине дня 16 часов. Полив осуществляли каждые 2 дня дистиллированной водой (50 мл) в течение одного месяца. Солевой стресс создавали путем двухнедельного полива растений 2-процентным раствором NaCl 2 раза в неделю (итого 4 раза). Состояние антиоксидантной системы исследовали на листьях мутантов № 2 и № 3 в сравнении с контролем (необработанная мутагеном линия).

Определение содержания общего растворимого белка

Содержание общего растворимого белка определяли по методу Bradford (1976). Экстрагирующий раствор состоял из 50 мМ Na-фосфатного буфера (pH 7,0), 0,1 мМ ЭДТА, 0,1% Тритона X-100, 10 мМ меркаптоэтанола.

Анализ липидов и жирных кислот

Липиды экстрагировали смесью хлороформа и метанола (1 : 2) с одновременным механическим разрушением тканей (Kates, 1975). Разделение липидов осуществляли методом тонкослойной хроматографии. Количество мембранных фосфолипидов (ФЛ) и запасных нейтральных липидов (НЛ) определяли денситометрическим методом, используя программу «Денскан-04» («Ленхром», Россия). Хроматограммы анализировали в режиме параболической аппроксимации по градуировочным зависимостям, используя фосфатидилхолины (ФХ), спирты и стерины (СТ) в качестве стандартов.

Метанолиз жирных кислот (ЖК) осуществляли кипячением в 5-процентном растворе HCl в метаноле. Полученные эфиры анализировали на хроматографе «Кристалл 5000.1» («Хроматэк», Россия) в изотермическом режиме с использованием капиллярной колонки длиной 105 м и диаметром 0,25 мм RESTEK (США). Температура колонки – 180°C, испарителя и детектора – 260°C, скорость тока газа-носителя (гелий) – 2 мл/мин.

Определение активности каталаз

КАТ экстрагировали в смеси Серенсена (50 мМ pH = 7.0) с добавлением тритона X-100 (0,1%) и ЭДТА (0,1 мМ) (Panchuck et al., 2002). Реакционная смесь включала 100 мкл супернатанта и 2 мл 0,15-процентного раствора H_2O_2. Реакцию останавливали через 10 мин путем добавления 1 мл 4-процентного раствора молибдата аммония (Levitana et al., 1978). Измерения проводили при 410 нм. Активность КАТ вычисляли относительно оптической плотности холостой пробы.

Определение активности пероксидаз

Активность ПО определяли по способности полимеризации гваякола до тетрагваякола, которая сопровождается увеличением оптической плотности реакционной смеси. Пероксидазы экстрагировали так же, как и каталазы. Измерение проводили в фосфатном буфере, содержащем 11 мМ H_2O_2 и 9 мМ гваякола при 436 нм через каждые 20 секунд после запуска реакции (Ermakov et al., 1987).

Определение скорости образования супероксид-аниона

Скорость образования СА определяли акцепторным методом, основанным на определении окрашенного продукта окисления адреналина – аденохрома (Minibayeva et al., 2001). Навеску свежих листьев (100 мг) помещали в 10 мл 0,1-процентного раствора тритона X-100 (Panchuck et al., 2002). Доливали раствор адреналина (11 мМ адреналина и 30 мкМ HCl, pH = 7,0) до конечной концентрации адреналина 1 мМ. После 60 минут реакцию останавливали добавлением 150 мкл 0,5 М HCl и измеряли оптическую плотность при 490 нм относительно 1 мМ раствора адреналина-гидрохлорида.

Статистический анализ

Анализ каждого компонента проводили трижды в каждой параллельной пробе. На рисунках и таблицах результаты представлены в виде средних значений параметра и их стандартных ошибок. Расчеты выполняли, используя программы Statistica 10.0, Microsoft Excel 2003. Достоверность различий во всех экспериментах оценивали при помощи *U*-критерия Манна – Уитни.

Результаты

У всех проанализированных мутантов был выявлен достоверно более высокий уровень содержания белка в семенах, чем в контроле (рис. 1). К примеру, у мутанта № 5 было зафиксировано наибольшее количество белка, в среднем 13,78 мг/г, в то время как для контрольного варианта этот показатель составил в среднем 9,04 мг/г (см. рис. 1).

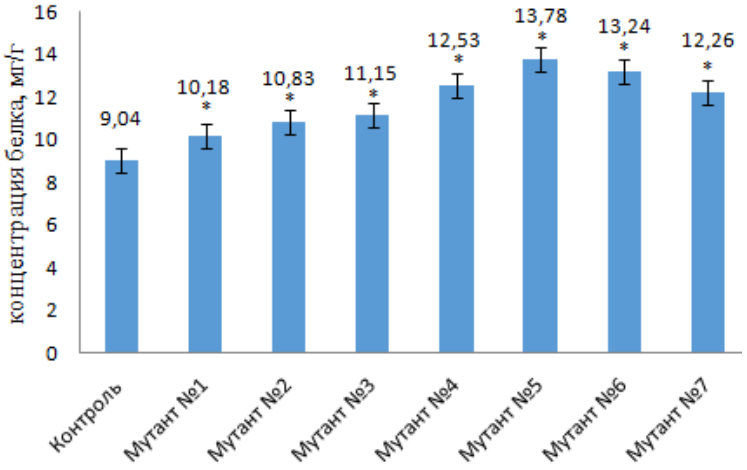


Рис. 1. Концентрация общего белка у мутантов *Amaranthus cruentus* L.
(ось X – мутанты амаранта; ось Y – концентрация белка, мг/г семян)

Fig. 1 Concentration of total protein in the mutants of *Amaranthus cruentus* L.
(the X-axis shows amaranth mutants; the Y-axis shows total protein concentrations in seeds, mg/g)

По результатам исследований нейтральных липидов (НЛ) семена амаранта преимущественно состоят из триацилглицеролов и жирных кислот, остальная часть НЛ представлена стеринами и их эфирами. Наибольшее накопление НЛ (40,8 мг/г) было выявлено у мутанта № 1. Для данного мутанта было характерно также максимальное содержание триацилглицеролов в сравнении с остальными мутантами *A. cruentus* (табл. 1). Достоверно повышенное по сравнению с контролем содержание НЛ, триацилглицеролов и эфиров было характерно для мутантов № 1, № 3, № 4 и № 7.

В составе ЖК семян амаранта нами было идентифицировано 15 компонентов, среди которых преобладали линолевая (18:2), олеиновая (18:1), пальмитиновая (16:0) и стеариновая (18:0) кислоты. Действие всех испытанных концентраций азида натрия в конечном счете приводило к увеличению содержания линолевой кислоты у мутантов по сравнению с контролем. Максимальные значения содержания линолевой кислоты выявлены у четырех мутантов амаранта: № 1, № 4, № 6 и № 7, полученных обработкой 0,1 мМ, 2 мМ, 4 мМ и 5 мМ раствором азида натрия соответственно, и составили 50% от суммы всех ЖК. При этом увеличивалось относительное содержание пальмитиновой кислоты от 17,8% в контроле до 19,9% в опытных вариантах. Кроме того, у мутантов наблюдали достоверное снижение содержания олеиновой и стеариновой кислот (табл. 2).

Таблица 1. **Общее содержание нейтральных липидов в семенах мутантов амаранта (*Amaranthus cruentus* L.), мг/г**

Table 1. **Total content of neutral lipids in the seeds of amaranth (*Amaranthus cruentus* L.) mutants, mg/g**

Образец / Sample	Контроль / Control	Мутант № 1 / Mutant No. 1	Мутант № 2 / Mutant No. 2	Мутант № 3 / Mutant No. 3	Мутант № 4 / Mutant No. 4	Мутант № 5 / Mutant No. 5	Мутант № 6 / Mutant No. 6	Мутант № 7 / Mutant No. 7
Сумма НЛ, мг липидов/ г семян	29,4 ± 0,2	40,8 ± 0,1	28,0 ± 0,2	33,6 ± 0,1	36,2 ± 0,2	26,6 ± 0,1	27,7 ± 0,1	34,7 ± 0,1
Триацилглицеролы	25,7 ± 0,1	36,1 ± 0,1	24,2 ± 0,1	29,1 ± 0,1	30,9 ± 0,1	23,4 ± 0,1	23,7 ± 0,1	30,6 ± 0,1
Эфиры	1,6 ± 0,1	2,3 ± 0,2	1,7 ± 0,1	2,2 ± 0,1	2,4 ± 0,2	1,4 ± 0,1	1,6 ± 0,1	2,1 ± 0,1
Стерины	0,2 ± 0,1	0,3 ± 0,2	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,2	0,5 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1

Примечание: критерий достоверности – $p < 0.01$. Здесь и далее результаты представлены в виде M ± SEM

Note: the criterion for statistical significance is $p < 0.01$. Here and further the results are presented in the form of M ± SEM

Таблица 2. **Состав и содержание жирных кислот в семенах мутантных форм амаранта (*Amaranthus cruentus* L.) (% от суммы)**

Table 2. **Composition and content of fatty acids in the seeds of amaranth (*Amaranthus cruentus* L.) mutants (% of the total)**

Состав жирных кислот / Composition of fatty acids	Контроль / Control	Мутант № 1 / Mutant No. 1	Мутант № 2 Mutant No. 2	Мутант № 3 Mutant No. 3	Мутант № 4 Mutant No. 4	Мутант № 5 Mutant No. 5	Мутант № 6 Mutant No. 6	Мутант № 7 Mutant No. 7
Насыщенные:								
Миристиновая	0,3 ± 0,2	0	0	0,2±0,1	0,2±0,3	0,2±0,1	0,2±0,3	0
Пентадекановая	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,1
Пальмитиновая	**17,8 ± 0,5**	**19,4 ± 0,5**	**19,7 ± 0,6**	**19,7 ± 0,5**	**19,7 ± 0,2**	**19,6 ± 0,7**	**19,6 ± 0,6**	**19,9 ± 0,8**
Маргариновая	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,1.±.0,1	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,1
Стеариновая	**5,1 ± 0,3**	**4,2 ± 0,3**	**4,3.±.0,2**	**3,8 ± 0,2**	**3,9 ± 0,4**	**4,1 ± 0,1**	**4,1 ± 0,3**	**4,2 ± 0,2**
Арахиновая	0,9 ± 0,1	0,9 ± 0,2	1,0 ± 0,1	0,8 ± 0,3	0,9 ± 0,3	0,8± 0,2	0,9 ± 0,3	0,9 ± 0,1
Бегеновая	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,2	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,2	0,3 ± 0,3	0,3 ± 0,1	0,3 ± 0,1
Лигноцериновая	0,3 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,2	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,3	0,2 ± 0,3
Мононенасыщенные:								
Пальмитолеиновая	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,2	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3
Гептадеценовая	0,9 ± 0,1	1,0 ± 0,3	1,1 ± 0,2	1,1 ± 0,2	1,2 ± 0,2	1,1 ± 0,3	1,2 ± 0,1	1,2 ± 0,2
Олеиновая	**32,5 ± 2,2**	**22,3 ± 0,3**	**23,2 ± 0,1**	**23,3 ± 0,2**	**21,9 ± 0,3**	**24,4 ± 0,1**	**21,8 ± 0,2**	**21,6 ± 0,1**
Эйкозеновая	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,2	0,2 ± 0,1	0,1 ± 0,3	0,1 ± 0,3	0	0,1 ± 0,1	0,1 ± 0,1
Полиненасыщенные:								
Линолевая	**40,4 ± 1,5**	**50,0 ± 0,9**	**48,5 ± 0,6**	**49,0 ± 1,1**	**50,0 ± 1,3**	**47,9 ± 1,2**	**50,0 ± 1,6**	**50,0 ± 1,6**
Линоленовая	0,6 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,7 ± 0,2	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,1	0,7 ± 0,2	0,8 ± 0,1	0,8 ± 0,1
Гексадекадиеновая	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,2	0,4 ± 0,3	0,3 ± 0,2	0,4 ± 0,1	0,3 ± 0,1	0,4 ± 0,1	0,4 ± 0,1

Примечание: критерий достоверности – $p < 0.01$

Note: the criterion for statistical significance is $p < 0.01$

В предыдущей работе, связанной с индуцированным мутагенезом, исходя из результатов морфометрического анализа, нами была определена оптимальная концентрация азида натрия для обработки семян амаранта *A. cruentus*; она лежит в диапазоне 0,5–1,0 мМ (Taipova, Kuluev, 2021). Поэтому дальнейшие работы вели с мутантами амаранта, полученными путем обработки 0,5–1,0 мМ азида натрия (мутанты № 2 и № 3).

Содержание ФЛ во всех проанализированных мутантах составило от 8,3 до 10,1 мг липидов/г семян. Фракционный состав ФЛ зерен амаранта содержал следующие компоненты: фосфатидилхолины до 5,0, фосфатидилэтаноламины до 2,5, фосфатидилинозиты до 2,4 мг/г. Достоверное увеличение по сравнению с контролем было выявлено по содержанию ФЛ и фосфатидилэтаноламина для мутанта № 3. Контроль и мутант № 2 достоверно не отличались по большинству компонентов ФЛ (табл. 3).

Таблица 3. Содержание фосфолипидов в семенах амаранта (*Amaranthus cruentus* L.), мг/г
Table 3. Content of phospholipids in the seeds of amaranth (*Amaranthus cruentus* L.), mg/g

Образец / Sample	Контроль / Control	Мутант № 2 / Mutant No. 2	Мутант № 3 / Mutant No. 3
Сумма ФЛ, мг липидов/г семян	8,3 ± 0,8	9±0,1	10,1±0,2
Фосфатидилхолин	4,1 ± 0,4	4,4 ± 0,2	5,0 ± 0,3
Фосфатидилэтаноламин	1,6 ± 0,2	2,2 ± 0,1	2,5 ± 0,1
Фосфатидилинозитол	2,6 ± 0,2	2,2 ± 0,1	2,4 ± 0,2
Фосфатидилглицерол	0	0,2 ± 0,1	0,2 ± 0,1

Примечание: критерий достоверности – $p < 0.01$

Note: the criterion for statistical significance is $p < 0.01$

Интересно отметить, что лишь у мутантов был обнаружен фосфатидилглицерол, тогда как у контроля он не выявлялся.

Путем обработки проростков 2-процентным раствором NaCl растения мутантов № 1 и № 2 были проверены на устойчивость к солевому стрессу. У обоих мутантов показатель активности КАТ был достоверно выше по сравнению с контролем как при нормальных условиях, так и при засолении (рис. 2, а). То же самое было выявлено при определении активности ПО (рис. 2, б). Причем у мутанта № 2 данный показатель был наиболее высоким. Исходя из этих данных, можно полагать, что он обладает более высокой способностью к быстрому разложению H_2O_2 и соответственно большей стрессоустойчивостью. При воздействии соли у мутантных растений наблюдалась низкая скорость образования СА по сравнению с контролем, что является еще одним подтверждением их большей устойчивости к солевому стрессу (рис. 2, в).

Таким образом, солевой стресс приводил к увеличению активности КАТ и ПО у контрольной линии амаранта (см. рис. 2, а, б), а у мутантов активность антиоксидантных ферментов была изначально высокой и при засолении достоверно не увеличивалась. Все это, плюс низкая скорость образования СА у мутантов при засолении, вероятнее всего, отражает их более высокую стрессоустойчивость.

Обсуждение результатов

Важной целью применения методов индуцированного мутагенеза в экспериментально-исследовательских работах с культурными растениями является повышение количества и качества урожая зерна. При оценке питательных качеств семян амаранта большое значение уделяется содержанию белка. Помимо этого, важным параметром является содержание и состав ЖК в нейтральных и полярных липидах (Los, 2014). Показано, что зерно амаранта на 61,3–76,5% состоит из углеводов, представленных в основном крахмалом, 13,1–21,5% приходится на сырой белок, 5,6–10,9% – на сырой жир, 2,7–5% – на сырую клетчатку и 2,5–4,4% – на золу (Mlakar et al., 2009). Однако не вызывает сомнения, что селекционными методами могут быть получены сорта амаранта, существенно отличающиеся по составу основных питательных компонентов. Получение ценного селекционного растительного материала амаранта с последующим отбором по желаемым признакам с помощью методов мутагенеза проводились и ранее, например M. Kečkešová et al. (2012). Так, им удалось путем воздействия гамма-излучения создать мутантные формы *A. hypochondriacus* и *A. cruentus*, содержащие на 2% больше белка по сравнению с необработанными линиями. Влияние гамма-излучения на качество семян сортов амаранта описал также E. V. Gudym (2018), при этом он отметил положительное и отрицательное влияние доз гамма-излучения на содержание белка в семенах мутантных форм амаранта. На основе исследований белка в семенах мутантных растений *A. cruentus* нами было установлено, что обработка азидом натрия способствует увеличению его концентрации на 52% у одной из мутантных форм, что существенно превышает описанные в литературе результаты. Поэтому мутант № 5 может быть использован в дальнейшей селекции для получения новых высокобелковых сортов амаранта. Особый интерес представляет вопрос о сохранении таких высоких показателей содержания белка в последующих поколениях, ответ на который мы планируем получить в ходе наших дальнейших исследований. Мутагенез может стать эффективным подходом не только для изменения содержания белка, но и липидного и ЖК состава семян многих культурных растений (Rücker, Röbbelen, 1997). Основным компонентом липидной

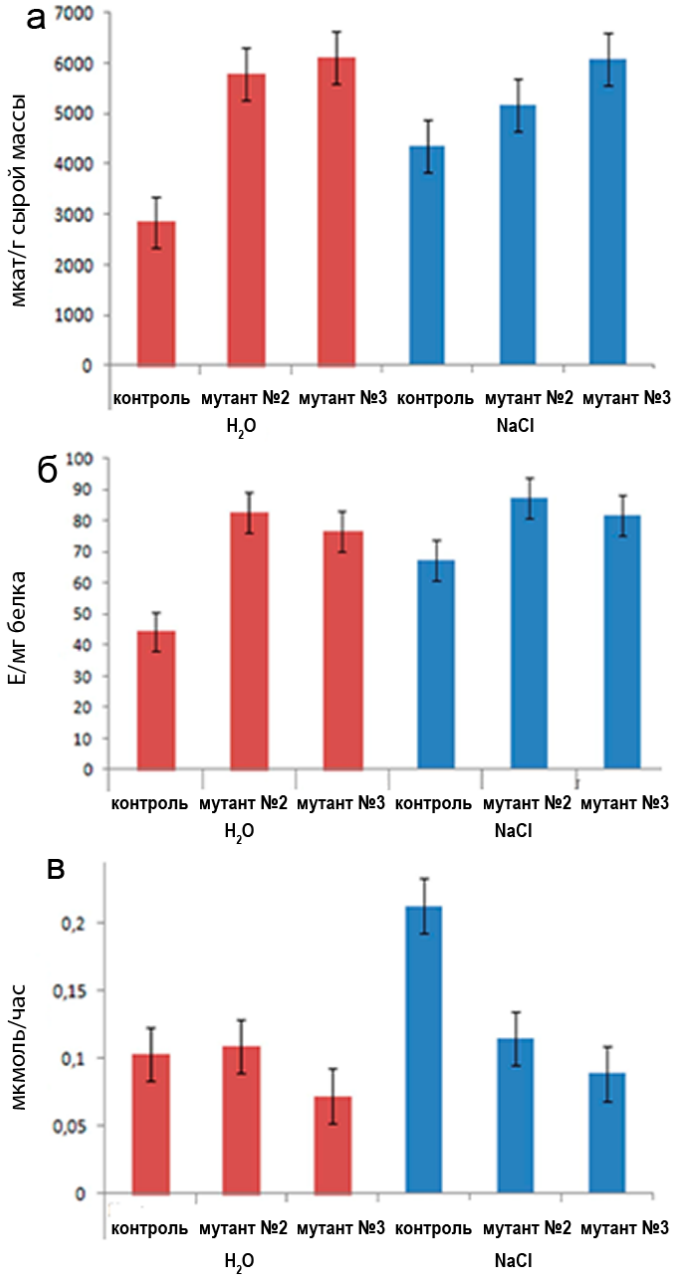


Рис. 2. Активность каталаз, пероксидаз и скорость образования супероксид-аниона в листьях мутантных форм амаранта (*Amaranthus cruentus* L.) при действии солевого стресса: а – активность каталаз; **б –** активность пероксидаз; **в –** скорость образования супероксид-аниона

Fig. 2 Catalase and peroxidase activity, and rate of superoxide anion formation in the leaves of amaranth (*Amaranthus cruentus* L.) mutant forms in response to salt stress: а – catalase activity; **б –** peroxidase activity; **в –** rate of superoxide anion formation

фракции масла семян амаранта являются триацилглицерины (около 80%), что представляет собой основное депо ЖК, остальная часть приходится на второстепенные соединения, такие как сквален, стерины, токоферолы, каротиноиды, фосфолипиды. Содержание ФЛ, включающих в себя фосфатидилхолин, фосфатидилэтаноламин и фосфатидилинозит, в масле семян амаранта находится в диапазоне 9,1–10,2% от общего количества липидов (Gamel et al., 2007). Фосфолипиды играют в клетках множество ролей: помимо создания барьеров проницаемости, они служат субстратом или составной частью мембраносвязанных ферментов, участвуют в синтезе макромолекул, действуют как молекулярные сигналы, влияющие на метаболические события и др. (Becker et al., 1981). В семенах мембранные ФЛ и НЛ являются источником ЖК. Именно НЛ, в особенности триацилглицерины, являются энергетическим и строительным резервом живых клеток. Поэтому важно в семенах анализируемых растений определять также содержание фосфолипидов и их отдельных компонентов.

У мутантов амаранта нами было зафиксировано увеличение содержания НЛ на 38% и линолевой кислоты на 23% по сравнению с контролем. Модификация биосинтеза ЖК позволяет получить масла с заданными физичес-

кими свойствами и пищевой ценностью. Полиненасыщенные жирные кислоты (ПНЖК) амаранта являются перспективным функциональным компонентом в пищевой промышленности. Увеличение содержания линоленовой кислоты в семенах будет способствовать повышению полезных свойств амарантового масла и его использованию в пищевых и медицинских целях. Поэтому все проанализированные мутанты амаранта могут быть использованы в селекции сортов с повышенным содержанием линоленовой кислоты в семенах.

Полученные нами данные показывают также, что мутанты амаранта могут обладать повышенной устойчивостью к абиотическим факторам среды. На примере солевого стресса у отдельных мутантов выявлена модуляция ферментов антиоксидантной защиты. Засоление – один из актуальных абиотических стрессовых факторов, снижающих рост и продуктивность растений, в том числе за счет индукции окислительного стресса (Evgrashkina et al., 2020). Окислительный стресс характеризуется избыточным образованием АФК, которые ответственны за окислительное повреждение клеток (Foyer, Noctor, 2003). Из-за дисбаланса в образовании и разрушении АФК, в особенности таких, как супероксид-анион и перекись водорода, при солевом стрессе наблюдается увеличение их концентрации (Asada, 1994). Супероксидный радикал не может проникать через биологические мембраны и расщепляется до H_2O_2 супероксиддисмутазой (Aydin et al., 2013). Различные экологические стрессы индуцируют накопление H_2O_2, уровень которого ферментативно регулируется рядом КАТ и ПО, локализованных практически во всех компартментах растительной клетки (Blokhina et al., 2003).

Обнаруженная нами повышенная активность КАТ у мутантов служит адаптивным механизмом для снижения содержания H_2O_2 и обеспечивает защиту от окислительного повреждения клеток (Agarwal, Pandey, 2004). К примеру, у *Phaseolus vulgaris* L. повышенная активность КАТ была ассоциирована с эффективностью разложения H_2O_2 и толерантностью к соли (Nagesh, Devaraj, 2008). Увеличение активности ПО и изменение скорости образования СА также служит подтверждением солеустойчивости мутантов № 2 и № 3 амаранта и согласуется с данными, полученными для солеустойчивых видов томатов (Коса et al., 2006), риса (Dionisio-Sese, Tobita, 1998) и многих других культур. Более того, полученные нами данные говорят о возможных генетических механизмах повышенной стрессоустойчивости мутантных растений амаранта через модуляцию активности ферментов антиоксидантной системы.

Заключение

Мутантные формы амаранта поколения M_2, полученные при помощи азида натрия, характеризовались увеличением содержания белка и изменениями в составе липидов в семенах. Установлено максимальное увеличение содержания белка в семенах мутантного амаранта на 52%, а линоленовой кислоты на 25% по сравнению с контролем. При этом мутантные растения характеризовались повышенной активностью КАТ и ПО, а также уменьшением скорости образования СА, что может говорить об их большей стрессоустойчивости по сравнению с контрольной линией. Полученные нами мутантные формы амаранта являются перспективными для дальнейшей селекции с целью выведения новых сортов этой культуры с заданными хозяйственно ценными признаками.

References / Литература

Agarwal S., Pandey V. Antioxidant enzyme response to NaCl stress in *Cassia angustifolia*. *Biologia Plantarum*. 2004;48(4):555-560. DOI: 10.1023/B:BIOP.0000047152.07878.e7

Asada K. Production and action of active oxygen species in photosynthetic tissues. *Causes of Photoxidative Stress and Amelioration of Defense Systems in Plants*. New York, NY: CRC Press; 1994. p.78.

Aydin S.S., Büyük I., Aras S. Relationships among lipid peroxidation, SOD enzyme activity, and SOD gene expression profile in *Lycopersicum esculentum* L. exposed to cold stress. *Genetics and Molecular Research*. 2013;12(3):3220-3229. DOI: 10.4238/2013.august.29.6

Becker R., Wheeler E.L., Lorenz K., Stafford A.E., Grosjean O.K., Betschart A.A. et al. A composition study of amaranth grain. *Journal of Food Science*. 1981;46(4):1175-1180. DOI: 10.1111/j.1365-2621.1981.tb03018.x

Benavides M.P., Marconi P.L., Gallego S.M., Comba M.E., Tomaro M.L. Relationship between antioxidant defense system and salt tolerance in *Solanum tuberosum*. *Australian Journal of Plant Physiology*. 2000;27(3):273-278. DOI: 10.1071/PP99138

Blokhina O., Virolainen-Arne E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*. 2003;91(2):179-194. DOI: 10.1093/aob/mcf118

Bradford M.M. A rapid and sensitive methods for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein–dye binding. *Analytical Biochemistry*. 1976;72:248-254. DOI: 10.1006/abio.1976.9999

Das S. Amaranthus: a promising crop of future. Singapore: Springer; 2016. DOI: 10.1007/978-981-10-1469-7

Dionisio-Sese M.L., Tobita S. Antioxidant responses of rice seedlings to salinity stress. *Plant Science*. 1998;135(1):1-9. DOI: 10.1016/S0168-9452(98)00025-9

Elfeky S., Abo-Hamad S., Saad-Allah K.M. Physiological impact of sodium azide on *Helianthus annuus* seedlings. *International Journal of Agronomy and Agricultural Research*. 2014;4(5):102-109.

Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P., Peruanskiy Yu.V., Lukovnikova G.A., Ikonnikova M.I. Methods of biochemical research in plants (Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy). A.I. Ermakov (ed.). 3rd ed. Leningrad: Agropromizdat; 1987. [in Russian] (Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.И. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. 3-е изд. Ленинград: Агропромиздат; 1987).

Evgrashkina T.N., Ivanishchev V.V., Boykova O.I., Zhukov N.N. Induction of oxidative stress with carbonate salinization in triticale seedlings. *Russian Agricultural Sciences*. 2020;(1):11-14. [in Russian] (Евграшкина Т.Н., Иванищев В.В., Бойкова О.И., Жуков Н.Н. Индукция окислительного стресса карбонатным засолением в проростках тритикале. *Российская сельскохозяйственная наука*. 2020;(1):11-14). DOI: 10.31857/S2500-2627-2020-1-11-14

Foyer C.H., Noctor G. Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physiologia Plantarum*. 2003;119(3):355–364. DOI: 10.1034/j.1399-3054.2003.00223.x

Gamel T.H., Mesallam A.S., Damir A.A., Shekib L.A., Linssen J.P. Characterization of amaranth seed oils. *Journal of Food Lipids*. 2007;14(3):323-334. DOI: 10.1111/j.1745-

4522.2007.00089.x

Gómez-Pando L., Eguiluz A., Jimenez J., Falconí J., Heros Aguilar E. Barley (*Hordeum vulgare*) and Kiwicha *(Amaranthus caudatus*) improvement by mutation induction in Peru. In: Q.Y. Shu (ed.). *Induced Plant Mutations in the Genomics Era*. Rome: FAO; 2009. p.330-332.

Gudym E.V. Description of mutant amaranth forms according to grain quality (Kharakteristika mutantnykh form amaranta po kachestvu zerna). *Bulletin of the Belarussian State Agricultural Academy*. 2018;(1):113-117. [in Russian] (Гудым Е.В. Характеристика мутантных форм амаранта по качеству зерна. *Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии*. 2018;(1):113-117).

Hasanuzzaman M., Hossain M.A., Teixeira da Silva J.A., Fujita M. Plant response and tolerance to abiotic oxidative stress: Antioxidant defense is a key factor. In: B. Venkateswarlu, A.K. Shanker, C. Shanker, M. Maheswari (eds). *Crop Stress and Its Management: Perspectives and Strategies*. Dordrecht: Springer; 2011; 261-315. DOI:10.1007/978-94-007-2220-0_8

Kates M. Techniques of lipidology: Isolation, analysis, and identification of lipids. Transl. from Eng. by V. Vaver. Moscow: MIR; 1975. [in Russian] (Кейтс М. Техника липидологии. Выделение, анализ и идентификация липидов / пер. с англ. В. Вавера. Москва: МИР; 1975).

Kečkešová M., Gálová Z., Hricová A. Changes in protein profile in amaranth mutant line. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*. 2012;1:1129-1135.

Koca H., Ozdemir F., Turkan I. Effect of salt stress on lipid peroxidation and superoxide dismutase and peroxidase activities of *Lycopersicon esculentum* and *L. pennellii*. *Biologia Plantarum*. 2006;50(4):745-748. DOI: 10.1007/s10535-006-0121-2

Levitana T.P., Lipskaya A.A., Dmitrieva E.Yu. Methods for biochemical analysis of plants (Metody biokhimicheskogo analiza rasteniy). Leningrad: Leningrad State University; 1978. [in Russian] (Левитана Т.П., Липская А.А., Дмитриева Е.Ю. Методы биохимического анализа растений. Ленинград: ЛГУ; 1978).

Los D.A. Fatty acid desaturases. Moscow: Scientific World; 2014. [in Russian] (Лось Д.А. Десатуразы жирных кислот. Москва: Научный мир; 2014).

Minibayeva F.V., Gordon L.K., Kolesnikov O.P., Chasov A.V. Role of extracellular peroxidase in the superoxide production by wheat root cells. *Protoplasma*. 2001;217(1-3):125-128. DOI: 10.1007/BF01289421

Mlakar S.G., Turinek M., Jakop M., Bavec M., Bavec F. Nutrition value and use of grain amaranth: potential future application in bread making. *Agricultura*. 2009;6(2):43-53.

Nagesh Babu R, Devaraj V.R. High temperature and salt stress response in French bean (*Phaseolus vulgaris*). *Australian Journal of Crop Science*. 2008;2(2):40-48.

Opute F.I. Seed lipids of the grain amaranths. *Journal of Experimental Botany*. 1978;30(3):601-606. DOI: 10.1093/jxb/30.3.601

Panchuck I.I., Volkov R.A., Schöff F. Heat stress- and heat shock transcription factor-dependent expression and activity of ascorbate peroxidase in *Arabidopsis*. *Plant Physiology.* 2002;129(2):838-853. DOI: org/10.1104/pp.001362

Rücker B., Röbbelen G. Mutants of *Brassica napus* with altered seed lipid fatty acid composition. In: J.P. Williams, M.U. Khan, N.W. Lem (eds). *Physiology, Biochemistry and Molecular Biology of Plant Lipids*. Dordrecht: Springer; 1997. p.316-318. DOI: 10.1007/978-94-017

Taipova R.M., Kuluev B.R. Determination of the optimal concentration of mutagen sodium azide for *Amaranthus cruentus* L. seed treatment. *Vestnik of Voronezh State Agrarian University. Series: Chemistry, Biology, Pharmacy*. 2021;(3):34-41. [in Russian] (Таипова Р.М., Кулуев Б.Р. Определение оптимальной концентрации мутагена азида натрия для обработки семян *Amaranthus cruentus* L. *Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия, биология, фармация*. 2021;(3):34-41).

Vysochina G.I. Amaranth *(Amaranthus* L.): chemical composition and prospects of using (review). *Chemistry of Plant Raw Materials.* 2013;(2):5-14. [in Russian] (Высочина Г.И. Амарант (*Amaranthus* L.): химический состав и перспективы использования (обзор). *Химия растительного сырья*. 2013;(2):5-14).

Информация об авторах

Рагида Мухтаровна Таипова, аспирант кафедры биохимии и биотехнологии биологического факультета, Башкирский государственный университет, 450076 Россия, Уфа, ул. Заки Валиди, 32, Taipova.Ragida@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-0385-4867

Виктор Николаевич Нестеров, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, 445003 Россия, Тольятти, ул. Комзина, 10, nesvik1@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3590-7097

Ольга Анатольевна Розенцвет, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, 445003 Россия, Тольятти, ул. Комзина, 10, olgarozen55@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-6312-3620

Булат Разяпович Кулуев, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Институт биохимии и генетики – обособленное структурное подразделение Федерального государственного бюджетного научного учреждения Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, 450054 Россия, Уфа, пр. Октября, 71, kuluev@bk.ru, https://orcid.org/0000-0002-1564-164X

Information about the authors

Ragida M. Taipova, postgraduate student, Department of Biochemistry and Biotechnology, Faculty of Biology, Bashkir State University, 32 Zaki Validi St., Ufa 450074, Russia, Taipova.Ragida@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-0385-4867

Viktor N. Nesterov, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, branch of Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, 10 Komzina St., Tolyatti, 445003, Russia, nesvik1@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3590-7097

Olga A. Rozentsvet, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Institute of Ecology of the Volga Basin of the Russian Academy of Sciences, branch of Samara Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, 10 Komzina St., Tolyatti 445003, Russia, olgarozen55@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-6312-3620

Bulat R. Kuluev, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Institute of Biochemistry and Genetics, subdivision of Ufa Federal Research Centre of the Russian Academy of Sciences, 71 Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russia, kuluev@bk.ru, https://orcid.org/0000-0002-1564-164X

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 20.09.2021; одобрена после рецензирования 16.12.2021; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 20.09.2021; approved after reviewing on 16.12.2021; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 581.1:577.29
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-86-94

CC BY

Влияние солевого стресса на растения *Nicotiana tabacum* L. дикого типа и трансформированных геном холиноксидазы (*cod*A)

И. Г. Широких[1, 2], С. Ю. Огородникова[2], Я. И. Назарова[1], О. Н. Шуплецова[1]

[1] *Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, Киров, Россия*

[2] *Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, Сыктывкар, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Ирина Геннадьевна Широких, irgenal@mail.ru

Актуальность. Засоление почв является одним из факторов, ограничивающих рост и продуктивность растений. Площади засоленных территорий ежегодно увеличиваются, поэтому актуально исследование механизмов устойчивости растений к солевому стрессу.
Материал и методы. Для повышения устойчивости к засолению почвы в геном табака (*Nicotiana tabacum* L.) был введен бактериальный ген холиноксидазы *cod*A из *Arthrobacter globiformis* (Conn) Conn & Dimmick. Растения дикого типа (сорт 'Самсун') и трансгенной линии Cod 38 выращивали в условиях солевого стресса, вызванного хлоридом натрия в концентрации 150 мМ. О солеустойчивости сравниваемых генотипов судили по ростовым показателям и способности сохранять пул фотосинтетических пигментов. Для оценки чувствительности растений к солевому стрессу проведены биохимические тесты, отражающие интенсивность перекисных процессов и активность антиоксидантных ферментов.
Результаты. У трансформантов на фоне солевого стресса показатели выживаемости и биометрические характеристики были существенно выше, чем у растений дикого типа, что, очевидно, обеспечивалось экспрессией гетерологичной вставки и функционированием глицинбетаина. Особенностями подвергнутых солевому стрессу трансгенных растений также являлись способность к эффективному поддержанию уровня фотосинтетических пигментов и уменьшенное содержание в листьях малонового диальдегида, что свидетельствует о низкой интенсивности перекисного окисления липидов при засолении и может объясняться функционированием эндогенного глицинбетаина, как соединения с полифункциональным действием.
Заключение. Показано, что трансформация растений бактериальным геном холиноксидазы с последующим накоплением белкового продукта гена *cod*A – глицинбетаина, даже в минимальном количестве, сопровождалась положительными эффектами на растения табака в условиях солевого стресса.

Ключевые слова: трансгенный табак, глицинбетаин, перекисное окисление липидов, антиоксидантные ферменты, пластидные пигменты

Благодарности: работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 19-016-00207_а «Влияние измененного окислительного и осмотического статуса клеток на морфологические особенности надземной и подземной части растений и на преобразование микробиоты, ассоциированной с корневой системой».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Широких И.Г., Огородникова С.Ю., Назарова Я.И., Шуплецова О.Н. Влияние солевого стресса на растения *Nicotiana tabacum* L. дикого типа и трансформированных геном холиноксидазы (*cod*A). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):86-94. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-86-94

© Широких И.Г., Огородникова С.Ю., Назарова Я.И., Шуплецова О.Н., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-86-94

Effect of salt stress on plants of wild-type *Nicotiana tabacum* L. and transformants with a choline oxidase (*cod*A) gene

Irina G. Shirokikh[1], [2], Svetlana Yu. Ogorodnikova[2], Yana I. Nazarova[1], Olga N. Shupletsova[1]

[1] *Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, Kirov, Russia*

[2] *Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the RAS, Syktyvkar, Komi, Russia*

Corresponding author: Irina G. Shirokikh, irgenal@mail.ru

Background. Soil salinity is one of the limiting factors for plant growth and productivity. The areas of saline lands increase annually, so it is important to study the mechanisms of plant resistance to salt stress.
Material and methods. We studied the effect of salt stress on tobacco plants (*Nicotiana tabacum* L.) of the wild type ('Samsun') and the transgenic line Cod 38 obtained by introducing the *cod*A gene, encoding bacterial choline oxidase, from *Arthrobacter globiformis*. Salt tolerance of the compared genotypes was assessed according to the growth indicators and the ability to preserve the pool of photosynthetic pigments under model salt stress conditions (150 mM NaCl). The sensitivity of plants to salt stress was analyzed using biochemical tests that reflected the intensity of peroxidation processes and the activity of antioxidant enzymes (superoxide dismutase, and peroxidase).
Results. The survival rates and biometric characteristics of transformants under salt stress were significantly higher than in wild-type plants. Under the impact of salt stress, the content of chlorophylls and carotenoids in the leaves of 'Samsun' plants decreased 1.5 and 1.3 times, respectively. Contrastingly, transformants under the same conditions showed a tendency to increase the pool of plastid pigments. A peculiarity of transgenic plants was also the reduced malondialdehyde content in their leaves, which indicates a low intensity of lipid peroxidation during salinization and can be explained by the functioning of endogenous glycine betaine as a compound with a multifunctional effect.
Conclusions. It was shown that the transformation of plants with the bacterial gene of choline oxidase, followed by the accumulation of the protein product of the *cod*A gene – glycine betaine, even in a minimal amount, was accompanied by positive effects on tobacco plants under salt stress conditions.

Keywords: transgenic tobacco, glycine betaine, lipid peroxidation, antioxidant enzymes, plastid pigments

Acknowledgements: the work was implemented with the support from the Russian Foundation for Basic Research, Grant No. 19-016-00207_a "The effect of the altered oxidative and osmotic status of cells on morphological features of the aboveground and underground parts of plants and on the transformation of the microbiota associated with the root system".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Shirokikh I.G., Ogorodnikova S.Yu., Nazarova Ya.I., Shupletsova O.N. Effect of salt stress on plants of wild-type *Nicotiana tabacum* L. and transformants with a choline oxidase (*cod*A) gene. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):86-94. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-86-94

Введение

Одним из вредоносных факторов абиотической среды, ограничивающих рост и продуктивность растений, является засоление почв, которому в мире подвержено, по различным оценкам, от 831 до 971 млн га земель, используемых или которые могут быть использованы в сельском хозяйстве (Wicke et al., 2011; Butcher et al., 2016). Актуальность изучения механизмов устойчивости растений к засолению обусловлена увеличением площади засоленных территорий, которые к 2050 г., по прогнозам, составят более 50% обрабатываемых земель (Wang et al., 2003) в связи с широким распространением орошения и глобальными изменениями климата (Shahid et al., 2018).

Высокие концентрации соли (NaCl) в почве вызывают у растений стресс, в динамике развития которого выделяют две стадии. Первая стадия является результатом осмотического стресса, вызываемого резким падением водного потенциала в корневой зоне, в то время как вторая стадия обусловлена токсическими эффектами накопления ионов соли непосредственно в клетках растений (Munns, 2002).

Важным механизмом адаптации растений к солевому стрессу является синтез и накопление соединений с осмопротекторными свойствами – совместимых осмолитов (Negrão et al., 2017). В клетках некоторых растений в ответ на высокую соленость, холод и засуху накапливается в значительных количествах глицинбетаин (ГБ). Предполагается, что ГБ участвует в осмотической регуляции и защите функциональных макромолекул клетки. У большинства растений, включая культурные виды, уровень естественного накопления ГБ бывает слишком низким для адекватной регуляции осмотического давления в условиях стресса. Однако в ряде работ (Kathuria et al., 2009; Goel et al., 2011; Wei et al., 2017) было показано, что трансгенные формы, в том числе несущие бактериальный ген холиноксидазы (КФ 1.1.3.17), способны к сверхнакоплению ГБ и проявляют лучшую адаптацию к высоким концентрациям соли.

Важным следствием солевого стресса у растений является повышенная генерация активных форм кислорода (АФК) и связанные с ней повреждения клеточных структур – проявление вторичного окислительного стресса. В последнее время стало известно, что в дополнение к функции совместимого осмолита ГБ может участвовать в ингибировании накопления АФК, активации ряда связанных со стрессом генов, защите мембран и фотосинтетических процессов (Kathuria et al., 2009; Chen, Murata, 2011; Mansour, Ali, 2017). Известно, что в ряде случаев низкомолекулярные антиоксиданты могут защищать растительную клетку от окислительных повреждений более эффективно, чем антиоксидантные ферменты (Blokhina et al., 2003). Многие аспекты индукции антиоксидантной защиты растений, в том числе связанные с формированием солеустойчивости, изучены недостаточно. Оценка антиоксидантного статуса растений, трансформированных бактериальным геном *cod*A, в условиях засоления почвы, насколько нам известно, ранее не проводилась.

Цель настоящей работы – сравнительное изучение реакций на солевой стресс растений табака (*Nicotiana tabacum* L.) дикого типа и трансформированных геном бактериальной холиноксидазы по показателям роста, антиоксидантного статуса и содержания фотосинтетических пигментов.

Материалы и методы

В работе использовали растения табака (*Nicotiana tabacum* L.) дикого типа (исходная форма – сорт 'Самсун') и растения полученной на его основе линии Cod 38 со встроенным геном *codA*, кодирующим холиноксидазу бактерии *Arthrobacter globiformis* (Conn) Conn & Dimmick. Сорт 'Самсун' характеризуется средней устойчивостью к засолению почвы, поэтому был выбран в качестве модельного при встраивании гетерологичного гена.

Пробирочные растения с молекулярно подтвержденной экспрессией гена бактериальной холиноксидазы были любезно предоставлены Г. Н. Ралдугиной (Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН, Москва). Растения микроклонально размножили на среде Мурасиге и Скуга (Murashige, Skoog, 1962), не содержащей гормонов и витаминов. Табак является неприхотливым растением и хорошо микроклонально размножается и без витаминов и гормонов в составе питательной среды. Для микроклонального размножения использовали сегменты стебля с листом и пазушной почкой. Полученный побег культивировали на питательной среде в течение шести недель до получения развитой корневой системы при температуре 16–18°С/14°С (день/ночь), фотопериоде 16 ч и освещенности 7–10 кЛк.

При достижении растениями возраста шести недель (хорошо сформированная корневая система) их высаживали по одному в вегетационные сосуды объемом 1,0 л и выращивали на двух почвенных фонах: 1 – контроль; 2 – солевой стресс, вызванный проливом воздушно-сухой почвы 150 мМ раствором хлорида натрия (NaCl) в объеме, рассчитанном на полную влагоемкость (54 ± 1,5%) почвы. В контроле для пролива использовали очищенную воду в том же объеме. Сравниваемые генотипы были представлены на том и другом почвенном фоне шестью клонами каждый. Количество выживших растений по вариантам учитывали через 14 суток, а морфометрические показатели (высота побега, длина корня, количество листьев) – через 35 суток с момента высадки растений в почву. В фазу «цветение» от всех выживших растений отбирали пластинки зрелых листьев для биохимических анализов.

Содержание хлорофилла *a*, хлорофилла *b* и каротиноидов в листьях определяли используя фотометрический метод. Измерения проводили на спектрофотометре в ацетоновой вытяжке при длинах волн 662 и 644 нм соответственно для хлорофиллов *a* и *b* (Shlyk, 1971), 470 нм – для каротиноидов (Maslova et al., 1986). Содержание пигментов в листьях выражали в мг/г сухой массы.

Определение в листьях малонового диальдегида (МДА) проводили согласно методике, описанной в работе (Lukatkin, Golovanova, 1988). Метод основан на способности МДА образовывать окрашенный комплекс с тиобарбитуровой кислотой при нагревании.

Общую активность супероксиддисмутазы (СОД, КФ 1.15.1.1) определяли методом, основанным на ингибировании СОД фотохимического восстановления нитросинего тетразолия (NBT) до формазана (Beauchamp, Fridovich, 1971). Измерения проводили на спектрофотометре. За единицу активности СОД принимали объем ферментативного экстракта, который вызывал 50-процентное ингибирование фотовосстановления NBT. Активность СОД рассчитывали на грамм сырой ткани.

Активность пероксидазы (ПО, КФ 1.11.1.11) оценивали по увеличению оптической плотности реакционной среды при 470 нм в результате окисления гваякола (Er-

makov et al., 1987). Состав реакционной смеси был следующим: 50 мМ К, Na-фосфатный буфер (pH 5), 2,5–5,0 мМ перекиси водорода, 21,5 мМ гваякола.

Содержание в листьях ГБ определяли согласно руководству (R 4.1.1672-03…, 2003) с солью Рейнеке спектрофотометрическим методом, но в модификации, заключающейся в использовании для проведения анализа сырого растительного материала и увеличении массы навески от 3,0 до 40,0 г.

Фотометрические измерения выполняли на спектрофотометре Specol-1300 (Analytik Jena, Германия). Статистическая обработка полученных данных осуществлена стандартными методами с использованием программ MS Excel и STATGRAPHICS. На рисунках представлены средние значения из трех биологических повторений и их стандартные отклонения.

Результаты и обсуждение

Реакция растений-трансформантов на модельное засоление почвы существенно отличалась от реакции растений дикого типа. Выживаемость линии Cod 38 на фоне солевого стресса, вызываемого 150 мМ NaCl, была существенно выше (100%), чем у исходного сорта ‘Самсун’ (33,3%), уже к десятым суткам. По темпам развития (наступлению фенофаз) растения трансгенной линии в условиях стресса опережали растения дикого типа на шесть дней (рис. 1).

На более высокую устойчивость трансгенной линии к засолению в сравнении с исходным сортом указывают также данные морфометрии (рис. 2). У растений дикого типа под влиянием солевого стресса существенно подавлялся рост побегов и корней: морфометрические показатели стрессированных растений были в 3–5 раз меньше, чем в контроле. Высота побега и облиственность растений линии Cod 38 на фоне засоления снизились незначительно, а длина корня в условиях стресса была в 1,4 раза больше, чем у растений, выращенных в обычных условиях.

Результаты обработки полученных в опыте морфометрических данных методом двухфакторного (фактор А – фон почвы; фактор В – генотип растения) дисперсионного анализа показали, что на признак «высота побега» достоверное и практически одинаковое влияние оказали оба фактора – генотип растения ($F = 6,33$, $p > 0,0206$) и фон почвы ($F = 7,19$, $p > 0,0144$), тогда как «число листьев» в большей степени определялось влиянием почвенного фона ($F = 20,23$, $p > 0,0002$), чем генотипом растения ($F = 6,72$, $p > 0,0174$).

Накопление растением сухого вещества, напротив, определялось в основном генотипом растения ($F = 108,47$, $p > 0,0001$), хотя и фактор засоления почвы оценивался как статистически значимый ($F = 12,54$, $p > 0,0019$). В то же время на показатель «длина корня» почвенный фон не оказал существенного влияния: в равной степени зависел от генотипа растения ($F = 10,86$, $p > 0,0036$)

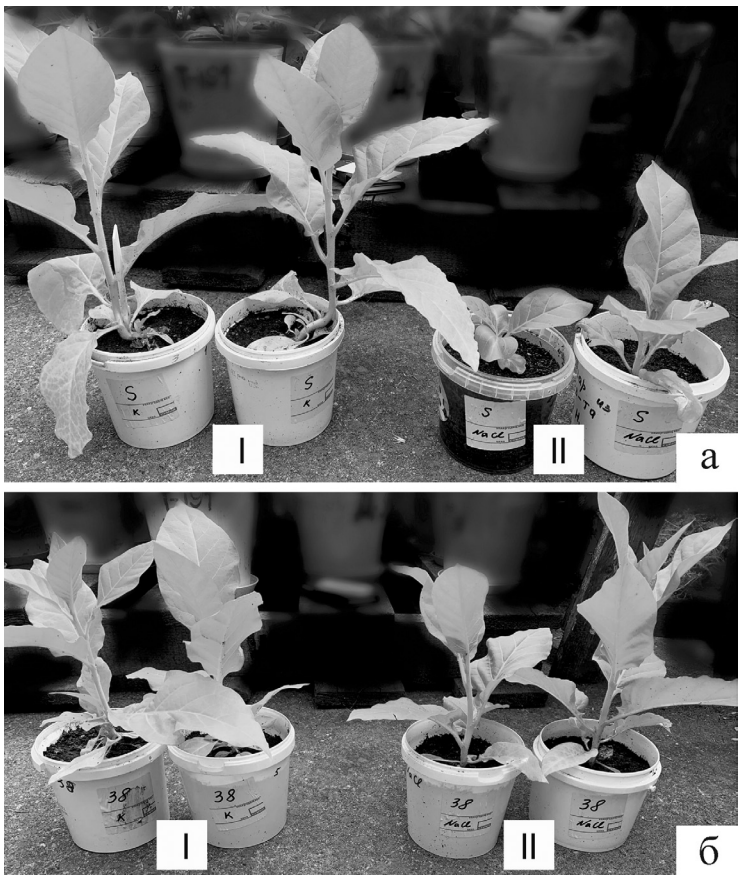


Рис. 1. Общий вид растений табака при выращивании в обычных условиях и при засолении почвы: а – дикий тип (сорт ‘Самсун’), б – трансгенная линия Cod 38
(I – контроль, II – солевой стресс)

Fig. 1. General appearance of wild-type tobacco (a) and transgenic plants of Cod 38 (б) when grown under normal conditions and in saline soil
(I – control, II – salt stress)

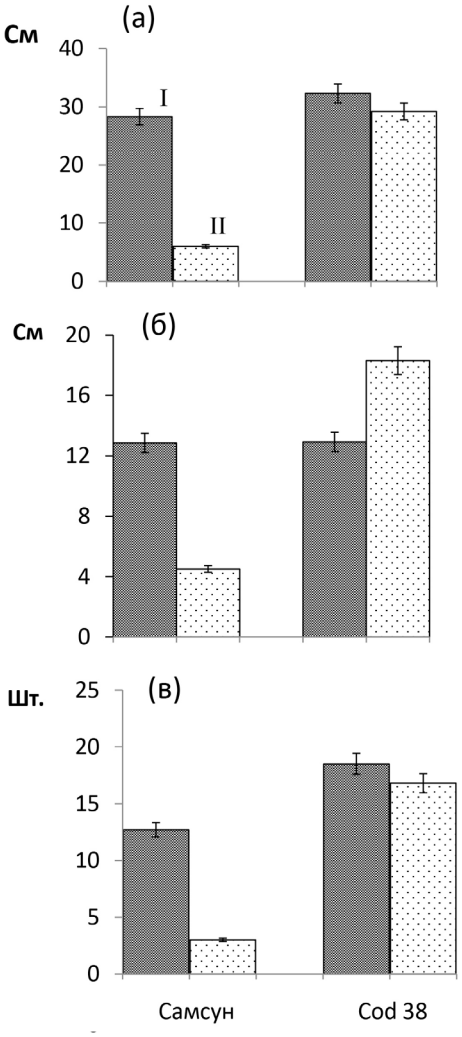


Рис. 2. Изменение морфометрических показателей растений табака сорта 'Самсун' и трансгенной линии Cod 38 при засолении почвы: а – высота побега, б – длина корня, в – число листьев
(I – контроль, II – солевой стресс)

Fig. 2. Changes in the morphometric parameters of cv. 'Samsun' and transgenic tobacco plants (Cod 38) under salt stress: a – shoot height, б – root length, в – number of leaves
(I – control, II – salt stress)

и взаимодействия того и другого факторов ($F = 10,65$, $p > 0,0039$) (таблица). Это согласуется с представлениями о том, что подземная часть растений при засолении менее уязвима, чем надземная, благодаря наличию в корнях более эффективной системы мембранной регуляции осмотического давления (Munns, 2002). В связи с этим стратегия повышения устойчивости растений к соли путем модификации метаболических путей, нацеленная на противодействие накоплению токсичных уровней соли именно в листьях, где осуществляется фотосинтез, имеет особую актуальность.

Статистически значимые различия по ростовым показателям между исходным сортом 'Самсун' и линией Cod 38 на засоленной почве, свидетельствующие о повышении солеустойчивости растений-трансформантов, связаны с наличием в их листьях ГБ – продукта гетерологичного гена *cod*A.

Если у растений дикого типа ГБ не обнаруживался, то в листьях трансгенной линии Cod 38 содержание ГБ составило 0,2 мкмоль/г сухой массы. Следовательно, повышение солеустойчивости трансгенной линии табака связано с экспрессией в его геноме гетерологичной вставки *codA*. Однако в таком незначительном количестве ГБ вряд ли мог играть роль осмолитика, поэтому полученный эффект объясняется, скорее всего, иной функциональной активностью ГБ.

Известно, что ГБ синтезируется в основном в хлоропластах растений и, соответственно, может положительно влиять на фотосинтетическую деятельность (Munns, Tester, 2008). В нормальных условиях линия табака, экспрессирующая ген *cod*A, отличалась от исходного сорта существенно меньшей величиной пула фотосинтетических пигментов (рис. 3). На фоне солевого стресса содержание пигментов в листьях растений дикого типа катастрофически снизилось по сравнению контролем. Особенно значительным было падение хлорофиллов *a* (в 1,7 раза) и *b* (на 69%). Количество каротиноидов по сравнению с контрольными растениями сократилось на 61%. У растений трансгенной линии Cod 38 в условиях стресса суммарное содержание хлорофиллов *a* и *b* тоже снизилось, но в меньшей степени (на 28%), чем у исходного сорта. Обратную реакцию наблюдали в листьях трансформантов в отношении каротиноидов, содержание которых при засолении, напротив, увеличилось на 11%.

Таблица. Дисперсионный анализ влияния фона почвы, генотипа растения и их взаимодействия на морфометрические показатели табака и накопление сухого вещества

Table. ANOVA of the effect of soil, plant genotype and their interaction on morphometric parameters and dry matter accumulation in tobacco plants

Источник варьирования	*df*	*SS*	*F*	*p*
Высота побега				
Фон почвы (фактор A)	1	1107,04	7,19	0,0144*
Генотип растения (фактор B)	1	976,37	6,33	0,0206*
Взаимодействие факторов A × B	1	661,04	3,58	0,0732
Длина корня				
Фон почвы (фактор A)	1	1320,17	0,50	0,4889
Генотип растения (фактор B)	1	28842,7	10,86	0,0036*
Взаимодействие факторов A × B	1	28290,7	10,65	0,0039*
Число листьев				
Фон почвы (фактор A)	1	580,17	20,23	0,0002*
Генотип растения (фактор B)	1	192,67	6,72	0,0174*
Взаимодействие факторов A × B	1	96,00	3,35	0,0823
Сухое вещество				
Фон почвы (фактор A)	1	17,34	12,54	0,0019*
Генотип растения (фактор B)	1	150,00	108,47	0,0001*
Взаимодействие факторов A × B	1	–		

Примечание: *df* – число степеней свободы; *SS* – сумма квадратов; *F* – критерий Фишера; *p* – уровень значимости
* – влияние фактора на варьирование признака достоверно при $p \geq 0,95$

Note: *df* is the number of degrees of freedom; *SS* is the sum of squares; *F* is the Fisher criterion; *p* is the level of significance
* – the effect of the factor on the variation of the character is significant at $p \geq 0,95$

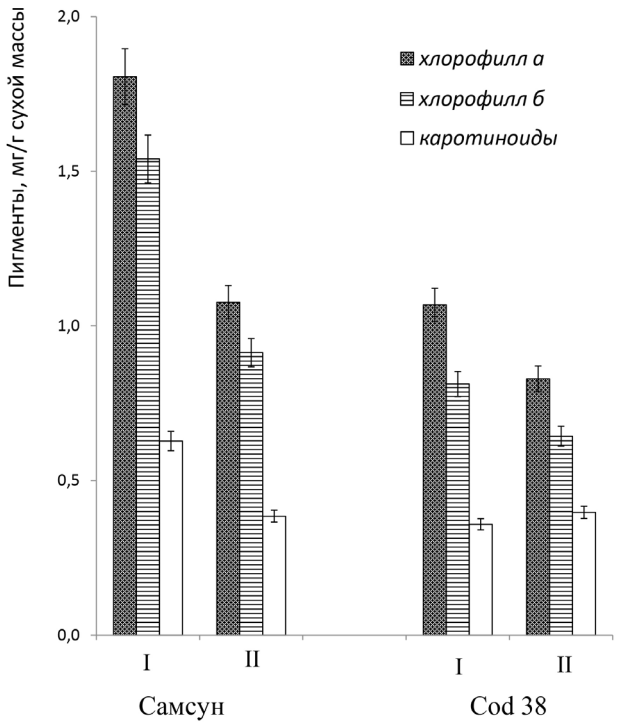


Рис. 3. Изменение пула фотосинтетических пигментов в листьях табака сорта 'Самсун' и трансгенной линии Cod 38 при засолении почвы (I – контроль, II – солевой стресс)

Fig. 3. Changes in the pool of photosynthetic pigments in the leaves of cv. 'Samsun' and transgenic tobacco plants (Cod 38) under salt stress (I – control, II – salt stress)

Увеличение доли каротиноидов на фоне солевого стресса можно объяснить их защитной антиоксидантной функцией. Сообщалось, что каротиноиды способствуют стабилизации мембран тилакоидов, защищая пигменты от окислительного повреждения (Young, 1991).

Растения трансгенной линии Cod 38, таким образом, отличались от растений дикого типа способностью более эффективно поддерживать исходный уровень фотосинтетических пигментов при действии солевого стресса. Однако обнаруженный феномен вряд ли можно рассматривать как причину повышения солеустойчивости табака, несущего бактериальный ген холиноксидазы. Общий пул пластидных пигментов при стрессе у трансгенной линии оставался ниже, чем у исходного сорта.

Результаты определения параметров перекисного окисления липидов (ПОЛ) как индикатора повреждения мембран показали, что в листьях табака исходного сорта, выращенного на засоленной почве, содержание МДА было на 30,6% выше, а у растений трансгенной линии, напротив, на 26,6% ниже, чем в листьях растений, выращенных в обычных условиях (рис. 4, а). К усилению ПОЛ у растений и накоплению ТБК-активных продуктов окисления приводит, как правило, избыточное содержание пероксида водорода (ПВ). Важным механизмом поддержания гомеостаза подвергнутых стрессу клеток является активация антиоксидантных ферментов – СОД, которая превращает супероксидные анион-радикалы в ПВ, и таких ферментов, как различные пероксидазы, которые обезвреживают ПВ. Известно, что у растений, в клетках которых быстро активируются антиоксидантные ферменты, ПОЛ выражено слабее (Kolupaev et al., 2019).

Определение ферментативной активности показало, что активность СОД и ПО в листьях подвергнутого солевому стрессу табака значительно ниже в сравнении с контрольными растениями, как у исходного сорта ‘Самсун’, так и у линии Cod 38 (рис. 4, б, в). Вероятно, под воздействием стресса у растений дикого типа произошла инактивация конститутивного пула антиоксидантных ферментов, а накопление низкомолекулярных антиоксидантов не было достаточным для эффективной защиты метаболизма от АФК, на что указывает возросший на фоне стресса уровень МДА (см. рис. 4, а). В листьях стрессированных растений-трансформантов содержание МДА было ниже, чем у растений, выращенных в нормальных условиях, следовательно уменьшение интенсивности ПОЛ обеспечивалось низкомолекулярными компонентами антиоксидантной защиты или же было обусловлено защитным действием других энзиматических систем, которые в настоящей работе не изучались, – например таких, как ферменты аскорбат-глутатионового цикла. Не исключено также, что более низкое содержание МДА в этом случае являлось следствием разрушения МДА и других ТБК-активных продуктов.

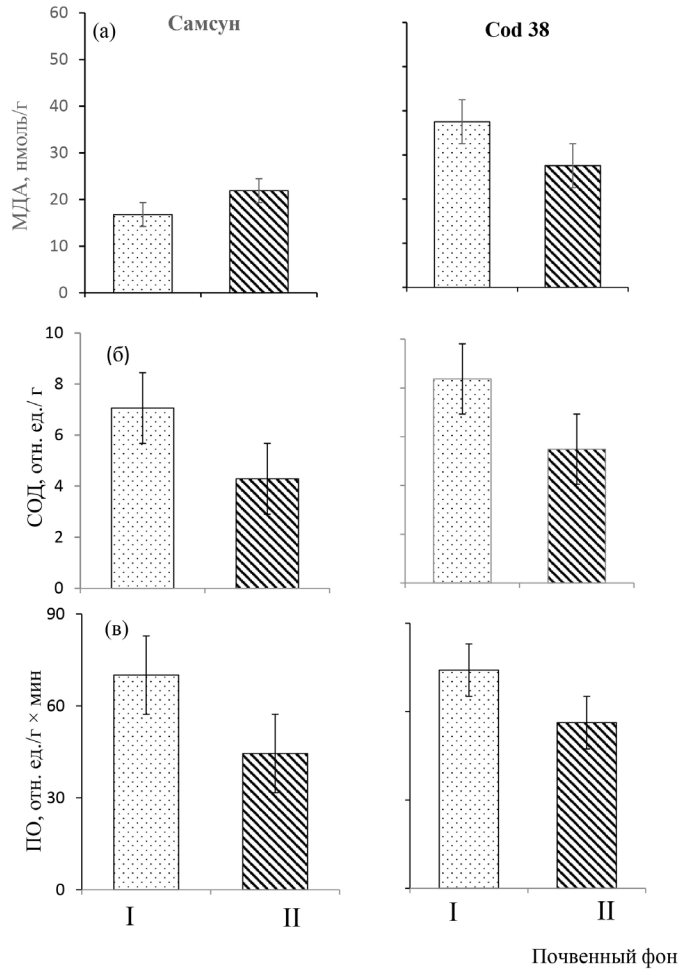


Рис. 4. Содержание МДА (а), активность СОД (б) и ПО (в) в листьях табака сорта ‘Самсун’ и трансгенной линии Cod 38 при засолении почвы (I – контроль, II – солевой стресс)

Fig. 4. Malondialdehyde content (a), and the activity of SOD (б) and peroxidase (в) in the leaves of cv. ‘Samsun’ and transgenic tobacco plants (Cod 38) under salt stress (I – control, II – salt stress)

Физиологические механизмы участия ГБ в защите мембран от ПОЛ могут быть различными. Установлено, что ГБ может защищать стрессированные растительные клетки, улучшая регуляцию осмотического давления и поддерживая ионный гомеостаз (Robinson, Jones, 1986; Liang et al., 2009), а также путем стабилизации четвертичной структуры ряда белков (Rajasekaran et al., 1997) и/или индуцируя сверхнакопление других осмолитов (пролина, растворимых сахаров и белка) (Liang et al., 2009). Однозначно интерпретировать роль ГБ в повышении солеустойчивости трансгенной линии табака Cod 38 достаточно сложно.

Заключение

Выживаемость и морфометрические характеристики растений-трансформантов на фоне солевого стресса, обусловленного 150 мМ NaCl, были значимо выше, чем у растений дикого типа, что, очевидно, обеспечивалось экспрессией гетерологичной вставки *cod*A и функционированием ГБ. Как уже было установлено ранее, синтез и накопление в клетках ГБ, подобно другим совместимым осмолитам, способствует повышению устойчивости клеток к дегидратации, в том числе обусловленной засолением почвы. В условиях нашего эксперимента эндогенный ГБ участвовал в запуске реакций, обеспечивающих растениям, подвергнутым солевому стрессу, защиту мембран от окислительной деструкции и сохранность хлорофиллов, способствовал накоплению каротиноидов. Протективные свойства ГБ в отношении пула фотосинтетических пигментов и его защитное действие в отношении перекисного окисления липидов мембран указывают на полифункциональность этого соединения при солевом стрессе.

В целом можно констатировать, что трансформация растений бактериальным геном холиноксидазы с последующим накоплением белкового продукта гена *cod*A – глицинбетаина, даже в минимальном количестве, сопровождалась положительными эффектами. Дальнейшее расширение знаний в этой области будет способствовать повышению устойчивости растений к соли путем модификации метаболических путей, обеспечивающих накопление ГБ.

References / Литература

Beauchamp C., Fridovich I. Superoxide dismutase: Improved assays and an assay applicable to acrylamide gels. *Analytical Biochemistry*. 1971;44(1):276-287. DOI: 10.1016/0003-2697(71)90370-8

Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*. 2003;91(2):179-194. DOI: 10.1093/aob/mcf118

Butcher K., Wick A.F., DeSutter T., Chatterjee A., Harmon J. Soil salinity: a threat to global food security. *Agronomy Journal*. 2016;108(6):2189-2200. DOI: 10.2134/agronj2016.06.0368

Chen T.H.H., Murata N. Glycinebetaine protects plants against abiotic stress: mechanisms and biotechnological applications. *Plant Cell and Environment*. 2011;34(1):1-20. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2010.02232.x

Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P. Methods of biochemical research in plants (Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy). A.I. Ermakov (ed.). Leningrad: Agropromizdat; 1987. [in Russian] (Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П. Методы биохимического исследования растений / под. ред. А.И. Ермакова. Ленинград: Агропромиздат; 1987).

Goel D., Singh A.K., Yadav V., Babbar S.B., Murata N., Bansal K.C. Transformation of tomato with a bacterial *codA* gene enhances tolerance to salt and water stresses. *Journal of Plant Physiology*. 2011;168(11):1286-1294. DOI: 10.1016/j.jplph.2011.01.010

Kathuria H., Giri J., Nataraja K.N., Murata N., Udayakumar M., Tyagi A.K. Glycinebetaine-induced water-stress tolerance in *codA*-expressing transgenic indica rice is associated with up-regulation of several stress responsive genes. *Plant Biotechnology Journal*. 2009;7(6):512-526. DOI: 10.1111/j.1467-7652.2009.00420.x

Kolupaev Y.E., Karpets Y.V., Kabashnikova L.F. Antioxidative system of plants: cellular compartmentalization, protective and signaling functions, mechanisms of regulation (review). *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2019;55(5):441-459. DOI: 10.1134/S0003683819050089

Liang K., Zhang S.Ya., Luo I., Wang G.P., Zuo Z., Wang W. The over-accumulation of glycine betaine in wheat weakens the harmful effects of salt stress (Sverkhnakopleniye glitsinbetaina u pshenitsy oslablyayet vrednoye deystviye solevogo stressa). *Russian Journal of Plant Physiology*. 2009;56(3):410-417. [in Russian] (Лян К., Чжан С.Я., Ло И., Ван Г.П., Цзо Ц., Ван В. Сверхнакопление глицинбетаина у пшеницы ослабляет вредное действие солевого стресса. *Физиология растений*. 2009;56(3):410-417).

Lukatkin A.S., Golovanova V.S. Intensity of lipid peroxidation in chilled leaves of heat-loving plants (Intensivnost perekisnogo okisleniya lipidov v okhlazhdennykh listyakh teplolyubivykh rasteniy). *Soviet Plant Physiology*. 1988;35(4):773-780. [in Russian] (Лукаткин А.С., Голованова В.С. Интенсивность перекисного окисления липидов в охлажденных листьях теплолюбивых растений. *Физиология растений*. 1988;35(4):773-780).

Mansour M.M.F., Ali E.F. Glycinebetaine in saline conditions: an assessment of the current state of knowledge. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2017;39(2):56. DOI: 10.1007/s11738-017-2357-1

Maslova T.G., Popova I.A., Popova O.F. Critical evaluation of the spectrophotometric method for the quantitative determination of carotenoids (Kriticheskaya otsenka spektrofotometricheskogo metoda kolichestvennogo opredeleniya karotinoidov) *Soviet Plant Physiology*. 1986;33(6):615-619. [in Russian] (Маслова Т.Г., Попова И.А., Попова О.Ф. Критическая оценка спектрофотометрического метода количественного определения каротиноидов. *Физиология растений*. 1986;33(6):615-619).

Munns R. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant Cell and Environment.* 2002;25(2):239-250. DOI: 10.1046/j.0016-8025.2001.00808.x

Munns R., Tester M. Mechanisms of salinity tolerance. *Annual Review of Plant Biology*. 2008;59(1):651-681. DOI: 10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum.* 1962;15(3):473-497. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x

Negrão S., Schmöckel S.M., Tester M. Evaluating physiological responses of plants to salinity stress. *Annals of Botany*. 2017;119(1):1-11. DOI: 10.1093/aob/mcw191

R 4.1.1672-03. Guidelines for quality control and safety of bioactive food additives (Rukovodstvo po metodam kontrolya kachestva i bezopasnosti biologicheski aktivnykh dobavok k pishche). Moscow: Ministry of Health of the Russian

Federation; 2003. [in Russian] (P 4.1.1672-03. Руководство по методам контроля качества и безопасности биологически активных добавок к пище. Москва: Министерство здравоохранения РФ; 2003). URL: https://docs.cntd.ru/document/1200034795?section=text [дата обращения: 14.09.2021].

Rajasekaran L.R., Kriedemann P.E., Aspinall D., Paleg L.G. Physiological significance of proline and glycinebetaine: Maintaining photosynthesis during NaCl stress in wheat. *Photosynthetica*. 1997;33(13):357-366. DOI: 10.1023/A:1006855816437

Robinson S.P., Jones G.P. Accumulation of glycinebetaine in chloroplasts provides osmotic adjustments during salt stress. *Australian Journal of Plant Physiology*. 1986;13(5):659-668. DOI: 10.1071/PP9860659

Shahid S.A., Zaman M., Heng L. Soil salinity: Historical perspectives and a world overview of the problem. In: *Guideline for salinity assessment, mitigation and adaptation using nuclear and related techniques*. Cham: Springer; 2018. p.43-53. DOI: 10.1007/978-3-319-96190-3_2

Shlyk A.A. Identification of chlorophylls and carotenoids in green leaf extracts (Opredeleniye khlorofillov i karotinoidov v ekstraktakh zelenykh listyev). In: *Biochemical methods in plant physiology* (*Biokhimicheskiye metody v fiziologii rasteniy*). Moscow: Nauka; 1971. p.154-172. [in Russian] (Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. В кн. *Биохимические методы в физиологии растений*. Москва: Наука; 1971. С.154-170).

Wang W., Vinocur B., Altman A. Plant responses to drought, salinity and extreme temperatures: towards genetic engineering for stress tolerance. *Planta*. 2003;218(1):1-14. DOI: 10.1007/s00425-003-1105-5

Wei D., Zhang W., Wang C., Meng Q., Li G., Chen T.H.H. et al. Genetic engineering of the biosynthesis of glycinebetaine leads to alleviate salt-induced potassium efflux and enhances salt tolerance in tomato plants. *Plant Science*. 2017;257:74-83. DOI: 10.1016/j.plantsci.2017.01.012

Wicke B., Smeets E., Dornburg V., Vashev B., Gaiser T., Turkenburg W. et al. The global technical and economic potential of bioenergy from salt-affected soils. *Energy and Environmental Science*. 2011;4(8):2669-2681. DOI: 10.1039/C1EE01029H

Young A.J. The photoprotective role of carotenoids in higher plants. *Physiologia Plantarum*. 1991;83(4):702-708. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1991.tb02490.x

Информация об авторах

Ирина Геннадьевна Широких, доктор биологических наук, зав. лабораторией, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, 167982 Россия, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, irgenal@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3319-2729

Светлана Юрьевна Огородникова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Институт биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН, 167982 Россия, Республика Коми, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28, svetao_05@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8865-4743

Янина Иордановна Назарова, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, yan1997183@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-2945-5282

Ольга Наумовна Шуплецова, доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, olga.shuplecova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-4679-0717

Information about the authors

Irina G. Shirokikh, Dr. Sci. (Biology), Head of a Laboratory, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 66a Lenina St., Kirov 610007, Russia, Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the RAS, 28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russia, irgenal@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3319-2729

Svetlana Yu. Ogorodnikova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Institute of Biology, Komi Science Center, Ural Branch of the RAS, 28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar 167982, Komi Republic, Russia, svetao_05@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8865-4743

Yana I. Nazarova, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 66a Lenina St., Kirov 610007, Russia, yan1997183@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-2945-5282

Olga N. Shupletsova, Dr. Sci. (Biology), Senior Reasearcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 66a Lenina St., Kirov 610007, Russia, olga.shuplecova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-4679-0717

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 09.09.2021; одобрена после рецензирования 18.11.2021; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 09.09.2021; approved after reviewing on 18.11.2021; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 633.11«321»:632.4:631.526.32(571.1) (574.2)
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-95-103

CC BY

Использование генофонда сортов и линий CIMMYT в селекции яровой твердой пшеницы в Западной Сибири

В. С. Юсов, М. Г. Евдокимов, М. Н. Кирьякова, Д. А. Глушаков

Омский аграрный научный центр, Омск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Вадим Станиславович Юсов, vs_ysov@rambler.ru

Актуальность. Сохранение и расширение генетического разнообразия исходного материала, его целенаправленное использование являются основой для создания адаптивных сортов твердой яровой пшеницы для условий Западной Сибири.

Материалы и методы. Объектом исследований служили сорта и перспективный материал *Triticum durum* Desf., созданный в лаборатории селекции яровой твердой пшеницы ФГБНУ «Омский АНЦ», а также генофонд сортов и линий, полученный по международной программе сотрудничества из CIMMYT. Полевые опыты, оценку устойчивости к болезням, фенологические наблюдения проводили на опытных полях института на протяжении 2000–2020 гг. по общепринятым методикам. Анализ главных компонент (principal component analysis) был проведен с помощью пакета R version 4.0.3. Общую комбинационную способность и специфическую комбинационную способность рассчитывали по методике Дремлюк и Герасименко.

Результаты. Проведенные исследования показали, что линии CIMMYT отличаются от местных сортов и линий по устойчивости к болезням, макаронным свойствам, устойчивости к полеганию, но в условиях Западной Сибири значительно уступают по адаптивности местным сортам и линиям, сильно страдают от засухи, особенно в период налива зерна. В генетическом контроле изученных признаков преобладает аддитивно-доминантная система с подключением комплементарного рецессивного эпистаза. По большинству изученных признаков доминируют сорта местной селекции, исключение составили длина стебля, длина и диаметр второго междоузлия, где низкорослые сорта повлияли на степень выраженности этого признака у гибридов.

Заключение. Результатом изучения и вовлечения в селекционный процесс линии CIMMYT является создание сорта ‘Омский коралл’, сочетающего в себе высокую продуктивность, адаптивность к климатическим условиям Западной Сибири, устойчивость к местной популяции *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn. и Ug99, с отличными макаронными свойствами, а также наличие перспективных линий в селекционных питомниках.

Ключевые слова: *Triticum durum*, анализ главных компонент, селекция, коллекция

Благодарности: работа выполнена по заданию № 0797-2019-0008 «Создание новых сортов пшеницы озимой, яровой мягкой и твердой с улучшенными сложными, экономически значимыми свойствами (продуктивность и качество), повышенной устойчивостью к грибным болезням, биотическим и абиотическим факторам среды». Направление науки X 10.4. Растениеводство, н. 150 программы ФНИГосакадемий на 2013–2020 гг.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Юсов В.С., Евдокимов М.Г., Кирьякова М.Н., Глушаков Д.А. Использование генофонда сортов и линий CIMMYT в селекции яровой твердой пшеницы в Западной Сибири. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):95-103. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-95-103

© Юсов В.С., Евдокимов М.Г., Кирьякова М.Н., Глушаков Д.А., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-95-103

Using the gene pool of CIMMYT cultivars and lines in spring durum wheat breeding in Western Siberia

Vadim S. Yusov, Mikhail G. Evdokimov, Marina N. Kiriakova, Denis A. Glushakov

Omsk Agrarian Scientific Center, Omsk, Russia

Corresponding author: Vadim S. Yusov, vs_ysov@rambler.ru

Background. Preservation and expansion of the source material genetic diversity and its purposeful use is the basis for the development of adaptable spring durum wheat cultivars for the environments of Western Siberia.
Materials and methods. The target research material included the cultivars and promising material of *Triticum durum* Desf. developed in the Spring Durum Wheat Breeding Laboratory of Omsk Agrarian Scientific Center as well as the gene pool of cultivars and lines obtained under the CIMMYT International Cooperation Program. Field trials, disease resistance assessment and phenological observations were carried out on the experimental fields of the Institute in 2000–2020 according to generally accepted methods. Principal component analysis was carried out using the R version of the 4.0.3 package.
Results. The studies have shown that CIMMYT lines differ from local cultivars and lines in disease resistance (brown rust, stem rust, hard smut, and powdery mildew), test weight, pasta-making properties, and lodging resistance, but under the conditions of Western Siberia they are significantly inferior in adaptability to local cultivars and lines and suffer greatly from drought, especially during the grain-filling period. In the genetic control of the studied traits, the additive-dominant system with the inclusion of the complementary recessive epistasis prevails. Local cultivars dominated in most of the studied traits, except the stem length, and the length and diameter of the second internode, where short-stemmed cultivars affected the degree of the traits' expression in hybrids.
Conclusion. The result of such activity was the release of cv. 'Omsky Korall', which combines high yield, adaptability to the climate of Western Siberia, and resistance to the local population of *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn. and Ug99, with excellent pasta-making properties, as well as the presence of promising lines in all breeding nurseries.

Keywords: *Triticum durum*, principal component analysis, breeding, collection

Acknowledgments: the work was carried out under Assignment No. 0797-2019-0008 "Developing new cultivars of winter wheat, spring and durum wheat with improved complex and economically significant properties (productivity and quality), and higher resistance to fungal diseases, biotic and abiotic environmental factors". Research Direction X 10.4. Crop Production, n. 150 of the Federal Scientific Research Program for the State Academies for 2013–2020.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Yusov V.S., Evdokimov M.G., Kiriakova M.N., Glushakov D.A. Using the gene pool of CIMMYT cultivars and lines in spring durum wheat breeding in Western Siberia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):95-103. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-95-103

Введение

Твердая пшеница *Triticum durum* Desf. в Западно-Сибирском регионе возделывается в степной и лесостепной зонах. Условия этих зон позволяют получить стекловидное зерно с высоким содержанием белка и клейковины, способное конкурировать на мировом рынке. В то же время это типичный аридный регион, с недобором осадков и высокими температурами в отдельные периоды вегетации (Evdokimov, Yusov, 2008; Malchikov et al., 2014). Основными слагаемыми успешного создания новых сортов в этих условиях являются: четкое обоснование модели сорта; наличие генетически разнообразного исходного материала; целенаправленный подбор пар при гибридизации и отбор генотипов в поколениях (Evdokimov et al., 2020). Необходимость вовлечения в селекционные программы мирового разнообразия исходного материал и их диких сородичей подчеркивали Н. И. Вавилов (Vavilov, 1935), А. Ф. Мережко (Merezhko, 1984). Кроме того, в селекционные программы должны включаться новейшие сорта мировой селекции. На сегодняшний день в мире насчитывается более 200 разнообразных коллекций пшеницы (Mitrofanova, 2012). В России мировая коллекция Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) насчитывает более 6000 образцов твердой пшеницы из всех регионов происхождения и распространения культуры (Lyapunova, Andreeva, 2020).

Одна из наиболее крупных коллекций твердой пшеницы создана и активно используются в международном центре CIMMYT (International Maize and Wheat Improvement Center) в Мексике. Уникальная селекционная программа челночной селекции, разработанная в центре Норманом Борлаугом, включает в себя вовлечение в селекционный процесс генетического разнообразия культур из различных стран с последующей оценкой селекционных питомников и отбор в различных экологических условиях лучших линий по устойчивости к болезням, качеству зерна, засухо- и солеустойчивости (Rajaram et al., 1994; Ammar, 2009; Syukov et al., 2017).

Цель данной работы – оценить эффективность использования генофонда сортов и линий CIMMYT в селекции яровой твердой пшеницы для условий Западной Сибири.

Материал и методы

Объектом исследований служили сорта и перспективный материал твердой пшеницы, созданные в лаборатории селекции яровой твердой пшеницы Омского АНЦ, а также генофонд сортов и линий, полученный по международной программе сотрудничества из CIMMYT. В период с 2000 по 2007 г. по этой программе изучили 2348 генотипов из международных питомников отборов и испытания: International Durum Yield Nursery (IDYN); Elite Durum Unreprizielde Yield Trials (EDUYT); International Durum Screening Nursery (IDSN).

Посев питомников проводился 15-16 мая по пару в специализированном севообороте лаборатории селекции твердой пшеницы Омского АНЦ с площадью делянки 2-3 м^2. Фенологические наблюдения проводили в соответствии с требованиями и рекомендациями ВИР (Merezhko et al., 1997). В 2003 г. для определения комбинационной способности в качестве материнских форм были использованы сорта и линии Гордеиформе 96-80-4, Леукурум 94-104-8, Гордеиформе 94-13-3, Гордеиформе 96-160-6, Гордеиформе 95-109-22, Гордеиформе 94-131-2, ‘Омский корунд’; в качестве отцовских – Dipper 2/ Bushek 3, Dack/Kiwi//Oste/3/Chen 84_1/4/Mexi 75/5, ‘Altar 84’, Pod11/Yazi1. В 2004 и 2005 г. в скрещивания были включены Гордеиформе 441, Гордеиформе 94-9-1, ‘Омская янтарная’, ‘Омский корунд’ в качестве материнских форм, а Shake3/Green18, Silver26/Toska26, SnTurkMi83-84 375/Nldkls 5//TantloL, Sooty 15/Kapude 1 в качестве отцовских. Общую комбинационную способность (ОКС) и специфическую комбинационную способность (СКС) рассчитывали по методике, предложенной Г. К. Дремлюк и В. Ф Герасименко (Dremlyuk, Gerasimenko, 1992). Анализ главных компонент (principal component analysis, PCA) был проведен с помощью пакета R version 4.0.3. С 2007 по 2011 г. линии, полученные в результате скрещиваний с образцами CIMMYT, проходили отбор и изучение в селекционных питомниках; в этот же период лучшие линии были вовлечены во второй этап скрещиваний.

Результаты и обсуждения

Проведенные исследования показали, что основная часть исходного материала из CIMMYT в условиях Западной Сибири значительно уступает по адаптивности местным сортам и линиям, сильно страдает от засухи, особенно в период налива зерна. Это также подтверждается оценкой этого материала на Алтае (Yanchenko et al., 2003). Анализ главных компонент в двухмерном пространстве позволяет оценить взаимосвязь изученных признаков – устойчивость к стеблевой и бурой ржавчинам, мучнистой росе, содержание белка, цвет макарон, устойчивость к полеганию и натура зерна. На рисунке 1 наглядно видны различия между образцами местной селекции и CIMMYT – длина вектора представляет групповую корреляцию признака, а направленность вектора вдоль главных компонент свидетельствует о вкладе признака в изучаемую группу.

Изученный материал достаточно интересен и отличается от местных сортов и линий устойчивостью к болезням (бурой ржавчине, стеблевой ржавчине, твердой головне, мучнистой росе) и полеганию, повышенной натурой зерна. Лучшие образцы по устойчивости к болезням и качеству зерна были включены в скрещивания. Это Boomer 1/Snm//Plata 9, D86135/Ac08t//Porrqn 4, ‘Altar 84’, Dack/Kiwi//Oste/3/Chen 84_1/4/Mexi 75/5, Dipper 2/Bushen 3, Dukem 12/2Rascon 21, Focha 1/Musk 3, Himam 9/Lotus 1, Loph 11/Casca 1, ‘Mexicali 75’, Plata8/4/ Garza/Afn//Cra//3gta/5/Rascon, Plata 1/Shm//Plata 9, Pod 11/Yazi 1, Rascon 39/3/Celta/Yavaus//Hui/Tub, Plata 13/Akaki 4//A3aia2’, Rascon 37/2*Tar 80, Rascon 37/ Boomer 20, Silver 26/ Toska 26, SnTurk/Mi83-84-375/Nigris 5//Tantlo, Sooty 15/Kapude 1, ‘Yavaros 79’, Sooty 9/ Rascon 37. Всего с 2001 по 2006 г. осуществили 215 комбинаций скрещиваний.

Параллельно был проведен анализ комбинационной способности по основным хозяйственно ценным признакам, который выявил многообразие систем генетического контроля. В то же время четкой стабильности генетических систем по признакам не выявлено, так как комбинационная способность зависит от компонентов скрещивания. В основном преобладает аддитивно-доминантная система с подключением комплементарного рецессивного эпистаза (табл. 1). При изучении степени фенотипического доминирования выявлено преобладание сверхдоминирования и неполного доминирования.

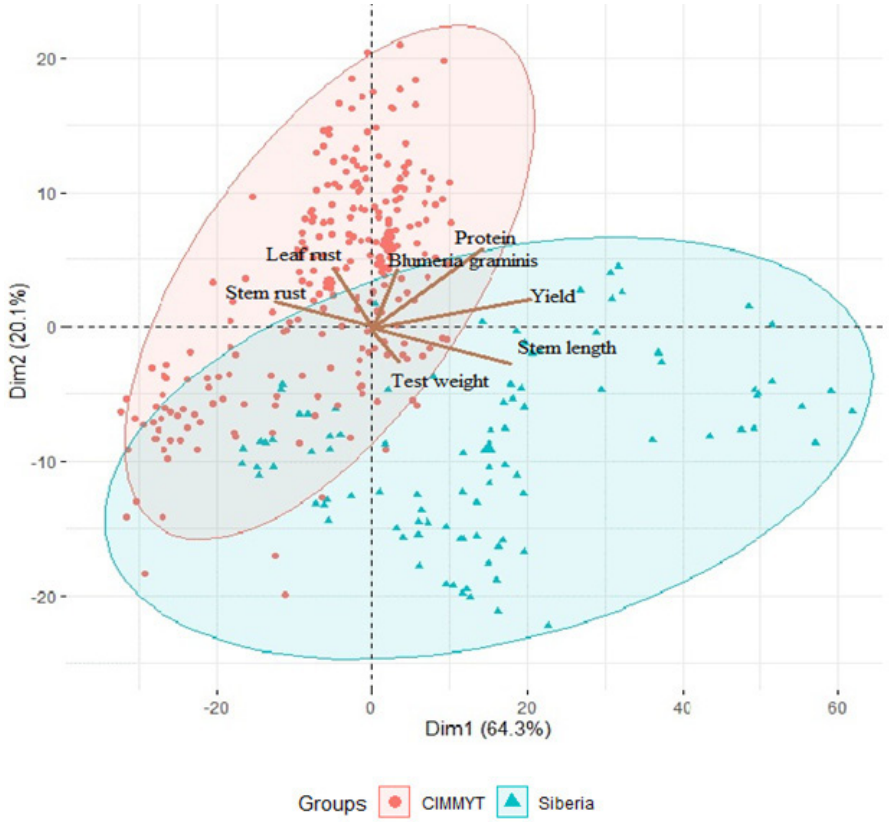


Рис. 1. **Анализ главных компонент основных хозяйственно ценных признаков линий твердой пшеницы селекции CIMMYT и Омского АНЦ (2000–2004 гг.)**

Fig. 1. **Principal component analysis of the main agronomic traits in durum wheat lines developed at CIMMYT and Omsk Agrarian Scientific Center (2000–2004)**

Таблица 1. **Анализ комбинационной способности твердой пшеницы по комплексу хозяйственно ценных признаков F_1 (2003–2005 гг.)**

Table 1. **Analysis of the combining ability in durum wheat according to a set of agronomic traits in F_1 (2003–2005)**

Признаки	2003 год			2004, 2005 год по серии			Коэффициент наследуемости	
	ОКС ♀ / GCA ♀	ОКС ♂ / GCA ♂	СКС / SCA	ОКС ♀ / GCA ♀	ОКС ♂ / GCA ♂	СКС / SCA	H^2	h^2
Количество зерен в колосе	29,79	10,21	30,28	27,96	27,86	41,04	0,724 – 0,856	0,234 – 0,397
Масса зерна с главного колоса	37,51	43,76	15,31	22,85	16,13	57,15	0,743 – 0,479	0,215 – 0,320
Длина колоса	48,38	25,34	23,39	35,58	21,23	41,76	0,810 – 0,781	0,190 – 0,368
Число колосков в колосе	41,77	32,51	21,36	44,78	26,57	27,07	0,727 – 0,856	0,254 – 0,397
Масса 1000 зерен	–	–	–	15,55	27,23	49,67	0,489 – 0,747	0,061 – 0,120
Натура зерна	–	–	–	32,63	19,69	43,56	0,716 – 0,775	0,113 – 0,168
Цвет макарон	–	–	–	35,48	21,95	40,60	0,703 – 0,928	0,453 – 0,494
Длина стебля	31,52	40,79	20,55	32,75	27,45	39,10	0,670 – 0,918	0,277 – 0,408

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

Признаки	2003 год			2004, 2005 год по серии			Коэффициент наследуемости	
	ОКС ♀ / GCA ♀	ОКС ♂ / GCA ♂	СКС / SCA	ОКС ♀ / GCA ♀	ОКС ♂ / GCA ♂	СКС / SCA	H^2	h^2
Длина 1-го надземного междоузлия	29,17	19,91	30,88	29,52	31,91	38,05	0,420 – 0,653	0,312 – 0,344
Длина 2-го надземного междоузлия	48,54	26,56	17,13	27,43	27,43	42,38	0,281 – 735	0,187 – 0,374
Диаметр 1-го надземного междоузлия	51,4	17,53	20,28	25,17	49,51	24,03	0,309 – 0,349	0,168 – 0,240
Диаметр 2-го надземного междоузлия	55,34	14,46	17,93	18,73	33,71	42,12	0,432 – 0,892	0,322 – 0,327
Диаметр узла 1-го надземного междоузлия	42,75	14,18	11,87	26,15	30,97	39,00	0,424 – 0,824	0,275 – 0,311
Диаметр узла 2-го надземного междоузлия	45,81	8,68	14,41	26,88	39,10	30,19	0,786 – 0,869	0,456 – 0,781

Примечание: ОКС – общая комбинационная способность; СКС – специфическая комбинационная способность; H^2 – коэффициент наследуемости широкий; h^2 – коэффициент наследуемости узкий

Note: GCA – general combining ability; SCA – specific combining ability; H^2 – gene effects, broad; h^2 – gene effects, narrow

По большинству изученных признаков доминируют сорта местной селекции, исключение составили длина стебля, длина и диаметр второго междоузлия, где низкорослые сорта повлияли на степень выраженности этого признака у гибридов. Все линии CIMMYT сокращали длину стебля, длину междоузлий и увеличивали их диаметры, что очень важно в селекции на устойчивость к полеганию.

Хорошими донорскими свойствами на признаковую селекцию выделялись такие линии, как Dack/Kiwi//Oste/3/Chen 84_1/4/Mexi 75/5, Sooty 15/Kapude 1 и Dipper 2/Bushek 3 – по числу зерен в колосе; Silver 26/Toska 26 – по массе зерна с главного колоса; SnTurk Mi83-84-375/Nldkls 5//Tantlo_L и Pod 11/Yazi 1 – по массе 1000 зерен и цвету макарон. В процессе изучения этого материала были выявлены и негативные факторы его использования – наличие высокоэкспрессивных генов короткостебельности и отсутствие разновидностей с красной окраской колоса. В аридных условиях резко континентального климата Западной Сибири короткостебельные сорта могут иметь в настоящее время только локальное значение для условий интенсивного ведения растениеводства, поскольку значительное сокращение высоты приводит к понижению продуктивности и ее основных элементов (продуктивной кустистости, числа колосков и зерен в колосе, крупности зерна); также формируется более короткое колеоптиле и уменьшается площадь листовой поверхности (Trethowan et al., 2001; Tsygankov I.G., Tsygankov V.I., 2003; Evdokimov, 2006). Состав линий CIMMYT представлен белоколосыми разновидностями: *leucurum* (Alef.) Koern., *leucomelan* (Alef.) Koern. и *melanopus* (Alef.) Koern. Ранее было установлено, что в условиях Западной Сибири преимущество имеют генотипы с красной окраской колоса, поскольку они эффективнее используют солнечные тепловые лучи, что благоприятно сказывается на режиме биохимических процессов, происходящих в зерновке в период ее формирования. В связи с этим в условиях Западной Сибири предпочтительнее отбирать селекционные формы с красной окраской колоса и остей (var. *hordeiforme* (Host) Koern.) (Evdokimov, Yusov, 2001).

Из всех изученных признаков отбор будет успешным по диаметру узла второго междоузлия, длине стебля и цвету макарон, что подтверждается высоким коэффициентом наследуемости в узком смысле (см. табл. 1). По остальным признакам эффективность отбора генотипов снижается (получены низкие коэффициенты наследуемости (h^2), и положительный результат может быть достигнут только с увеличением объемов выборки, при этом условия среды вносят значительный вклад в степень выраженности количественных признаков. С целью ускорения селекционного процесса нами проводился отбор из ранних поколений на разреженных посевах с учетом высоты и толщины узлов первого и второго надземных междоузлий. Следующий отбор с учетом хозяйственно ценных признаков проводился в потомстве отобранных растений.

С 2007 по 2011 г. в общей схеме селекционного процесса почти во всех селекционных питомниках (СП), за исключением конкурсного, в изучении находились образцы, полученные с участием мексиканских форм: в СП1 – 1650 линий, в СП2 – 115 линий, в СП3 – 19 линий и 2 линии в предварительном сортоиспытании. Более 98% образцов, полученных от скрещиваний с линиями CIMMYT, браковались в первом и втором селекционном питомнике. Выделенные генотипы в СП3 и ПСИ пред-

ставляют интерес по продуктивности, устойчивости к болезням, качеству зерна и макарон, но почти весь материал отличается слабой адаптивностью к условиям Западной Сибири (слабая засухоустойчивость, короткостебельность, пониженная сохранность к уборке, поражение стеблевой ржавчиной омской популяции). Конкурсное сортоиспытание прошел только один сорт – 'Омский коралл' (селекционная линия Гордеиформе 04-85-4), полученный от скрещивания в 2004 г. сорта 'Омская янтарная' и линии Pod 11/Yazi 1 и включенный в Государственный реестр селекционных достижений РФ по 10 региону с 2021 г.

Сорт 'Омский коралл' среднеспелый, вегетационный период – 80–96 суток (в среднем – 94 суток); практически устойчив к бурой листовой ржавчине, к стеблевой ржавчине расы Ug99 и местной популяции. По оценке ученых GRRC, расы *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn. в Омской области имеют необычную вирулентность по сравнению с расами, распространенными в других азиатских и африканских странах; раса TTTTF, выделенная из популяции 2016 г., отличается от «сицилийской» TTTTF (Hovmøller, 2017). Сорт в меньшей степени поражается твердой головней и мучнистой росой; обладает высокой стабильной урожайностью, устойчивостью к засухе и полеганию. Средняя урожайность по чистому пару за 2015–2020 гг. в КСИ – 4,5 т/га. Цветовая оценка макарон – 3,5 балла.

С 2009 г. начался второй этап скрещиваний лучших отобранных линий, полученных с участием образцов из CIMMYT, и наиболее адаптивных, с высоким качеством зерна и макарон образцов омской селекции. На 2020 г. в схеме селекционного процесса на завершающих этапах находились 19 линий (в СПЗ – 12, в ПСИ – 4 и в КСИ – 3).

Эти линии уже кардинально отличаются от исходных форм: они более адаптивны к условиям Западной Сибири, обладают хорошим качеством зерна, отличаются повышенной устойчивостью к стеблевой и бурой ржавчине, что подтверждается расположением сортов вдоль главных компонент (рис. 2).

Характеристика лучших линий представлена в таблице 2. Максимальная урожайность от 5,12 до 5,36 т/га была получена у линий Гордеиформе 12-31-1, Гордеиформе 12-30-3 и Гордеиформе 14-41-2. По числу зерен в колосе различия составили от 23,9 до 32,4 штук, при этом пять линий по этому показателю превосходили сорт-стандарт 'Жемчужина Сибири'. В Западной Сибири урожайность яровой пшеницы находится в высокой положительной зависимости от массы зерна с колоса. По этому признаку представляют интерес линии Гордеиформе 12-30-4, Гордеиформе 12-31-1 и Гордеиформе 13-55-5. По натуре зерна все линии имеют показатели, соответствующие 1 классу ГОСТ (более 770 г/л). Цвет макарон – важный сортовой признак твердой пшеницы, лучшими считаются макароны с оценкой 4-5 баллов. По этому показателю выделяются линии Гордеиформе 12-30-4, Гордеиформе 12-30-3, Гордеиформе 13-60-3 и Гордеиформе 13-60-5. Все выделенные линии имеют высокую устойчивость к стеблевой ржавчине, и это очень важно, так как в последние годы в Западной Сибири увеличивается частота эпифитотий этого патогена.

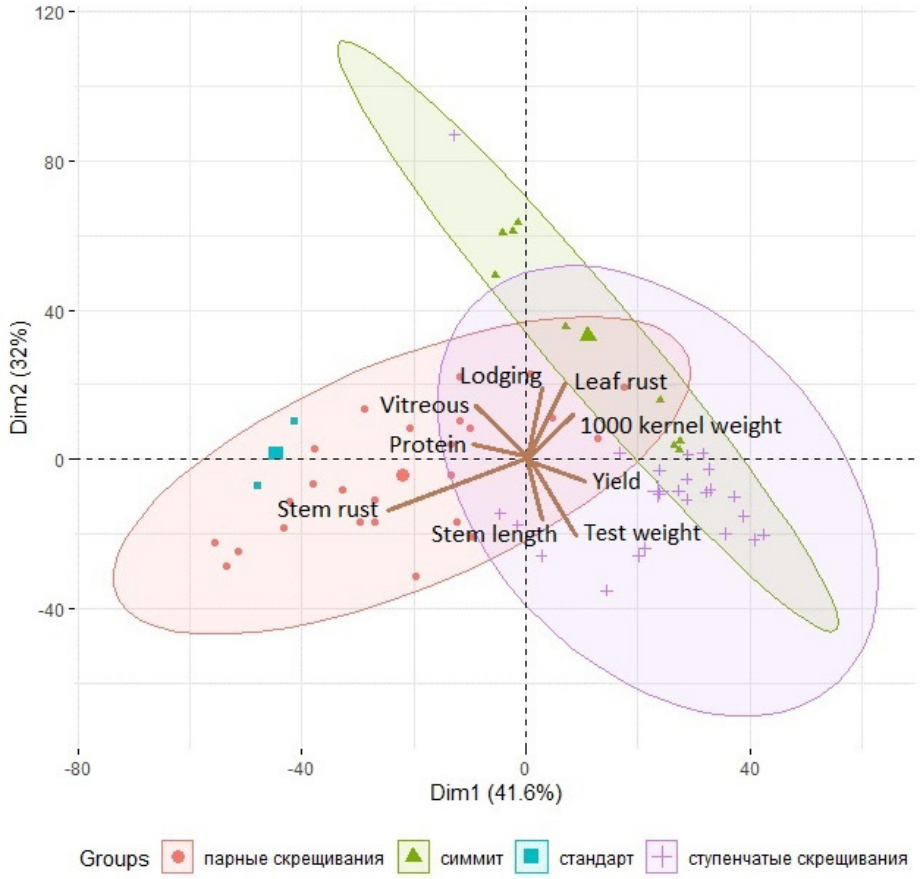


Рис. 2 Анализ главных компонент основных хозяйственно ценных признаков линий твердой пшеницы селекции CIMMYT и Омского АНЦ (2012–2020 гг.)

Fig. 2. Principal component analysis of the main agronomic traits in durum wheat lines developed at CIMMYT and Omsk Agrarian Scientific Center (2012–2020)

Таблица 2. Характеристика лучших линий твердой пшеницы СП-3, ПСИ, КСИ по комплексу хозяйственно ценных признаков, 2019–2020 гг.
Table 2. Description of the best durum wheat lines SP-3, PSI and KSI according to a set of agronomic traits, 2019–2020

Линия	Урожайность т/га	Высота, см	Число зерен в колосе, шт.	Масса зерна главного колоса, г	Натура, г/л	Цвет сухих макарон, балл	Пыльная головня, %	Бурая ржавчина, %	Стеблевая ржавчина, %	Белок, %
Gordeiforme 12-30-4	4,72	107,0	31,50	1,38	816	3,20	0	5	30	12,50
Gordeiforme 12-31-1	5,12	109,0	32,40	1,30	807	3,00	1,1	5	30	13,10
Gordeiforme 12-30-3	5,36	100,7	25,11	1,23	796	3,20	0	0	10	14,67
Gordeiforme 12-39-7	4,94	98,5	27,34	1,28	809	3,00	0	0	5	13,90
Gordeiforme 13-59-3	5,05	95,5	28,13	1,02	794	3,00	0	5	5	14,70
Gordeiforme 13-55-5	4,65	100,5	27,5	1,30	804	3,10	0	5	8	14,50
Gordeiforme 13-60-3	5,02	100,2	27,95	1,02	803	3,20	0	0	13	14,85
Gordeiforme 13-60-5	5,12	95,5	29,50	1,28	817	3,40	0	0	7,5	14,20
Gordeiforme 14-41-2	5,27	110,1	23,9	1,0	784	3,00	1,0	60	20	14,30
Gordeiforme 14-90-5	4,88	107,4	28,13	1,12	785	2,90	0	0	5,5	14,70
Zhemchuzhina Sibiri (reference)	4,18	101,2	26,20	1,02	773	3,13	2,3	60	45,5	13,51
Omsky Korall (reference)	4,62	95,0	31,78	1,12	770	3,15	9,85	2,20	13,0	13,79
Mean	4,99	102,4	28,14	1,19	796	3,10	0,21	8,00	14,4	14,14

Заключение

Проведенные исследования показали, что исходный материал из CIMMYT (Мексика) в условиях Западной Сибири значительно уступает по адаптивности отечественным сортам, однако среди изученного материала выявлены формы, представляющие интерес по устойчивости к бурой и стеблевой ржавчинам, твердой головне, мучнистой росе, по натуре зерна и макаронным свойствам. В генетическом контроле изученных признаков преобладает аддитивно-доминантная система с подключением комплементарного рецессивного эпистаза. По большинству изученных признаков доминируют сорта местной селекции; исключение составили длина стебля, длина и диаметр второго междоузлия, где низкорослые сорта повлияли на степень выраженности этих признаков у гибридов. Вовлечение в селекционный процесс этих образцов позволило создать ценный исходный материал для селекции яровой твердой пшеницы, сочетающий лучшие признаки селекционных линий CIMMYT и адаптивность к условиям Западной Сибири. Результатом изучения и вовлечения в селекционный процесс линии CIMMYT является создание сорта 'Омский коралл', сочетающего в себе высокую продуктивность, адаптивность к климатическим условиям Западной Сибири, устойчивость к местной популяции *P. graminis* f. sp. *tritici* и Ug99, с отличными макаронными свойствами, а также наличие перспективных линий в СПЗ, ПСИ и КСИ.

References / Литература

Ammar K.. Durum wheat breeding. *Annual Wheat Newsletter*. 2009;55:112-114. Available from: https://wheat.pw.usda.gov/ggpages/awn/55/TEXTFILES/MEXICO_CIMMYT.pdf [accessed July 14, 2020].

Dremlyuk G.K, Gerasimenko V.F. Ways to analyze combining ability using computers. Programs for occasional crossings (Priyemy analiza kombinatsionnoy sposobnosti i EVM. Programmy dlya neregulyarnykh skreshchivaniy). Moscow: Agropromizdat; 1992. [in Russian] (Дремлюк Г.К., Герасименко В.Ф. Приемы анализа комбинационной способности и ЭВМ. Программы для нерегулярных скрещиваний. Москва: Агропромиздат; 1992).

Evdokimov M.G. Spring durum wheat breeding in the south of Western Siberia (Selektsiya yarovoy tverdoy pshenitsy v usloviyakh yuga Zapadnoy Sibiri) [dissertation]. Omsk; 2006. [in Russian] (Евдокимов М.Г. Селекция яровой твердой пшеницы в условиях юга Западной Сибири: дис. … докт. с.-х. наук. Омск; 2006). URL: https://www.dissercat.com/content/selektsiya-yarovoi-tverdoi-pshenitsy-v-usloviyakh-yuga-zapadnoi-sibiri [дата обращения: 12.08.2020].

Evdokimov M.G., Yusov V.S. Breeding of adaptive varieties of spring durum wheat (Selektsiya adaptivnykh sortov yarovoy tverdoy pshenitsy). In: *Problems of breeding and seed production of field crops in Western Siberia and Kazakhstan. Materials of a workshop, Kulunda Agricultural Experiment Station, Altai Territory, February 27–28, 2001* (*Problemy selektsii i semenovodstva polevykh kultur v Zapadnoy Sibiri i Kazakhstane. Materialy seminara, Kulundinskaya SKhOS. Altayskiy krai, 27–28 fevralya 2001 g.*). Barnaul; 2001. p.16-22. [in Russian] (Евдокимов М.Г., Юсов В.С. Селекция адаптивных сортов яровой твердой пшеницы. В кн.: *Проблемы селекции и семеноводства полевых культур в Западной Сибири и Казахстане. Материалы семинара, Кулундинская СХОС, 27–28 февраля 2001 г.* Барнаул; 2001. С.16-22).

Evdokimov M.G., Yusov V.S. Spring durum wheat in the Siberian Irtysh region (Yarovaya tverdaya pshenitsa v Sibirskom Priirtyshye). Omsk; 2008. [in Russian] (Евдокимов М.Г., Юсов В.С. Яровая твердая пшеница в Сибирском Прииртышье. Омск; 2008).

Evdokimov M.G., Yusov V.S., Mechkova L.V., Pahotina I.V. The strategy of selective breeding of durum wheat in Western Siberia. In: *Current trends in the development of agricultural science. Collection of scientific articles dedicated to the 50th anniversary of the Omsk ASC breeding center* (*Aktualnye napravleniya razvitiya agrarnoy nauki. Sbornik nauchnykh statey, posvyashchenny 50-letiyu selektsionnogo tsentra FGBNU "Omskiy ANTs")*. Omsk; 2020. p.78-94. [in Russian] (Евдокимов М.Г., Юсов В.С., Мешкова Л.В., Пахотина И.В. Стратегия селекции твердой яровой пшеницы в Западной Сибири. В кн.: *Актуальные направления развития аграрной науки. Сборник научных статей, посвященный 50-летию селекционного центра ФГБНУ «Омский АНЦ»*. Омск; 2020. С.78-94). URL: http://anc55.ru/wp-content/uploads/2020/09/sbornik-avgust_compressed.pdf [дата обращения: 23.10.2020].

Hovmøller M.S. GRRC report: Samples of stem rust infected wheat from Russia. 01/2017. Aarhus: Aarhus University; 2017. Available from: https://agro.au.dk/fileadmin/Country_report_Russia_-_August2017.pdf [accessed July 14, 2020].

Lyapunova O.A., Andreeva A.S. Cultivars and lines added to the gene pool of VIR's durum wheat collection in 2000–2019 *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(1):7-16. [in Russian] (Ляпунова О.А., Андреева А.С. Сорта и линии, пополнившие генофонд твердой пшеницы ВИР в 2000–2019 гг. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020; 181(1):7-16). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-1-7-16

Malchikov P.N., Myasnikova M.G., Shabolkina E.N., Anisimkina N.V., Chakheeva T.V. Prospects for improvement in the durum wheat breeding in Middle Volga region. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2014;16(5-3):1143-1152. [in Russian] (Мальчиков П.Н, Мясникова М.Г., Шаболкина Е.Н., Анисимкина Н.В., Чахеева Т.В. Перспективы улучшения качества твердой пшеницы в процессе селекции в Среднем Поволжье. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2014;16(5-3):1143-1152).

Merezhko A.F. (comp.). The system of genetic study of the source material for plant breeding: guidelines (Sistema geneticheskogo izucheniya iskhodnogo materiala dlya selektsii rasteniy: metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1984. [in Russian] (Система генетического изучения исходного материала для селекции растений: методические указания / сост. А.Ф. Мережко. Ленинград: ВИР; 1984).

Merezhko A.F., Udachin R.A., Zuev E.V., Filatenko A.A. Serbin A.A., Lyapunova O.A., Kosov V.Yu., Kurkiev U.K., Okhotnikova T.V., Navruzbekov N.A., Boguslavskiy R.L., Abdulaeva A.K., Chikida N.N., Mitrofanova O.P., Potokina S.A. Guidelines for the study of the world collection of wheat, *Aegilops* and triticale (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu mirovoy kollektsii pshenitsy, egilopsa i tritikale). A.F. Merezhko (ed.). St. Petersburg: VIR; 1997. [in Russian] (Мережко А.Ф., Удачин Р.А., Зуев Е.В., Филатенко А.А., Сербин А.А., Ляпунова О.А., Косов В.Ю., Куркиев У.К., Охотникова Т.В., Навруzбеков Н.А., Богу-

славский Р.Л., Абдулаева А.К., Чикида Н.Н., Митрофанова О.П., Потокина С.А. Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале: методические указания / под ред. А.Ф. Мережко. Санкт-Петербург: ВИР; 1999).

Mitrofanova O.P. Wheat genetic resources in Russia: current status and pre-breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):10-20. [in Russian] (Митрофанова О.П. Генетические ресурсы пшеницы в России: состояние и предселекционное изучение. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):10-20).

Rajaram S.M., van Ginkel M, Fischer R.A. CIMMYT's wheat breeding mega-environments. In: Z.S. Li, Z.Y. Xin (eds). *Proceedings of the Eighth International Wheat Genetics Symposium*. Beijing; 1994. p.1101-1106. Available from: https://www.researchgate.net/publication/303281451_CIMMYT's_wheat_breeding_mega-environments_ME [accessed July 10, 2020].

Syukov V.V., Zakharov V.G., Menibaev A.I. Ecological plant breeding: types and practice. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(5):534-536. [in Russian] (Сюков В.В., Захаров В.Г., Менибаев А.И. Экологическая селекция растений: типы и практика. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(5):534-536). DOI: 10.18699/VJ17.270

Trethowan R.M. Singh R.P, Huerta-Espino J., Crossa J., van Ginkel M., Coleoptile length variation of near-isogenic Rht lines of modern CIMMYT bread and durum wheats. *Field Crops Research*. 2001;70(3):167-176. DOI: 10.1016/S0378-4290(00)00153-2

Tsygankov I.G., Tsygankov V.I. The use of a variety of morphological features in the creation of environmentally sustainable varieties of spring wheat in Western Kazakhstan. *Bulletin of the Regional Network of Wheat Variety Promotion and Seed Production*. 2003;1(4):140-143. [in Russian] (Цыганков И.Г., Цыганков В.И. Использование разнообразия морфологических признаков при создании экологически устойчивых сортов яровой пшеницы в Западном Казахстане. *Вестник региональной сети по внедрению сортов пшеницы и семеноводству*. 2003;1(4):140-143).

Vavilov N.I. Scientific bases of wheat breeding (Nauchnye osnovy selektsii pshenitsy). Moscow; Leningrad: Selkhozgiz; 1935. [in Russian] (Вавилов Н.И. Научные основы селекции пшеницы. Москва; Ленинград: Сельхозгиз; 1935).

Yanchenko V.I., Rozova M.A., Melnik V.M. The use of the gene pool of durum spring wheat in the creation of highly adaptive varieties of the Siberian ecotype (Ispolzovaniye genofonda tverdoy yarovoy pshenitsy v vyyavlenii vysokoadaptivnykh sortov Sibirskogo ekotipa). In: *Materials of the 1st Central Asian Conference on Wheat, Almaty, June 10–13, 2003* (*Materialy 1-oy Tsentralno-Aziatskoy konferentsii po pshenitse, Almaty, 10–13 iyunya 2003 g.*). Almaty; 2003. p.151-152. [in Russian] (Янченко В.И., Розова М.А., Мельник В.М. Использование генофонда твердой яровой пшеницы в создании высокоадаптивных сортов Сибирского экотипа. В кн.: *Материалы 1-ой Центрально-Азиатской конференции по пшенице, Алматы, 10–13 июня 2003 г.* Алматы; 2003). С.151-152).

Информация об авторах

Вадим Станиславович Юсов, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, vs_ysov@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-4159-3872

Михаил Григорьевич Евдокимов, доктор сельскохозяйственных наук, главный научный сотрудник, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, misha-emg@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0001-9919-2329

Марина Николаевна Кирьякова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, m_kiriakova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-2911-1356

Денис Александрович Глушаков, младший научный сотрудник, Омский аграрный научный центр, 644012 Россия, Омск, пр. Королева, 26, denis189539@gmail.com, https://orcid.org/0000-0001-9192-5241

Information about the authors

Vadim S. Yusov, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Head of a Laboratory, Omsk Agrarian Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, vs_ysov@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-4159-3872

Mikhail G. Evdokimov, Dr. Sci. (Agriculture), Chief Researcher, Omsk Agrarian Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, misha-emg@rambler.ru,https://orcid.org/0000-0001-9919-2329

Marina N. Kiriakova, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, Omsk Agrarian Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, m_kiriakova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-2911-1356

Denis A. Glushakov, Associate Researcher, Omsk Agrarian Scientific Center, 26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia, denis189539@gmail.com, https://orcid.org/0000-0001-9192-5241

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 02.03.2021; одобрена после рецензирования 09.02.2022; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 02.03.2021; approved after reviewing on 09.02.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

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

Original article
UDC 577.121:633.13+543.544.3
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-104-117

CC BY

Assessment of oat varieties with different levels of breeding refinement from the Vavilov Institute's collection applying the method of metabolomic profiling

Igor G. Loskutov[1, 2], Tatyana V. Shelenga[1], Alexey V. Konarev[1], Valentina I. Khoreva[1], Yulia A. Kerv[1], Elena V. Blinova[1], Alexander A. Gnutikov[1], Alexander V. Rodionov[2, 3], Leonid L. Malyshev[1]

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

[2] *St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia*

[3] *Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

Corresponding author: Tatyana V. Shelenga, tatianashelenga@yandex.ru

Metabolomic profiling data obtained through gas chromatography coupled with mass spectrometry are presented. Thirty oat accessions from the collection of the N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic resources (VIR) served as the material for the research. Those accessions of Russian and French origin showed different degrees of breeding refinement: from local landraces (the early 1920s) and primitive cultigens (1920–1930s) to modern improved cultivars. Twenty-seven hulled and three naked oat varieties were selected for the study.

The main objective of the work was to identify differences among common oat varieties with different degrees of breeding refinement at the level of metabolomic profiles. The resulting data reflected the metabolic state of oat genotypes with different ecogeographic backgrounds. They were compared to assess the content of main metabolite groups important for the formation of the crop's stress resistance traits as well as nutritional, medicinal and dietary properties of oat grain products. The most informative indicators were identified (fucosterol, chiro-inositol, xylitol; undecylic, threonic, glutamic, ribonic and phosphoric acids; sorbose, fructose, glucose-3-phosphate, and myo-inositol), which helped to make statistically significant differentiation among oat accessions of different origin with various degrees of breeding refinement. Comparing metabolomic profiles of different oat variety groups (landraces, primitive cultigens, and modern cultivars, developed by Russian and French breeders) mirrored distinctive features of the trends followed by different plant breeding schools.

This study showed that breeding efforts to improve biochemical indicators in oat grain would require the use of the genetic diversity found in landraces and primitive cultigens collected or developed in the 1920–1930s. This diversity is still preserved and maintained in the global germplasm collection at VIR.

Keywords: *Avena sativa* L., landraces, primitive cultigens, improved cultivars

Acknowledgments: this work was supported by the Russian Foundation for Basic Research, Project No. 17-00-00340 (17-00-00336, 17-00-00337, 17-00-00338), and State Task No. 0662-2019-0006.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V., Khoreva V.I., Kerv Y.A., Blinova E.V., Gnutikov A.A., Rodionov A.V., Malyshev L.L. Assessment of oat varieties with different levels of breeding refinement from the Vavilov Institute's collection applying the method of metabolomic profiling. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):104-117. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-104-117

© Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V., Khoreva V.I., Kerv Yu.A., Blinova E.V., Gnutikov A.A., Rodionov A.V., Malyshev L.L., 2022

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-104-117

Дифференциация сортов овса из коллекции ВИР по степени селекционной проработки на основе метаболомного профилирования

И. Г. Лоскутов[1, 2], Т. В. Шеленга[1], А. В. Конарев[1], В. И. Хорева[1], Ю. А. Керв[1], Е. В. Блинова[1], А. А. Гнутиков[1], А. В. Родионов[2, 3], Л. Л. Малышев[1]

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

[2] *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

[3] *Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Татьяна Васильевна Шеленга, tatianashelenga@yandex.ru

Объектом данного исследования были 30 образцов овса из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР) российского и французского происхождения разного уровня селекционной проработки – местные (начало 1920-х годов), примитивные селекционные (1920–1930-х годов) и современные селекционные сорта.

Основная задача работы – выявление различий между сортами овса разной степени селекционной проработки на уровне метаболомных профилей. Полученные результаты отражали метаболическое состояние генотипов различного эколого-географического происхождения. Проведено сравнение по основным группам метаболитов, имеющим важное значение для формирования признаков устойчивости культуры к стрессорам, а также пищевых, лечебных, диетических достоинств зерновой продукции. Выделены наиболее информационно ценные признаки (фукостерол, хиро-инозитол, ксилит, ундециловая, треоновая, глутаминовая, рибоновая, фосфорная кислоты, сорбоза, фруктоза, глюкозо-3-фосфат, мио-инозитол), позволившие достоверно разделить образцы овса различного происхождения и с разной степенью селекционной проработки. Сравнение метаболомных профилей групп сортов овса российской и французской селекции – местных, примитивных, а также современных – отражает особенности направления работ различных селекционных школ.

Наше исследование показало, что при проведении селекционных работ на улучшение биохимических показателей зерновок овса необходимо использовать ресурсы генетического разнообразия российских местных и примитивных селекционных сортов, собранных и созданных в 20–30-е годы XX столетия, которые до настоящего времени сохраняются и поддерживаются в мировой коллекции ВИР.

Ключевые слова: *Avena sativa* L., местные, примитивные и селекционные сорта

Благодарности: работа проведена при поддержке РФФИ в рамках проекта № 17-00-00340 (17-00-00336, 17-00-00337, 17-00-00338) и Госзадания № 0662-2019-0006.

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

Для цитирования: Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., Хорева В.И., Керв Ю.А., Блинова Е.В., Гнутиков А.А., Родионов А.В., Малышев Л.Л. Дифференциация сортов овса из коллекции ВИР по степени селекционной проработки на основе метаболомного профилирования. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1)104-117. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-104-117

Introduction

Lately, qualitative indicators have been catching up with grain yield in their value for crop production. Traditional trends in cereal crop breeding are higher protein, lysine and starch content in grain, while its dietetic properties are gaining more and more attention among breeders. In addition to protein, cereal grains are rich in other compounds as well, including essential amino acids and antioxidants. Besides, the breeding value of source material is determined by the characteristics underpinning resistance to biotic and abiotic environmental stresses.

The thoughts published almost a hundred years ago by N.N. Ivanov and N.A. Bazilevskaya, Vavilov's associates and VIR's employees, characterized the present-day situation in the best of ways: "At present, a breeder who ignores chemistry while selecting cultivars… cannot work in the manner… that we now require. Such a breeder has already played his role in the history of plant breeding… Now he needs to rely on biochemistry with its entire arsenal of achievements and methods." (Ivanov, 1935, p. 991); "The modern industry is no longer satisfied with our offer of cultivars. One of the ways to solve this problem is the selection of forms found on the border of quantitative variations within a species, containing optimal amounts of the required chemical compound" (Bazilevskaya, 1935, p. 1038).

The most important chemical compounds that determine valuable dietary, medicinal and biological properties of cultivated plants are secondary metabolites and main products of primary metabolisms, such as polysaccharides, proteins and lipids. To measure the content of known bioactive compounds and search for new ones, plant genetic resources need to be screened using the most advanced techniques (Konarev, Horeva, 2000; Konarev et al., 2015; Horeva et al., 2018; Konarev et al., 2019).

The common oat (*Avena sativa* L.) is presently one of the most promising and popular crops in the context of its valuable properties that meet the requirements of 'functional food' producers and favor its use for animal feed or medical and prophylactic purposes (Loskutov, 2007; Leonova et al., 2008; Loskutov, Rines, 2011). Oat grain proteins are better balanced in their amino acid composition than those of other cereals. Oat oil contains unsaturated fatty acids essential for the human organism – linoleic, linolenic and arachidonic acids, aggregately composing the so-called 'vitamin F' (Loskutov, 2007; Leonova et al., 2008). Oat is also a valuable source of β-glucans, pectins, vitamin E, avenanthramides and other phenolic antioxidants, and phytosterols. The presence of these and other health-friendly bioactive compounds makes oat an indispensable ingredient in the human diet (Loskutov, 2007; Konarev et al., 2015; Leonova et al., 2020).

Metabolomic profiling one of the most significant methodological achievements in the past decades, which are (Lokhov, Archakov, 2008; Shulaev et al., 2008) effective in disclosing the 'implementation' mechanisms of such complex characters as resistance to stressors, in studying the dynamics of biochemical composition in ontogenesis, under various agricultural practices and growing conditions, and in the context of different cultivar attribution (specificity) of seeds, etc. (Konarev et al., 2019; Smolikova et al., 2015; Schauer, Fernie, 2006; Langridge, Fleury, 2011; Balmer et al., 2013).

Searching for known and unexplored compounds that directly or indirectly influence the solution of the human nutrition problems requires a detailed and scientifically informed study of plant genetic resources using high-performance biochemical techniques (Loskutov et al., 2017), which means "… to rely on biochemistry with its entire arsenal of achievements and methods." (Ivanov, 1935, p. 1003).

It is well known that crop wild relatives and closely related species are an inexhaustible source of valuable traits for new cultivars. VIR maintains a rich collection of wild oat species, which has been studied for many years, including analyzing biochemical indicators of quality, resistance to biotic and abiotic stressors, etc. (Konarev, Horeva, 2000; Loskutov, 2007; Loskutov et al., 2019; Leonova et al., 2008; Loskutov, Rines, 2011; Loskutov et al., 2017).

Metabolomic profiling of cultivated and wild oat grains showed that the range of variability in the content of the studied groups of compounds was considerably narrower in improved cultivars than in wild oat species. Metabolites were identified, whose content had decreased in the process of domestication, or which distinguished wild oat species from oat cultivars. It may be associated with the formation of environmental adaptability traits, such as resistance to diseases, pests, and abiotic stressors (Žilić et al., 2011; Loskutov et al., 2017). Several properties specific to adaptability could be lost in the breeding process that was aimed at the development of highly specialized lines and intensive-type cultivars, because such process entails a decrease in the genetic polymorphism of improved cultivars, compared with the plant population composition characteristic of wild species and local varieties produced by folk breeding (Shulaev et al., 2008; Perkowski et al., 2012; Gu et al., 2015; Loskutov et al., 2017).

Accumulation of certain metabolites in cells is associated with the integrated drought resistance mechanism in plants (Sánchez-Martín et al., 2015). The presence of other secondary metabolites in many cereal crops is linked with their resistance to diseases and pests (Shelenga et al. 2005, Bolton, 2009, Bushnell et al., 2009, Sitkin et al., 2013, Warth et al., 2015, Kokubo et al., 2017, Loskutov et al., 2019).

Statistical significance of the differences between metabolomic profiles of naked and hulled oats was confirmed mathematically. The revealed significant differences between naked and hulled oat accessions attest to genetic differentiation among common oat subspecies (Loskutov et al., 2020; Loskutov et al., 2017).

Previous findings (Harrigan et al., 2005; Hollywood et al., 2006; Shulaev, 2006; Yandeau-Nelson et al., 2015) verified that the specificity of a metabolomic profile is determined by the interplay between a certain genotype and environmental conditions (Žilić et al., 2011; Björck et al., 2012; Khakimov et al., 2014; Kokubo et al., 2017). It is a promising tool to identify relationships between biochemical indicators and genetic features in cereal crops and to open new opportunities for quality-targeted breeding efforts (Fernie, Schauer, 2009).

Analyzing grains of Polish landraces collected in close geographic proximity showed a distinct similarity in morphological characters and metabolomic profiles, although they differed much when judged by the results of a molecular-genetic analysis with the use of ISSR-markers. All three levels of analysis demonstrated the presence of selection resulting from environmental pressures, specifically the temperature pattern at the sites of origin of those landraces. The same research also showed the importance of coupling genetic polymorphism with metabolomic profiling, which markedly extended the description of the studied landraces (Boczkowska et al., 2017).

Research showed that the metabolomic approach opens new prospects for a complex study of crop genetic resources and their wild relatives – from identifying traits vitally important for breeders to solve fundamental problems of plant breeding, taxonomy, phylogeny, evolution, crops genetic resources identification, etc. (Loskutov et al., 2019).

Metabolomic profiling coupled with other modern 'omics' helps to solve crucial plant breeding problems that remained unsolved earlier, so the efforts of researchers should be targeted at the crops that have already been provided with detailed information on the wide-ranging expression of the studied characters (Langridge, Fleury, 2011; Jonas, de Koning, 2013).

The mQTL (metabolite quantitative trait loci) and mGWAS (metabolome-based GWAS) approaches will make it possible to analyze the nature of quantitative characters useful for plant breeding. Such analysis can produce information not only on the number of metabolites identified in plants but also on their interrelations among themselves and with other characters important for breeding, which may lead to the development of more rational models binding a certain metabolite to such indicators as plant productivity or quality of end products. Even more promising is the possibility to study the interplay among quantitative changes in metabolites and, as a consequence, the variation of the plant's phenotype (Carreno-Quintero et al., 2013). It is noteworthy that the ongoing research on metabolic responses to biotic and abiotic stresses has confirmed the potential efficiency of the breeding practice based on metabolomic profiling in the development of more stress-resistant crop cultivars (Fernie, Schauer, 2009). The role of such an approach in crop productivity and quality breeding is expected to become more and more important in the future (Hong et al., 2016).

Attempts to compare modern oat cultivars with earlier local and primitive varieties have never been ignored by experts: these attempts served to gain a deeper understanding of the oat's population structure and genetic architecture. Besides, a boost of interest has recently been observed towards studying crop landraces and old (forsaken) varieties due to the reduced diversity in the genetic base of contemporary cultivars. When such diversity was analyzed with the use of modern molecular-genetic techniques (SSR, AFLP or DArT), oat landraces and abandoned old varieties demonstrated a notably richer genetic diversity than modern cultivars in a wide range of studied traits. Research showed that landraces exceeded commercial oat cultivars in their genetic diversity, thus confirming the value of local varieties as breeding sources (He, Bjørnstad, 2012; Montilla-Bascón et al., 2013). Other scientists also ascertained that local varieties possessed a wider genetic diversity in the studied characters than modern cultivars preserved in the Polish genebank (Boczkowska et al., 2016). DNA markers were used to disclose differences between oat landraces and commercial cultivars developed through selection from the collection of NSGC (National Small Grains Germplasm Collection of the U.S. Department of Agriculture) (Winkler et al., 2016), while DNA microsatellites helped to find genetic differences between wild relatives, local varieties and contemporary cultivars of oat and barley preserved in the collections of Prague-Ruzyně Gene Bank and Agricultural Research Institute in Kroměřížc (Leišová et al., 2007).

The N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR) holds a large collection of the genus *Avena* L. (14,000 accessions), including wild species and a worldwide diversity of cultivated ones, represented by landrace populations, primitive (abandoned) cultigens, modern commercial cultivars, and breeding lines. All this germplasm is geographically diverse, having originated from all the continents. A complex study of this diversity helps to identify source material for breeding and distribute it to leading breeding centers of the Russian Federation where it could be included in their breeding programs (Loskutov, 2007; Loskutov, Rines, 2011).

This research aimed to study Russian and French oat varieties with various levels of breeding refinement using metabolomic profiling to find differences between groups of accessions and identify plant forms with a high content of compounds determining valuable nutritional and functional qualities of food products, which could be used to develop new oat cultivars.

Materials and methods

Thirty oat accessions of Russian and French origin with various breeding levels were selected from the VIR collection for analysis. This material included landraces (the early 1920s), primitive (obsolete) cultivars (primitive cultigens) selected from landraces (1920–1930s) and modern improved cultivars represented by 27 hulled and 3 naked oat varieties. Sowing, observations and harvesting were conducted according to the Guidelines for Studying and Conservation of the Global Barley and Oat Collection (Loskutov et al., 2012) under the conditions of Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR in 2018 and harvested at the stage of maturity. Cv. 'Privet' (k-14787, Moscow Province), approved for large-scale agricultural production in Leningrad Province, served as the reference; in the sowing pattern it was planted after every 20 plots. Sowing time was optimal for the area of studies. The plot square was 1 m^2. Table 1 presents the accessions of cultivated oats selected for the research.

Table 1. List of oat varieties from the VIR collection used as research material

Таблица 1. Список сортов овса из коллекции ВИР, использованных в качестве материала для исследования

VIR catalogue No.	Origin	Variety name
k-1461	Russia	Local
k-1512	Russia	Local
k-1539	Russia	Local
k-1711	Russia	Local
k-1733	Russia	Local
k-1670	France	Local
k-2108	France	Avoine Janne de Ardennes
k-2122	France	Avoine Nue Grosse**
k-2113	France	Avoine de Hiver
k-7795	France	Avoine Noire Intersable
k-11145	France	Trophee Vilmorin
k-14787	Russia	Privet

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

VIR catalogue No.	Origin	Variety name	VIR catalogue No.	Origin	Variety name
k-1722	France	Local	k-15276	Russia	Borrav 2
k-5336	France	Local	k-15439	Russia	Gavrosh**
k-5337	France	Local	k-15494	Russia	Medved
k-5338	France	Local	k-15495	Russia	Vsadnik
k-2199	Russia	Smolents	k-14516	France	Negrita
k-2306	Russia	Selektsionny 33	k-14641	France	Criniere
k-2896	Russia	Chervony	k-14712	France	Noire de Michamps
k-2919	Russia	Shatilovskiy	k-15399	France	Avoine Nue Renne**
k-2938	Russia	Zhelanny	k-15401	France	Chantilly

Note: * – 1–10 – landraces; 11–20 – primitive cultigens; 21–30 – modern improved cultivars;
** – naked oat varieties

Примечание: * – 1–10 – местные; 11–20 – примитивные селекционные; 21–30 – современные селекционные сорта;
** – голозерные сорта овса

Sample preparation and metabolomic profile analysis. A metabolomic profile was analyzed using gas chromatography with mass spectrometry according to a protocol (Perchuk et al., 2020). Ten grams from a mix of harvested seeds of each accession was milled in a Lab. mill-I preparation mill (Labor Muszeriparimuv, Hungary), then 0.2 g of powder was homogenized with appropriate amounts of methanol at the ratio of 1:10. The resulting extract was centrifuged at 14,000 rpm for 10 min, and 100 µL was evaporated using a CentriVap Concentrator (Labconco, USA). Then 50 µL of bis(trimethylsilyl) acetamide reagent was added to the solid residue and kept for 40 min under 100°C in a DigiBlock digester (Laboratory Devices, Inc., USA). Tricosane (normal hydrocarbon $C_{23}H_{48}$) was added as an internal standard in the following concentration: 1µg/µL. The analysis was performed on an HP-5MS capillary column (5% phenyl, 95% methylpolysiloxane, 30.0 m, 250.00 µm, 0.25 µm) using an Agilent 6850 gas chromatograph with a quadrupole mass selective detector Agilent 5975B VL MSD (Agilent Technologies, USA). Conditions of the analysis: helium flow – 1.5 mL/min; heating program – from +70°C up to +320°C; heating rate – 4°C/min; detector temperature – +250°C; injector temperature – +300°C; injection volume – 1.2 µL, with splitless flow. The peaks were registered on an Agilent 5975B mass selective detector in the total ion recording mode with a frequency of 1.8 scans per second within the range of 50–850 m/z. The recording of a chromatogram started after 4 min required for solvent removal and went on for 62 min. There were three biological and three analytical replications of the analysis, average data was obtained and used for statistical processing.

Deconvolution and metabolite identification were processed with AMDIS (Automated Mass Spectral Deconvolution and Identification System). Chemical compounds were identified by their mass spectra and retention indices using several databases. In addition to NIST2010 (National Institute of Standards and Technology, USA), the libraries of the Research Park of St. Petersburg University and the Komarov Botanical Institute of the RAS were also applied. These last two databases were developed as the result of previous standard-based chemical determination performed at St. Petersburg University and the Botanical Institute (Shtark et al., 2019, Puzanskiy et al., 2018, Smolikova et al., 2015). The retention indices (RI) were estimated by the calibration of saturated hydrocarbons with the number of carbon atoms ranging from 10 to 40. A semi-quantitative assay of the metabolite profiles was performed by calculation of the total ion peak areas with the internal standard method using UniChrom software (New Analytical Systems, Belarus, www.unichrom.com). The relative content of biochemical components is expressed in ppm DW (µg/g dry weight).

The results of the analysis were processed using STATISTICA 12.0 software for Windows. Statistical processing included calculation of main parameters of variation, analysis of variance, and classical discriminant analysis.

Results

Our research indicated that oat landraces contained higher levels of nucleosides (Table 2), which may be explained by the active metabolism of purine and pyrimidine bases (Deng, Ashihara, 2010), and of acylglycerols, associated with not only lipid metabolism but also stress resistance (Loskutov et al., 2020) as well as phytosterols, free fatty acids and oligosaccharides. On the other hand, this group of accessions demonstrated a lower amount of free amino acids and monosaccharides.

Grains of the primitive cultigens had higher relative contents of organic acids, free amino acids, polyols, monosaccharides and total sugars, and phenolic compounds, but lower levels of free fatty acids, acylglycerols and sugar derivatives (*α*-methyl glucofuranoside, and glucose-3-phosphate; see Table 1).

The grain of modern improved cultivars was observed to have the lowest content of phytosterols, nucleosides and phe-

Table 2. Main groups of metabolites in the grain of Russian and French oat varieties with different levels of breeding refinement (ppm DW)

Таблица 2. Основные группы метаболитов зерен русских и французских сортов с разной степенью селекционной проработки

Metabolic group	Landraces		Primitive cultigens		Modern improved cultivars	
	I*	II**	I	II	I	II
Total organic acids	694.8*** ± 69.1****		1044.0 ± 168.7		633.6 ± 36.0	
	670.5 ± 86.2	719.2 ± 117.4	1157.7 ± 333.7	930.2 ± 101.2	684.7 ± 29.1	582.5 ± 60.6
Total free amino acids	681.3 ± 113.1		918.7 ± 95.7		726.5 ± 108.7	
	679.7 ± 114.3	682.9 ± 210.9	818.8 ± 98.0	1018.5 ± 163.3	937.0 ± 152.9	515.9 ± 87.5
Total free fatty acids	4250.5 ± 393.5		3552.6 ± 257.5		4078.4 ± 566.9	
	3758.0 ± 468.1	4742.9 ± 597.0	4173.7 ± 306.8	2931.5 ± 105.9	3758.6 ± 679.1	4398.1 ± 966.3
Total acylglycerols	207.7 ± 26.4		181.9 ± 21.5		190.2 ± 23.2	
	194.0 ± 31.0	221.4 ± 45.7	215.2 ± 37.5	148.5 ± 10.5	183.6 ± 32.5	196.8 ± 36.7
Total polyols	2211.5 ± 174.2		3027.3 ± 818.4		2193.6 ± 170.5	
	2172.5 ± 320.1	2250.5 ± 182.4	3895.2 ± 1600.2	2159.4 ± 276.5	2103.5 ± 241.9	2283.7 ± 261.2
Total phytosterols	357.9 ± 31.8		292.5 ± 29.4		277.2 ± 35.0	
	406.2 ± 40.9	309.5 ± 41.4	267.8 ± 21.9	317.3 ± 55.6	274.2 ± 56.6	280.2 ± 48.0
Total mono saccharides	2543.9 ± 509.1		4091.9 ± 1322.5		2571.9 ± 431.3	
	3059.3 ± 966.3	2028.5 ± 315.7	5486.5 ± 2609.2	2697.4 ± 300.2	3129.4 ± 655.3	2014.4 ± 502.4
Total oligo saccharides	31324.1 ± 2212.9		31080.0 ± 1445.7		30495.6 ± 2157.9	
	31162.8 ± 4436.8	31485.4 ± 1529.0	31091.9 ± 1759.7	31068.2 ± 2511.6	34222.6 ± 1913.2	26768.5 ± 3217.0
Total sugar derivates	113.9 ± 21.5		111.9 ± 6.7		129.1 ± 19.8	
	153.2 ± 35.6	74.5 ± 5.4	108.9 ± 9.2	114.9 ± 10.8	108.4 ± 10.3	149.7 ± 38.1
Total sugars	33981.9 ± 1903.9		35283.9 ± 1559.1		33196.6 ± 2322.4	
	34375.3 ± 3806.8	33588.4 ± 1320.0	36687.2 ± 2128.6	33880.5 ± 2328.8	37460.5 ± 1615.2	28932.7 ± 3545.6
Total phenolic compounds	58.9 ± 22.3		74.9 ± 16.4		36.1 ± 4.4	
	72.1 ± 44.5	45.7 ± 13.3	67.7 ± 20.7	82.0 ± 27.4	42.6 ± 4.5	29.5 ± 6.6
Total nucleosides	35.7 ± 19.4		18.9 ± 1.9		14.9 ± 1.6	
	55.6 ± 38.6	15.7 ± 2.3	22.7 ± 2.2	15.2 ± 2.0	16.3 ± 0.9	13.5 ± 3.1

Note: * – Russian varieties; ** – French varieties, *** – arithmetic mean, **** –"±" – standard error of the arithmetic mean, ***** – metabolite content with statistically significant differences

Примечание: * – русские сорта; ** – французские сорта, *** – среднее арифметическое, **** – «±» – стандартная ошибка среднего арифметического, ***** – содержание метаболитов со статистически значимыми различиями

nolics, which may attest to a decrease in the synthesis of the compounds responsible for stress resistance (Loskutov et al., 2019). They also had the lowest relative content of organic acids, polyols, oligosaccharides, total sugars. Lower relative levels of organic acids in the grain of cultivated oats compared with wild species were observed by us earlier (Loskutov et al., 2017). The differences described above between groups of accessions taken in the study may reflect the breeding trend that had been followed in their development.

Russian primitive cultigens and modern improved cultivars showed higher relative values of organic acids; landraces and modern cultivars: phenolics; only landraces: phytosterols and sugar derivatives; primitive cultigens: free fatty acids, acylglycerols and polyols; modern cultivars: free amino acids, versus French varieties. Accessions of French origin contained more free fatty acids, acylglycerols, polyols; landraces and primitive cultigens: free amino acids; primitive cultigens and modern cultivars: phytosterols; primitive cultigens: phenolics; landraces: free organic acids and oligosaccharides; modern cultivars: sugar derivatives, versus the grain of Russian accessions. Compared with French varieties, relative levels of monosaccharides were higher in all accessions of Russian origin, while oligosaccharides were higher in Russian modern improved cultivars. The content of nucleosides was higher in the grain of Russian landraces, primitive cultigens and improved cultivars. The lowest total fatty acid content was observed in French primitive cultigens (see the Table 1).

In the organic acid group, malic, phosphoric and methylated derivative of phosphoric acid dominated in all accessions. The prevailing free amino acid for all accessions was tyrosine. Besides, French landraces and Russian modern improved cultivars had a higher content of α-alanine, while French primitive cultigens prevailed in α-alanine and valine. Main free fatty acids for all studied accessions were palmitic, oleic and linoleic acids. Dominating acylglycerols (monoacylglycerols) were MAG 1-C16:0 and MAG 1-C18:0. As for polyols, glycerol and dulcitol dominated in all oat accessions, while ononitol prevailed in Russian primitive cultigens. Among phytosterols, the most representative in the studied oat grains was sitosterol; besides, high content of fucosterol was recorded for the accessions of Russian landraces and French modern cultivars. Glucose was dominant among monosaccharides and sucrose among oligosaccharides. The highest content of glucose and raffinose was observed in Russian primitive cultigens, and that of sucrose in Russian modern improved cultivars. The prevailing phenolic compound for Russian landraces and French primitive cultigens was α-tocopherol; for Russian primitive cultigens and modern improved cultivars, quinic and 2,3-dihydroxybenzoic acids. All grains of the studied oat accessions contained the nucleoside uridine and adenosine.

The results of the analysis of variance helped to assess the statistical significance of the effect produced by the breeding process and origin on the biochemical composition of oat grains. The first source of variation was the degree of breeding refinement: landraces, cultigens obtained by primitive breeding, and modern improved cultivars; the second one was the differentiation of the accessions by their origin, Russian or French; the third, the combined effect of the first two sources on biochemical indicators of oat grain.

Of the studied 90 characters, statistically significant differences among the accessions with various levels of breeding refinement at $p = 0.05$ were observed in the content of fucosterol, chiro-inositol, xylitol, ethanolamine, GABA; glutamic, maleic, ribonic, phosphoric acids, and a total of organic acids. Differences close to significant ($p \leq 0,1$) were found in the content of threonic, nicotinic, ferulic, gluconic, tridecylic acids, and stigmasterol.

When the accessions of different origin were compared, significant differences were identified in the content of behenic, threonic, methyl malonic, nicotinic and ferulic acids, fructose, sorbose, glucose-3-phosphate and phthalate; differences close to significant in the content of myo-inositol, chiro-inositol, stigmasterol, caffeic, gluconic, lauric, pipecolic and ribonic acids, adenosine, tyrosine, and total sugars *en masse*.

Significant differences between the groups of oat accessions in the interplay Status × Origin, where 'Status' means the degree of breeding refinement and 'Origin' means countries of original cultivation, were registered in the content of fucosterol, chiro-inositol, xylitol, valine, glutamic, threonic, gluconic and ribonic acids, and sorbose. Differences close to significant were observed in the content of fructose, glucose-3-phosphate, and tridecylic, malic and phosphoric acids (Table 3).

Assessing the differentiated impact of the sources of variation (Status × Origin) on biochemical characters revealed their independent effects on the metabolomic profile of oat grains. The group of Russian primitive cultigens significantly differed from other groups in the largest number of indicators (methyl malonic, maleic, malic, threonic, ribonic, gluconic, tridecylic, behenic acids, fructose and sorbose), followed in descending order by Russian landraces and French primitive cultigens (ferulic, nicotinic, behenic acid, chiro-inositol, fucosterol, and phosphoric and glutamic acids, and valine, respectively), Russian and French modern improved cultivars (tridecylic acid and sorbose, and behenic acid and xylitol, respectively) (see the Table 3).

According to the results of the discriminant analysis, the most informative for plotting classificatory functions were such indicators as the levels of 3-hydroxypropionic, behenic and hydroxydecanoic acids, valine, xylitol, fucosterol, sorbose and maltose. The classification functions developed in the course of analysis helped to make a clear differentiation between Russian and French landraces ($\rho = 1$). All accessions of primitive cultigens and modern Russian cultivars also manifested explicit differentiation into groups (100% of correct solutions). It should be noted that one of the French modern cultivars (k-14641, 'Criniere') was close to French landraces in its biochemical composition. The grouping pattern was confirmed for 80% of the accessions representing French modern cultivars.

According to the calculated canonical variables (Table 4), each operational unit (oat grains accession) occupies a definite place on the classification 'tree'. In the first variable (Root 1, 79.4% of variance), the most informative indicators were the content of hydroxydecanoic acid and fucosterol. The first variable differentiates between Russian landraces and all other varieties. As for the second variable (Root 2, 13.2% of variance), the major role in variability is played by the levels of valine, behenic acid and sorbose; it differentiates primitive French cultigens. The third variable (Root 3, 5.3% of variance) includes 3-hydroxypropionic and hydroxydecanoic acids and xylitol; it determines the differences of French modern improved cultivars. The fourth variable (Root 4, 1.4% of variance) and the fifth variable (Root 5, 0.7% of variance) have little value for distinguishing the varieties.

Landraces of Russian and French origin formed separate groups (Figure). Four French modern improved cultivars exactly complied with their group, but the cultivar 'Medved' (k-15494) showed similarity with French landraces ($p = 0.679$). Scattering of the studied accessions under the impact of canonical variables was in line with the results of the discriminant analysis.

Table 3. **Metabolites that demonstrated statistically significant differences among oat accessions of different origin and breeding status (ppm DW)**

Таблица 3. **Метаболиты достоверно различающие образцы овса разного происхождения и разной степени селекционной проработки (ppm сухого веса)**

Character	Landraces		Primitive cultigens		Modern improved cultivars	
	I*	II**	I	II	I	II
Fucosterol	236.6 ± 26.9*****	81.3 ± 14.7	45.3 ± 7.8	75.9 ± 18.2	70.0 ± 18.2	113.7 ± 38.6
Chiro inositol	21.0 ± 6.9*****	8.7 ± 2.0	9.1 ± 0.6	5.2 ± 0.9	3.6 ± 0.5	5.2±1.1
Xylitol	16.7 ± 4.4	9.9 ± 2.7	14.9 ± 1.6	11.7 ± 3.8	17.6 ± 1.3	25.0 ± 2.5*****
Valine	59.2 ± 12.8	49.1 ± 18.5	60.8 ± 13.9	106.7 ± 13.6*****	81.5 ± 18.1	41.3 ± 8.4
Glutamic acid	7.6 ± 4.9	4.6 ± 3.6	27.3 ± 11.8	60.7 ± 22.4*****	29.9 ± 9.0	9.1 ± 6.0
Threonic acid	5.6 ± 1.1	5.6 ± 1.0	15.0 ± 4.6*****	6.3 ± 0.8	8.3 ± 1.6	4.3 ± 0.9
Gluconic acid	0.6 ± 0.6	0.0 ± 0.0*****	9.5 ± 5.5*****	0.9 ± 0.3	0.8 ± 0.4	0.3 ± 0.3
Ribonic acid	4.5 ± 2.5	3.2 ± 1.1*****	43.8 ± 21.5*****	13.1 ± 6.0	11.7 ± 4.1	3.5 ± 2.6
Sorbose	188.0 ± 25.2	161.2 ± 27.2	242.3 ± 38.1*****	214.0 ± 25.2	284.1 ± 47.2*****	144.8 ± 34.5
Fructose	702.7 ± 161.8	435.2 ± 91.2	899.1 ± 168.0*****	499.6 ± 66.2	595.8 ± 123.6	479.1 ± 41.9
Tridecylic acid	11.0 ± 1.1	14.2 ± 2.4	25.5 ± 3.7*****	14.6 ± 1.4	25.7 ± 7.9*****	16.8 ± 3.6
Malic acid	132.7 ± 17.8	120.8 ± 15.1	285.2 ± 105.2****	129.0 ± 17.4	118.9 ± 12.2	110.6 ± 13.3
Phosphoric acid	199.9 ± 46.3	285.2 ± 89.5	283.2 ± 40.9	430.1 ± 79.9*****	218.9 ± 22.0	182.9 ± 43.8
Methyl malonic acid	2.4 ± 0.7	2.6 ± 0.5	4.1 ± 0.6*****	1.6 ± 0.3	2.2 ± 0.2	1.6 ± 0.8
Maleic acid	3.1 ± 0.6	2.7 ± 0.5	5.5 ± 1.3*****	4.2 ± 0.8	3.0 ± 0.3	2.2 ± 0.9
Threonic acid	5.6 ± 1.1	5.6 ± 1.0	15.0 ± 4.6*****	6.3 ± 0.8	8.3 ± 1.6	4.3 ± 0.9
Behenic acid	6.0 ± 0.9*****	1.9 ± 1.2	6.0 ± 1.9*****	1.0 ± 1.0	3.5 ± 1.5	0.0 ± 0.0*****
Ferulic acid	3.3 ± 0.5*****	4.2 ± 0.5	4.7 ± 0.3	4.4 ± 0.3	3.9 ± 0.4	5.2 ± 0,2
Nicotinic acid	3.3 ± 0.5*****	4.2 ± 0.5	4.7 ± 0.3	4.4 ± 0.3	3.9 ± 0.4	5.2 ± 0.2

Note: * – Russian varieties; ** – French varieties, *** – arithmetic mean, **** – "±" – standard error of the arithmetic mean, ***** – metabolite content with statistically significant differences

Примечание: * – русские сорта; ** – французские сорта, *** – среднее арифметическое, **** – «±» – стандартная ошибка среднего арифметического, ***** – содержание метаболитов со статистически значимыми различиями

Table 4. Structure of canonical variables

Таблица 4. Структура канонических переменных

Effect	Function 1	Function 2	Function 3	Function 4	Function 5
3-Hydroxypropionic acid	0.938	–0.402	–0.924	–0.033	0.996
Valine	–0.650	–1.913	–0.082	0.487	–0.005
Behenic acid	–0.330	1.390	–0.390	–0.081	0.387
Hydroxydecanoic acid	–2.054	–1.060	1.098	0.246	–0.447
Xylitol	0.252	0.060	0.870	0.660	0.422
Fucosterol	–3.242	–0.065	–0.138	–0.057	–0.196
Sorbose	–0.688	1.519	–0.228	0.428	–0.610
Maltose	2.803	0.376	0.312	–0.252	0.433
Percentage of explained variance	**79.4**	**13.2**	**5.3**	**1.4**	**0.7**

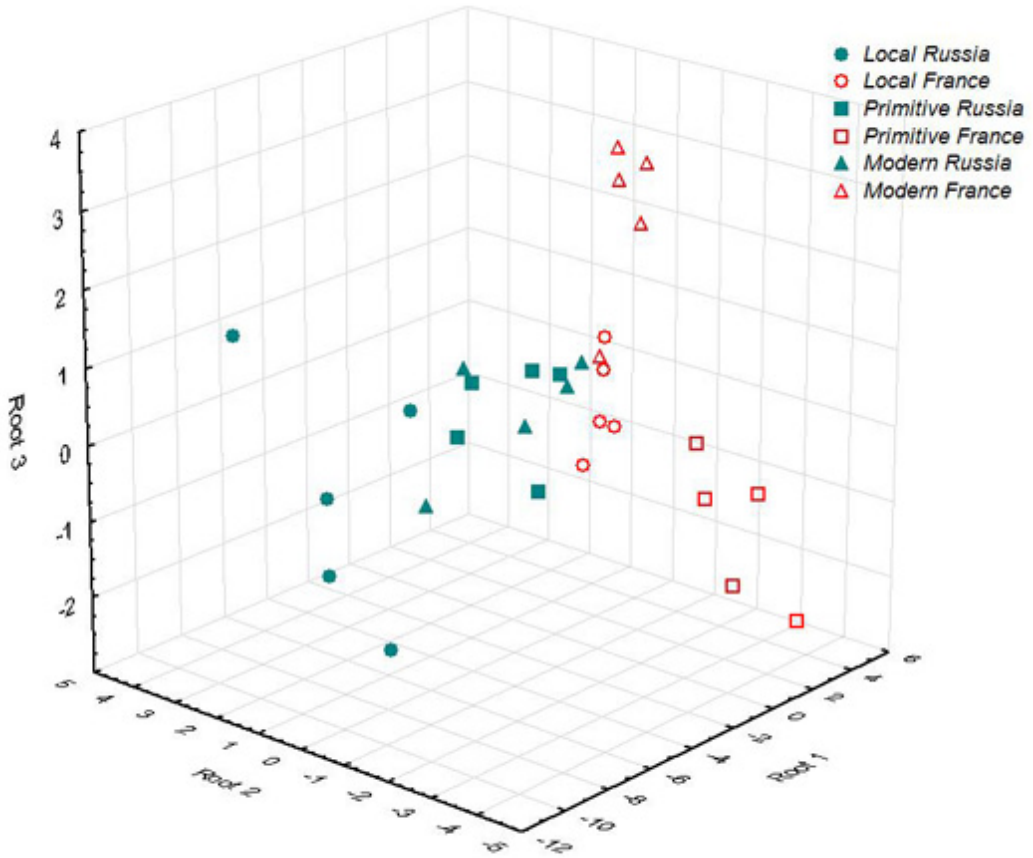


Figure. Scatterplot of the studied accessions in the space of the first three canonical axes:
circle – Local (landraces), square – Primitive (primitive cultigens), triangle – Modern varieties (modern improved cultivars); colored geometric figures – Russian origin, colorless – French

Рисунок. Диаграмма распределения изученных образцов в пространстве первых трех канонических осей:
круг – местные (ландрасы), квадрат – примитивные селекционные (сорта примитивной селекции), треугольник – современные селекционные сорта (современные улучшенные сорта); окрашенные геометрические фигуры – российское происхождение, неокрашенные – французское

Discussion

The investigation of biodiversity of the main cereal crops, including those that are part of the world genetic collections of plant resources in different countries, has been carried out unceasingly. An in-depth study of plant resources makes it possible to identify changes arising in the course of breeding work as well as to understand the features of approaches in the process of obtaining new cultivars with improved agronomic characteristics in various regions of the world. Unfortunately, programs for the conservation, studying and use of plant biodiversity are high-priced activities (Leišová et al., 2007), so any information on this topic is invaluable. Leišová et al. (2007) assessed the biodiversity of 330 oat varieties from the Research Institute of Crop Production Gene Bank (Czech Republic) collection using microsatellite analysis. Ninety-four oat accessions from the Albert Atterberg collection and genebanks mainly from Nordic countries and Germany were investigated covering different breeding periods by He and Bjørnstad (2012) using three different molecular maker techniques (SSR and DArT markers, and AFLP assay). These studies showed the influence of the degree of breeding refinement and geographic location of origin on the differences among oat varieties. The study by Winkler et al. (2016), encompassing 1000 oat landraces and accessions of uncertain improvement status from the USDA National Small Grains Collection, confirmed the effect of origin on the differences among oat accessions. Montilla-Bascón et al. analyzed the genetic diversity among 177 oat accessions, including both white and red oat landraces, and 36 commercial cultivars provided by the Plant Genetic Resources Center (CRF-INIA, Madrid, Spain) and the Andalusian Network of Agriculture Experimentation (RAEA), using simple sequence repeat (SSR) loci, found significant differences between commercial cultivars, red and white oat landraces (Montilla-Bascón et al., 2013). Leišová et al. (2007) showed negative impacts of oat breeding on the genetic diversity of oat varieties, previously observed by Fu et al. (2003). Boczkowska et al. (2016), with their estimation of the genetic diversity of the 91 oat landraces stored in the Polish gene bank, confirmed that oat landraces were characterized by high genetic diversity. Almost all the above-mentioned studies confirm the decrease in the genetic diversity of modern oat cultivars compared to landraces. This phenomenon can be explained by the methodological features of the ongoing breeding work targeted at the development of oat cultivars with a certain set of useful agronomic traits, as well as by the fact that different populations may exhibit different diversity trends due to local breeding strategies and germplasm conservation efforts, and genetic erosion (van de Wouw et al., 2010).

The differences disclosed in this study between the accessions of oat landraces, primitive cultigens and modern improved cultivars of Russian and French origin from the VIR collection using metabolomic profiling confirmed the data obtained earlier for analogous groups of varieties (Leišová et al., 2007; He, Bjørnstad, 2012; Montilla-Bascón et al., 2013; Boczkowska et al., 2016; Winkler et al., 2016). The results of our research show that such methodological approach makes it possible to identify variations in biochemical components of oat grain, which were induced by different levels of breeding refinement in the studied oat accessions. Comparing differentiations between landraces, primitive cultigens, and modern improved cultivars provides an opportunity to assess the practical significance of contemporary breeding trends using biochemical parameters and correct them when necessary.

Conclusion

In the process of studying, the most informative indicators were identified, making it possible to effectuate statistically significant differentiation among the studied oat accessions with different levels of breeding refinement and of different origin. The group of Russian primitive cultigens significantly differed from the other groups in having the highest number of biochemical indicators. Russian landraces and French primitive cultigens were also distinguished by the group of traits. Comparing metabolomic profiles of the studied oat variety groups – landraces, primitive cultigens, and improved cultivars of Russian and French origin – highlighted the breeding trends followed by different schools of oat breeders, with their specific methodological approaches, intensities of breeding efforts, and individual principles of genotype selection that depended in many ways on the techniques of their identification.

Thus, the obtained results show that further breeding efforts targeted at the improvement of biochemical parameters in oat grain would be more effective if they employ the genetic diversity of landraces and primitive cultigens collected or developed in the 1920–1930s, which have been preserved and maintained in the VIR global collection until now.

References / Литература

Balmer D., Flors V., Glauser G., Mauch-Mani B. Metabolomics of cereals under biotic stress: current knowledge and techniques. *Frontiers in Plant Science*. 2013;4:82. DOI: 10.3389/fpls.2013.00082

Bazilevskaya N.A. Breeding for chemical composition (Selektsiya na khimicheskiy sostav). In: N.I. Vavilov (ed.). *Theoretical principles of plant breeding. Vol. 1. General plant production* (*Teoreticheskiye osnovy selektsii. T. 1. Obshcheye rasteniyevodstvo*). Moscow; Leningrad: GIZ; 1935. p.1017-1043. [in Russian] (Базилевская Н.А. Селекция на химический состав. В кн.: *Теоретические основы селекции растений. Т. 1. Общее растениеводство* / под ред. Н.И. Вавилова. Москва; Ленинград: ГИЗ; 1935. С.1017-1043).

Björck I., Östman E., Kristensen M., Anson N.M., Price R.K., Haenen G.R.M.M. et al. Cereal grains for nutrition and health benefits: overview of results from *in vitro*, animal and human studies in the HEALTHGRAIN project. *Trends in Food Science and Technology*. 2012;25(2):87-100. DOI: 10.1016/j.tifs.2011.11.005

Boczkowska M., Łapiński B., Kordulasińska I., Dostatny D.F., Czembor J.H. Promoting the use of common oat genetic resources through diversity analysis and core collection construction. *PLoS ONE*. 2016;11(12):e0167855. DOI: 10.1371/journal.pone.0167855

Boczkowska M., Zebrowski J., Nowosielski J., Kordulasinska I., Nowosielska D., Podyma W. Environmentally-related genotypic, phenotypic and metabolic diversity of oat (*Avena sativa* L.) landraces based on 67 Polish accessions. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2017;64(8):1829-1840. DOI: 10.1007/s10722-017-0555-8

Bolton M.D. Primary metabolism and plant defense – fuel for the fire. *Molecular Plant–Microbe Interactions*. 2009;22(5):487-497. DOI: 10.1094/MPMI-22-5-0487

Bushnell W.R., Perkins-Veazie P., Russo V.M., Collins J., Seeland T.M. Effects of deoxynivalenol on content of chloroplast pigments in barley leaf tissues. *Phytopathology*. 2009;100(1):33-41. DOI: 10.1094/phyto-100-1-0033

Carreno-Quintero N., Bouwmeester H.J., Keurentjes J.J. Genetic analysis of metabolome–phenotype interactions: from model to crop species. *Trends in Genetics*. 2013;29(1):41-50. DOI: 10.1016/j.tig.2012.09.006

Deng W.W., Ashihara H. Profiles of purine metabolism in leaves and roots of *Camellia sinensis* seedlings. *Plant and Cell Physiology*. 2010;51(12):2105-2118. DOI: 10.1093/pcp/pcq175

Fernie A.R., Schauer N. Metabolomics-assisted breeding: a viable option for crop improvement? *Trends in Genetics*. 2009;25(1):39-48. DOI: 10.1016/j.tig.2008.10.010

Fu Y.B., Peterson G.W., Scoles G., Rossnagel B., Schoen D.J., Richards K.W. Allelic diversity changes in 96 Canadian oat cultivars released from 1886 to 2001. *Crop Science*. 2003;43(6):1989-1995. DOI: 10.2135/cropsci2003.1989

Gu J., Jing L., Ma X., Zhang Z., Guo Q., Li Y. GC–TOF-MS-based serum metabolomic investigations of naked oat bran supplementation in high-fat-diet-induced dyslipidemic rats. *The Journal of Nutritional Biochemistry*. 2015;26(12):1509-1519. DOI: 10.1016/j.jnutbio.2015.07.019

Harrigan G.G., Brackett D.J., Boros L.G. Medicinal chemistry, metabolic profiling and drug target discovery: a role for metabolic profiling in reverse pharmacology and chemical genetics. *Mini-Reviews in Medicinal Chemistry*. 2005;5(1):13-20. DOI: 10.2174/1389557053402800

He X., Bjørnstad Å. Diversity of North European oat analyzed by SSR, AFLP and DArT markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 2012;125(1):57-70. DOI: 10.1007/s00122-012-1816-8

Hollywood K., Brison D.R., Goodacre R. Metabolomics: current technologies and future trends. *Proteomics*. 2006;6(17):4716-4723. DOI: 10.1002/pmic.200600106

Hong J., Yang L., Zhang D., Shi J. Plant metabolomics: an indispensable system biology tool for plant science. *International Journal of Molecular Sciences*. 2016;17(6):767. DOI: 10.3390/ijms17060767

Horeva V.I., Shelenga T.V., Blinova E.V., Konarev A.V., Loskutov I.G. Catalogue of the VIR global collection. Issue 876. Oats: biochemical characteristics of the accessions. St Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Хорева В.И., Шеленга Т.В., Блинова Е.В., Конарев А.В., Лоскутов И.Г. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 876. Овес: биохимическая характеристика образцов. Санкт-Петербург: ВИР; 2018).

Ivanov N.N. Biochemical principles of plant breeding (Biokhimicheskiye osnovy selektsii rasteniy). In: N.I. Vavilov (ed.). *Theoretical principles of plant breeding. Vol. 1. General plant production (Teoreticheskiye osnovy selektsii. T. 1. Obshcheye rasteniyevodstvo).* Moscow; Leningrad: GIZ; 1935. p.991-1016. [in Russian] (Иванов Н.Н. Биохимические основы селекции растений. В кн.: *Теоретические основы селекции растений. Т. 1. Общее растениеводство /* под ред. Н.И. Вавилова. Москва; Ленинград: ГИЗ; 1935. С.991-1016).

Jonas E, de Koning D.J. Does genomic selection have a future in plant breeding? *Trends in Biotechnology*. 2013;31(9):497-504. DOI: 10.1016/j.tibtech.2013.06.003

Khakimov B., Bak S., Engelsen S.B. High-throughput cereal metabolomics: current analytical technologies, challenges and perspectives. *Journal of Cereal Science*. 2014;59(3):393-418. DOI: 10.1016/j.jcs.2013.10.002

Kokubo Y., Nishizaka M., Ube N., Yabuta Y., Tebayashi S., Ueno K et al. Distribution of the tryptophan pathway-derived defensive secondary metabolites gramine and benzoxazinones in Poaceae. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemystry*. 2017;81(3):431-440. DOI: 10.1080/09168451.2016.1256758

Konarev A.V., Horeva V.I. Biochemical research into plant genetic resources at VIR. (Biokhimicheskiye issledovaniya geneticheskikh resursov rasteniy v VIRe). St. Petersburg: VIR; 2000. [in Russian] (Конарев А.В., Хорева В.И. Биохимические исследования генетических ресурсов растений в ВИРе. Санкт-Петербург: ВИР; 2000).

Konarev A.V., Loskutov I.G., Shelenga T.V., Horeva V.I., Konarev Al.V. Plant genetic resources as an inexhaustible source of healthy food products. *Agrarian Russia*. 2019;(2):38-48. [in Russian] (Конарев А.В., Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Хорева В.И., Конарев Ал.В. Генетические ресурсы растений как неиссякаемый источник продуктов здорового питания. *Аграрная Россия*. 2019;(2):38-48). DOI: 10.30906/1999-5636-2019-2-38-48

Konarev A.V., Shelenga T.V., Perchuk I.N., Blinova E.V., Loskutov I.G. Characteristic of oat diversity (genus *Avena* L.) from the collection of N.I. Vavilov All-Russia Research Institute of Plants – an initial material for oat *Fusarium* resistance selection. *Agrarian Russia*. 2015;(5):2-10. [in Russian] (Конарев А.В., Шеленга Т.В., Перчук И.Н., Блинова Е.В., Лоскутов И.Г. Характеристика разнообразия овса (*Avena* L.) из коллекции ВИР – исходного материала для селекции на устойчивость к фузариозу. *Аграрная Россия*. 2015;(5):2-10).

Langridge P., Fleury D. Making the most of 'omics' for crop breeding. *Trends in Biotechnology.* 2011;29(1):33-40. DOI: 10.1016/j.tibtech.2010.09.006

Leišová L., Kučera L., Dotlačil L. Genetic resources of barley and oat characterised by microsatellites. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2007;43:97-104. DOI: 10.17221/2070-CJGPB

Leonova S.L., Gnutikov A.A, Loskutov I.G., Blinova E.V., Gustafsson K.E., Olsson O. Diversity of avenanthramide content in wild and cultivated oats. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(1):30-47. [in Russian] (Леонова С.Л., Гнутиков А.А., Лоскутов И.Г., Блинова Е.В., Густафссон К.Э., Олссон О. Разнообразие содержания авенантрамидов у культурного и дикого овса. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(1):30-47). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-1-30-47

Leonova S.L., Shelenga T.V., Hamberg M., Konarev A.A, Loskutov I.G., Carlsson A.S. Analysis of oil composition in cultivars and wild species of oat (*Avena* sp.). *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2008;56(17):7983-7991. DOI: 10.1021/jf800761c

Lokhov P.G., Archakov A.I. Mass spectrometry methods in metabolomics. *Biomeditsinskaya khimiya = Biomedical Chemistry*. 2008;54(5):497-511. [in Russian] (Лохов П.Г., Арчаков А.И. Масс-спектрометрические методы в метаболомике. *Биомедицинская химия*. 2008;54(5):497-511).

Loskutov I.G. Oat (*Avena* L.). Distribution, systematics, evolution, and breeding value (Oves (*Avena* L.). Rasprostraneniye, sistematika, evolyutsiya i selekstionnaya tsennost). St Petersburg: VIR; 2007. [in Russian] (Лоскутов И.Г. Овес (*Avena* L.). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. Санкт-Петербург: ВИР; 2007).

Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V. Guidelines for the study and conservation of the global collection of bar-

ley and oats (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i sokhraneniyu mirovoy kollektsii yachmenya i ovsa). St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).

Loskutov I.G., Rines H.W. *Avena*. In: C. Kole (ed.). Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources: Cereals. Heidelberg; Berlin: Springer; 2011. p.109-184. DOI: 10.1007/978-3-642-14228-4_3

Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V., Horeva V.I., Shavarda A.L., Blinova E.V. et al. Biochemical aspects of interactions between fungi and plants: a case study of *Fusarium* in oats. (Biokhimicheskiye aspekty vzaimodeystviya gribov i rasteniy: na primere fuzarioza ovsa). *Agricultural Biology*. 2019;54(3):575-588. [in Russian] Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., Хорева В.И., Шаварда А.Л., Блинова Е.В. и др. Биохимические аспекты взаимоотношений грибов и растений на примере фузариоза овса. *Сельскохозяйственная биология*. 2019;54(3):575-588). DOI:10.15389/agrobiology.2019.3.575rus

Loskutov I.G., Shelenga T.V., Konarev A.V., Shavarda A.L., Blinova E.V., Dzubenko N.I. The metabolomic approach to the comparative analysis of wild and cultivated species of oats (*Avena* L.). *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2017;7(5):501-508. DOI: 10.1134/s2079059717050136

Loskutov I.G., Shelenga T.V, Konarev A.V., Vargach Yu.I., Porokhovinova E.A., Blinova E.V. et al. Modern approach of structuring the variety diversity of the naked and covered forms of cultural oats (*Avena sativa* L.). *Ecological Genetics*. 2020;18(1):27-41. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Шеленга Т.В., Конарев А.В., Варгач Ю.И., Пороховинова Е.А., Блинова Е.В. и др. Новый подход к структурированию сортового разнообразия голозерных и пленчатых форм культурного овса (*Avena sativa* L.). *Экологическая генетика*. 2020;18(1):27-41). DOI: 10.17816/ecogen12977

Loskutov I.G., Shelenga T.V., Rodionov A.V., Khoreva V.I., Blinova E.V., Konarev A.V. et al. Application of metabolomic analysis in exploration of plant genetic resources. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. Natural, Exact, and Applied Sciences*. 2019;73(6):494-501. DOI: 10.2478/prolas-2019-0076

Montilla-Bascón G., Sánchez-Martín J., Rispail N., Rubiales D., Mur L., Langdon T. et al. Genetic diversity and population structure among oat cultivars and landraces. *Plant Molecular Biology Reporter*. 2013;31(6):1305-1314. DOI: 10.1007/s11105-013-0598-8

Perchuk I., Shelenga T., Gurkina M., Miroshnichenko E., Burlyaeva M. Composition of primary and secondary metabolite compounds in seeds and pods of asparagus bean (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) from China. *Molecules*. 2020;25(17):3778. DOI: 10.3390/molecules25173778

Perkowski J., Stuper K., Buúko M., Góral T., Kaczmarek A., Jeleñ H. Differences in metabolomic profiles of the naturally contaminated grain of barley, oats and rye. *Journal of Cereal Science*. 2012;56(3):544-551. DOI: 10.1016/j.jcs.2012.07.012

Puzanskiy R., Tarakhovskaya E.R., Shavarda A., Shishova M. Metabolomic and physiological changes of *Chlamydomonas reinhardtii* (Chlorophyceae, Chlorophyta) during batch culture development. *Journal of Applied Phycology*. 2018;30(2):803-818. DOI: 10.1007/s10811-017-1326-9

Sánchez-Martín J., Heald J., Kingston-Smith A., Winters A., Rubiales D., Sanz M. et al. A metabolomic study in oats (*Avena sativa*) highlights a drought tolerance mechanism based upon salicylate signalling pathways and the modulation of carbon, antioxidant and photo-oxidative metabolism. *Plant, Cell and Environment*. 2015;38(7):1434-1452. DOI: 10.1111/pce.12501

Schauer N., Fernie A.R. Plant metabolomics: towards biological function and mechanism. *Trends in Plant Science*. 2006;11(10):508-516. DOI:10.1016/j.tplants.2006.08.007

Shelenga T.V., Konarev A.V., Dzyubenko N.I., Malyshev L.L., Takai T. Characteristics of meadow fescue accessions from the collection of the N.I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, containing symbiotic endophyte fungi of the genus *Neotyphodium* (Izucheniye obraztsov ovsyanitsy lugovoy iz kollektsii VNII rasteniyevodstva im. N.I. Vavilova, soderzhashchikh endofitnye griby roda *Neotyphodium*). *Agrarian Russia*. 2005;(2):36-42. [in Russian] (Шеленга Т.В., Конарев А.В., Дзюбенко Н.И., Малышев Л.Л., Такай Т. Характеристика образцов овсяницы луговой из коллекции ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, содержащих симбиотические грибы-эндофиты рода *Neotyphodium*. *Аграрная Россия*. 2005;(2):36-42).

Shulaev V. Metabolomics technology and bioinformatics. *Briefings in Bioinformatics.* 2006;7(2):128-139. DOI: 10.1093/bib/bbl012

Shulaev V., Cortes D., Miller G., Mittler R. Metabolomics for plant stress response. *Physiologia Plantarum*. 2008;132(2):199-208. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2007.01025.x

Shtark O.Y., Puzanskiy R.K., Avdeeva G.S., Yurkov A.P., Smolikova G.N., Yemelyanov V.V. et al. Metabolic alterations in pea leaves during arbuscular mycorrhiza development. *PeerJ*. 2019;7:e7495. DOI: 10.7717/peerj.7495

Sitkin S.I., Tkachenko E.I., Vakhitov T.Y., Oreshko L.S., Zhigalova T.N. Serum metabolome by gas chromatography – mass spectrometry (GS–MS) in ulcerative colitis and celiac disease. *Experimental and Clinical Gastroenterology*. 2013;(12):44-57. [in Russian] (Ситкин С.И., Ткаченко Е.И., Вахитов Т.Ю., Орешко Л.С., Жигалова Т.Н. Метаболом сыворотки крови по данным газовой хроматографии – масс-спектрометрии (ГХ-МС) у пациентов с язвенным колитом и больных целиакией. *Экспериментальная и клиническая гастроэнтерология*. 2013;(12): 44-57).

Smolikova G.N., Shavarda A.L., Alekseichuk I.V., Chantseva V.V., Medvedev S.S. The metabolomic approach to the assessment of cultivar specificity of *Brassica napus* L. seeds. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2015;19:121-127 [in Russian] (Смоликова Г.Н., Шаварда А.Л., Алексейчук И.В., Чанцева В.В., Медведев С.С. Метаболомный подход к оценке сортовой специфичности семян *Brassica napus* L. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2015;19(1):121-127).

Warth B., Parich A., Bueschl C., Schoefbeck D., Neumann N.K.N., Kluger B. et al. GC–MS based targeted metabolic profiling identifies changes in the wheat metabolome following deoxynivalenol treatment. *Metabolomics*. 2015;11(3):722-738. DOI: 10.1007/s11306-014-0731-1

Winkler L.R., Bonman J.M., Chao S., Yimer B.A., Bockelman H., Klos K.E. Population structure and genotype–phenotype associations in a collection of oat landraces and historic cultivars. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:1077. DOI: 10.3389/fpls.2016.01077

Van de Wouw M., van Hintum T., Kik C., van Treuren R., Visser B. Genetic diversity trends in twentieth century crop cultivars: a meta-analysis. *Theoretical and Applied Genetics*. 2010;120(6):1241-52. DOI: 10.1007/s00122-009-1252-6

Yandeau-Nelson M.D., Lauter N., Zabotina O.A. Advances in metabolomic applications in plant genetics and breeding. *CAB Reviews*. 2015;10(040):1-15. DOI: 10.1079/pavsnnr201510040

Žilić S., Šukalović V.H., Dodig D., Maksimović V., Maksimović M., Basić Z. Antioxidant activity of small grain cereals caused by phenolics and lipid soluble antioxidants. *Journal of Cereal Science*. 2011;54(3):417-424. DOI: 10.1016/j.jcs.2011.08.006

Information about the authors

Igor G. Loskutov, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Head of a Department, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, Professor, Faculty of Biology, St. Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya Emb.., St. Petersburg 199034, Russia, i.loskutov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-9250-7225

Tatyana V. Shelenga, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, tatianashelenga@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-3992-5353

Alexey V. Konarev, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Head of a Department, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, a.konarev@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-2938-1014

Valentina I. Khoreva, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, horeva43@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-2762-2777

Yulia A. Kerv, Cand. Sci. (Biology), Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, kerv@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3728-6968

Elena V. Blinova, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.blinova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8898-4926

Alexander A. Gnutikov, Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, a.gnutikov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-5264-5594

Alexander V. Rodionov, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Head of a Laboratory, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, Professor, Faculty of Biology, St. Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya Emb.., St. Petersburg 199034, Russia, avrodionov@binran.ru, https://orcid.org/0000-0003-1146-1622

Leonid L. Malyshev, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, l.malyshev@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8595-1336

Информация об авторах

Игорь Градиславович Лоскутов, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, профессор, биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9, i.loskutov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-9250-7225

Татьяна Васильевна Шеленга, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, tatianashelenga@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-3992-5353

Алексей Васильевич Конарев, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, a.konarev@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-2938-1014

Валентина Ивановна Хорева, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, horeva43@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-2762-2777

Юлия Андреевна Керв, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, kerv@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3728-6968

Елена Владимировна Блинова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.blinova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8898-4926

Александр Александрович Гнутиков, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, a.gnutikov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-5264-5594

Александр Викентьевич Родионов, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующий лабораторией, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 2, профессор, биологический факультет, Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9, avrodionov@binran.ru, https://orcid.org/0000-0003-1146-1622

Леонид Леонидович Малышев, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, l.malyshev@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8595-1336

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.
Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.
Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

The article was submitted on 01.07.2021; approved after reviewing on 14.02.2022; accepted for publication on 28.02.2022.
Статья поступила в редакцию 01.07.2021; одобрена после рецензирования 14.02.2022; принята к публикации 28.02.2022.

Научная статья
УДК 633.111.1:57.032
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-118-126

CC BY

Исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на качество зерна в условиях севера Среднего Поволжья

И. Д. Фадеева[1], И. Ю. Игнатьева[1], А. Г. Хакимова[2], О. П. Митрофанова[2]

[1] Федеральный исследовательский центр Казанский научный центр Российской академии наук, Казань, Россия

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

Автор, ответственный за переписку: Ольга Павловна Митрофанова, o.mitrofanova@vir.nw.ru

Актуальность. Создание сортов с высокой стабильной урожайностью и высоким качеством зерна – основные направления селекции пшеницы. Цель исследования – охарактеризовать набор образцов озимой мягкой пшеницы из коллекций ВИР и ТатНИИСХ ФИЦ КазНЦ РАН по урожайности, содержанию белка в зерне (P, %) и набухаемости муки в уксусной кислоте (S, мл); отобрать лучшие образцы по комплексу этих признаков для включения в программу скрещиваний.
Материалы и методы. В условиях севера Среднего Поволжья проведено трехлетнее (2016–2019 гг.) изучение 23 образцов озимой мягкой пшеницы по названным выше признакам с использованием общепринятых методов.
Результаты и заключение. Урожайность образцов варьировала по годам изучения, однако ни один из них не превзошел по этому признаку сорт-стандарт 'Казанская 560'. Значения содержания белка в зерне у образцов были средними и высокими. Стабильно высокое содержание белка в зерне (15,1–16,1%) имели образцы 'TAW 42971/80' (к-58363, Германия); 'Лютесценс 471 H8' (Казахстан); 'Rita' (к-58057), 'Scotty' (к-59322) и 'Nelson' из США; 'Московская 39' (к-65160, Россия); 'Bilotserkivchanka' (к-64330) и 'Barkan' (к-64495) из Украины. Величина показателя набухаемости муки в уксусной кислоте у образцов не опускалась ниже 50 мл, что свидетельствовало о формировании зерна с высоким качеством. На это указывал также индекс качества белка, определяемый отношением S : P; он колебался от 3,6 до 4,7. Отобраны образцы – источники высокого качества белка для использования в селекции: 'CDC Clair' (к-64168, Канада), 'Лютесценс 471 H8' (Казахстан), 'Московская 39' (Россия), 'Barkan' и 'Favorytka' (к-64337) из Украины.

Ключевые слова: образец, урожайность, содержание белка, набухаемость муки в уксусной кислоте, индекс качества белка

Благодарности: работа выполнена в рамках государственных заданий по тематическим планам: ВИР, проект № 0481-2022-0001 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве»; ТатНИИСХ – обособленное структурное подразделение ФИЦ КазНЦ РАН № АААА-А18-118031390148-1 «Мобилизация генетических ресурсов растений и животных, создание новаций, обеспечивающих производство биологически ценных продуктов питания с максимальной безопасностью для здоровья человека и окружающей среды».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Фадеева И.Д., Игнатьева И.Ю., Хакимова А.Г., Митрофанова О.П. Исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на качество зерна в условиях севера Среднего Поволжья. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):118-126. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-118-126

© Фадеева И.Д., Игнатьева И.Ю., Хакимова А.Г., Митрофанова О.П., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-118-126

Source material for breeding winter bread wheat for grain quality in the north of the Middle Volga Region

Irina D. Fadeeva[1], Irina Yu. Ignatieva[1], Anida G. Khakimova[2], Olga P. Mitrofanova[2]

[1] *Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Kazan, Russia*

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

Corresponding author: Olga P. Mitrofanova, o.mitrofanova@vir.nw.ru

Background. Development of cultivars with high stable yields and high grain quality is the main trend in wheat breeding. The aim of this study was to characterize a set of winter bread wheat accessions from the VIR collection and the working collection of Kazan Scientific Center in terms of their yield, protein content in grain (P, %), and swelling of flour in acetic acid (S, ml), and select the best accessions for the combination of these characters for use in a crossbreeding program.
Materials and methods. Twenty-three winter bread wheat accessions were studied for the abovementioned characters in the north of the Middle Volga Region using conventional techniques. The study lasted three years (2016–2019).
Results and conclusion. The yield of the accessions varied across the years of studies; however, none of them surpassed the reference cv. 'Kazanskaya 560'. The values of protein content in grain were medium or high. The following accessions had high and stable levels of protein content in grain (15.1–16.1%): 'TAW 42971/80' (k-58363, Germany); 'Lutescens 471 N8' (Kazakhstan); 'Rita' (k-58057), 'Scotty' (k-59322) and 'Nelson' (all from the U.S.); 'Moskovskaya 39' (k-65160, Russia); 'Bilotserkivchanka' (k-64330) and 'Barkan' (k-64495) (both from Ukraine). Flour swelling power in acetic acid did not fall below 50 ml, attesting to the formation of high-quality grain. This was also confirmed by the protein quality index determined by the S : P ratio, which ranged from 3.6 to 4.7. Sources with high-quality protein were selected from the tested accessions for use in breeding: 'CDC Clair' (k-64168, Canada), 'Lutescens 471 H8' (Kazakhstan), 'Moskovskaya 39' (Russia), 'Barkan' (Ukraine), and 'Favorytka' (k-64337, Ukraine).

Keywords: accession, yield, protein content, flour swelling power in acetic acid, protein quality index

Acknowledgements: the research was performed within the frameworks of the State Tasks according to the theme plans of: VIR, Project No. 0481-2022-0001 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production", and Tatar Research Institute of Agriculture, a separate structural subdivision of Kazan Scientific Center of the RAS, (registration number: AAAA-A18-118031390148-1) "Mobilization of plant and animal genetic resources, and development of innovations that ensure the production of biologically valuable food products with maximum safety for human health and the environment".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Fadeeva I.D., Ignatieva I.Yu., Khakimova A.G., Mitrofanova O.P. Source material for breeding winter bread wheat for grain quality in the north of the Middle Volga Region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*.2022;183(1):118-126. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-118-126

Введение

Создание сортов озимой мягкой пшеницы, дающих стабильно высокие урожаи в условиях изменяющегося климата и резкой смены погоды, к тому же имеющих высокое содержание белка в зерне требуемого качества, – основные задачи селекции в разных странах мира (Nekrasov et al., 2019; Sandukhadze et al., 2021; Vitale et al., 2020). Считают, что урожайность можно повысить путем расширения генетической основы устойчивости пшеницы к биотическим и абиотическим стрессорам, реализации большего соответствия роста и развития пшеничного растения внешним условиям (Tadesse et al., 2019).

На содержание белка в зерне влияют многие факторы: особенности генотипа, неблагоприятные метеорологические условия, состав почвы и минерального питания, продолжительность вегетационного периода, предшественники (Kovtun, Samofalova, 2006). Установлено, что оно уменьшается при избыточном количестве осадков и невысоких температурах. Напротив, повышенный температурный режим и дефицит осадков могут приводить к увеличению его процентного содержания вследствие торможения отложения крахмала в эндосперме (Alferov, 2020; Okhremenko, Gurskaya, 2015). Селекция на повышение белка в зерне пшеницы осложнена отрицательной связью этого признака с урожайностью и необходимостью одновременно улучшать различные параметры его качества (Kravchenko et al., 2020). В настоящее время показана перспективность использования в селекции генов *Gpc-B1*, *Gpc-A1* и *Gpc-D1*, локализованных в хромосомах шестой гомеологичной группы, и гена *Gpc-2* – второй гомеологичной группы, которые увеличивают содержание белка, цинка и железа в зерне за счет более эффективной ремобилизации азота из листьев в колосья во время налива зерна. Эти гены относятся к NAC-факторам транскрипции. С использованием молекулярных маркеров названных генов созданы новые высокобелковые и высокоурожайные сорта и различные почти изогенные линии (Mitrofanova, Khakimova, 2016).

Известно, что требования к технологическим свойствам зерна пшеницы меняются в зависимости от состояния рынка этой сельскохозяйственной культуры и в целом экономики, существующих пищевых привычек в питании населения, изменений запросов потребителей, технического и технологического прогресса в мукомольной и хлебопекарной промышленности (Pumpyansky, 1971; Meleshkina, 2009). Определение седиментации (набухаемости) муки в слабых органических кислотах – простой косвенный метод оценки качества зерна, который характеризуется высокой воспроизводимостью (Vasilenko, Komarov, 1987) и дает возможность на небольших навесках исследовать качество белка зерна у довольно больших объемов коллекционного и селекционного материалов (Pumpyansky, 1971; Konarev, 1980). Физико-химической основой для тестов седиментации является дифференциальное набухание и флокуляция глютенина и других нерастворимых компонентов зерна пшеницы при их взаимодействии с водой в подкисленной среде (Morris et al., 2007). Выявлена положительная связь показателя седиментации с содержанием белка, количеством и качеством клейковины, объемом хлеба (Hruškova, Faměra, 2003; Kaya, Akcura, 2014). Следует отметить, что определение набухаемости позволяет оценить различия по качеству белка в зерне независимо от повреждения его клопом вредной черепашкой, порчи в результате неправильной сушки или при наличии до 30% доли проросшего зерна (Fadeeva et al., 2015; Pryanishnikov, 2009).

Цель нашего исследования – охарактеризовать образцы озимой мягкой пшеницы коллекции ВИР и рабочей коллекции ФИЦ КазНЦ РАН по урожайности, содержанию белка в зерне и показателю набухаемости муки в уксусной кислоте; отобрать источники для дальнейшего изучения и использования в селекции в условиях Среднего Поволжья.

Материалы и методы

Оценку озимой мягкой пшеницы проводили на опытном поле Татарского НИИСХ в 2016/2017, 2017/2018 и 2018/2019 годах. Закладка опыта осуществлялась в соответствии с методическими указаниями по изучению мировой коллекции ВИР (Merezhko, 1999). Предшественник – чистый пар. Посев осуществляли сеялкой ССФК-7, а уборку урожая – селекционным комбайном Sampo Rosenlew SR 2010. Площадь делянок – 2 м^2. В состав изучаемого набора вошли образцы, которые ранее не оценивали в условиях севера Среднего Поволжья или которые нуждались в дополнительной проверке в отношении зависимости их качества зерна от условий выращивания. Набор включал 6 образцов из различных селекционных учреждений России, 2 – Германии, 3 – Казахстана, 1 – Канады, 4 – США и 7 – Украины. Стандартом служил сорт ‘Казанская 560’ (к-63565).

Во все годы изучения посев образцов озимой мягкой пшеницы проводили в оптимальные сроки, растения за осенний период успевали хорошо раскуститься. В 2016 г. период кущения характеризовался низкими температурами воздуха и большим количеством осадков, что привело к более раннему прекращению осенней вегетации растений.

Возобновление весенней вегетации и кущение проходили в разных условиях (табл. 1). В 2017 г. растения озимой пшеницы успешно регенерировали, сформировали дополнительные побеги кущения. Обильные осадки и невысокие температуры воздуха в июне и начале июля привели к удлинению межфазных периодов «выход в трубку – колошение» и «колошение – цветение», а также в целом вегетационного периода. Созревание озимой пшеницы произошло на две недели позже среднемноголетних сроков.

В 2018 г. весенняя вегетация озимой пшеницы началась позже обычного. Развитие растений сдерживали низкие температуры воздуха и почвы. Среднесуточная температура воздуха за третью декаду апреля была на 2,9°С ниже нормы, и лишь к концу первой декады мая почва прогрелась до 8°С. Фаза кущения проходила в условиях длинного светового дня и недостатка влаги (см. табл. 1). Прохладная погода первой декады июня замедлила прохождение фазы «выход в трубку – колошение». Цветение озимой пшеницы началось во вторую декаду июня, позже среднемноголетних сроков примерно на неделю. Формирование зерновки и налив зерна проходили в засушливых условиях, что ускорило отток пластических веществ в зерновку и созревание. Уборка была проведена в более ранние сроки (21–23 июля).

В 2019 г., в конце первой и начале второй декады мая, температура воздуха была аномально высокой для данного периода. Почва не успела созреть и сильно уплотнилась. Растения озимой пшеницы в таких условиях не кустились, а ослабленные и плохо раскустившиеся стали

Таблица 1. Значения гидротермического коэффициента увлажнения Селянинова (ГТК) в различные фазы развития растений мягкой пшеницы в условиях севера Среднего Поволжья

Table 1. Values of Selyaninov's hydrothermal moisture coefficient (HTC) in different phases of bread wheat plant development in the environments of the northern Middle Volga Region

Фаза развития культуры	Год		
	2017	2018	2019
Весеннее кущение	2,54	0,30	0,86
Выход в трубку	0,60	0,90	0,93
Колошение – цветение	2,05	1,42	0,78
Налив зерна	4,70	0,32	1,30
Созревание	0,26	1,26	1,84

погибать. Это привело к изреживанию посева. В период налива и созревания территория была достаточно увлажнена (см. табл. 1), что способствовало формированию хорошего урожая зерна.

Содержание азота в зерне определяли по Кьельдалю (GOST 10846-91…, 1991). Коэффициент пересчета на сырой протеин равен 5,7 (Bazavluk, 1968). Показатель седиментации оценивали по набухаемости муки в слабой уксусной кислоте по методике (Berkutova, 1991). Для классификации образцов по содержанию белка и величине показателя набухаемости муки в уксусной кислоте использовали шкалы ВИР (Korneychuk, Komarov, 1984). Для определения, насколько стабильны в разные годы по величине показателя набухаемости образцы мягкой пшеницы, в исследуемую выборку были также включены источники, ранее отобранные по этому признаку в условиях северных районов Среднего Поволжья (Fadeeva, Valioullina, 2016).

Статистическую обработку полученных данных выполняли методами вариационного, дисперсионного и корреляционного анализов (Zaitsev, 1984) с использованием программы Microsoft Excel и Statistica 7.

Результаты и обсуждение

Дисперсионный анализ показал, что варьирование изученных признаков у образцов достоверно обусловливали по меньшей мере два фактора: генетические различия образцов и особенности погодных условий года выращивания. При этом различия в погодных условиях сильнее отражались на изменчивости признаков, чем генетические различия образцов (табл. 2).

Средняя урожайность образцов выборки составила в 2017 г. 462,8 г/м^2 (пределы варьирования от 273,0 до 578,6 г/м^2), 2018 г. – 410,5 г/м^2 (260,0–554,0 г/м^2), 2019 г. – 479,1 г/м^2 (320,9–557,7 г/м^2). Ни один из образцов не превзошел по этому признаку сорт-стандарт 'Казанская 560' со средней урожайностью 611,1 г/м^2 и пределами ее варьирования от 585,3 до 624,6 г/м^2. Образцы по величине отношения их средней урожайности за три года к средней урожайности сорта-стандарта были распределены в классы со «средней» урожайностью (90,1–95,0% от стандарта) – 'Безенчукская 380' (к-61966, Россия), «низкой» (70,1–90,0%) – 15 образцов и «очень низкой» (до 70%) – 7 образцов. Наряду с 'Безенчукской 380',

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа без повторностей по влиянию на урожайность и признаки качества зерна факторов «генотип образца» и «год изучения»

Table 2. Two-way ANOVA results without replications of the effect of the factors "genotype of an accession" and "year of study" on yield and grain quality

Вариабельность данных	Степень свободы, df	Сумма квадратов отклонений	Дисперсия, σ^2	$F_ф$	Сумма квадратов отклонений	Дисперсия, σ^2	Fф
		Набухаемость в уксусной кислоте (S), мл			*Содержание белка в зерне (P), %*		
Общая	71	2778,65	39,14	3,18	62,08	0,87	2,02
Фактор 1 – генотип	23	848,65	36,90	**3,00****	20,84	0,91	**2,10***
Фактор 2 – год	2	1364,69	682,35	**55,53*****	21,36	10,68	**24,73*****
Остаточная	46	565,31	12,29		19,88	0,43	
		Показатель S : P			*Урожайность, г/м^2*		
Общая	71	10,71	0,15	2,09	545325,28	7680,64	7,12
Фактор 1 – генотип	23	5,77	0,25	**3,48*****	434178,95	18877,35	**17,50*****
Фактор 2 – год	2	1,65	0,82	**11,44*****	61524,06	30762,03	**28,52*****
Остаточная	46	3,29	0,07		49622,27	1078,75	

наиболее высокие показатели урожайности имели образцы 'Славянка' (к-58531) и 'Арфа' (к-63930) из России; 'Bilotserkivchanka' (к-64330), 'Artemida' (к-64344) и 'Yana' (к-64335) из Украины и 'Nelson' (к-63522) из США (табл. 3).

Рассчитанные коэффициенты вариации (CV, %) урожайности в изученной выборке колебались от 2,7% ('Безенчукская 380', Россия) до 23,4% ('Лютесценс 499 Н8', Казахстан). Принято считать, что значения коэффициентов вариации менее 10% свидетельствуют о незначительной изменчивости признака, выше 10%, но менее 20% – средней, более 20% – значительной. Согласно вычисленным коэффициентам вариации урожайность всех изученных нами образцов из России, а также некоторых образцов из Казахстана – 'Karabalykskaya ozimaya' (к-67222); США – 'Scotty' (к-59322), 'Winridge' (к-59340), 'Nelson'; Канады – 'CDC Clair' (к-64168) и Украины – 'Suputnitsya' (к-64323), 'Bilotserkivchanka', 'Artemida' и 'Luganchanka' (к-64501) слабо варьировала по годам. Наиболее изменчивой (23,4%) урожайность была у образца 'Лютесценс 499 Н7' (Казахстан). Все остальные образцы имели средний уровень изменчивости этого признака.

По содержанию белка в зерне образцы были объединены в группы среднебелковые (от 12,7 % до 15,0%) и высокобелковые (от 15,1 до 18,0%). Средние значения признака «содержание белка в зерне» у образцов за три года изучения варьировали от 13,5% ('Miras', к-59016, Германия) до 16,1% ('Rita', к-58057, США), при этом у 23 образцов они мало изменялись по годам (коэффициенты вариации от 2,1 до 9,4%). Лишь у образца 'Олимпия 2' (к-60317, Россия) величина коэффициента вариации составила 11,2% (табл. 4). Наиболее высокие значения содержания белка в зерне для всей выборки образцов были получены в засушливом 2018 г. (средняя 15,6%), а наиболее низкие – во влажном 2017 г. (14,2%). Наряду с 'Rita', высокий белок в зерне имели образцы

Таблица 3. Урожайность (г/м²) и коэффициенты вариации (CV, %), характеризующие изменчивость изученных образцов в условиях севера Среднего Поволжья

Table 3. Yield (g/m2) and coefficients of variation (CV, %) characterizing the variability of the studied accessions in the environments of the northern Middle Volga Region

№ по каталогу ВИР	Название	Страна происхождения	Годы				CV, %
			2017	2018	2019	средняя	
59016	Miras	Германия	429,3	322,6	462,3	404,7	18,0
58363	TAW 42971/80	Германия	490,1	398,6	509,2	466,0	12,7
67222	Karabalykskaya ozimaya	Казахстан	368,7	434,7	434,9	412,8	9,3
–	Лютесценс 499 Н7	Казахстан	374,4	260,0	419,0	351,1	23,4
–	Лютесценс 471 Н8	Казахстан	423,8	388,8	489,0	433,9	11,7
64168	CDC Clair	Канада	456,3	387,0	448,5	430,6	8,8
58531	Славянка	Россия	550,9	474,0	547,2	524,0	8,3
60317	Олимпия 2	Россия	430,1	390,0	455,4	425,2	7,8
61966	Безенчукская 380	Россия	578,6	554,0	551,1	561,2	2,7
63565	Казанская 560 (ст.)	Россия	624,6	585,3	623,3	611,1	3,7
63930	Арфа	Россия	541,2	467,5	527,6	512,1	7,7
64160	Московская 39	Россия	523,6	429,7	472,5	475,3	9,9
64327	Гарант	Россия	292,1	266,5	320,9	293,2	9,3
58057	Rita	США	378,1	294,4	372,6	348,4	13,4
59332	Scotty	США	417,3	472,8	475,6	455,2	7,2
59340	Winridge	США	273,0	264,0	316,0	284,3	9,8
63522	Nelson	США	461,7	532,3	527,5	507,2	7,8
64323	Suputnitsya	Украина	397,3	361,2	372,3	376,9	4,9
64330	Bilotserkivchanka	Украина	516,8	455,4	529,7	500,6	7,9
64335	Yana	Украина	535,9	407,4	557,7	500,3	16,2
64337	Favorytka	Украина	529,7	391,5	512,4	477,9	15,8
64344	Artemida	Украина	497,0	460,1	544,2	500,4	8,4
64495	Barkan	Украина	503,1	414,4	515,2	477,6	11,5
64501	Luganchanka	Украина	513,7	440,9	513,5	489,4	8,6

Таблица 4. Содержание белка, набухание муки в уксусной кислоте и индекс качества белка у изученных образцов озимой мягкой пшеницы

Table 4. Protein content, flour swelling power in acetic acid, and protein quality index in the studied winter bread wheat accessions

№ по каталогу ВИР	Образец	Содержание белка (P) в зерне, %		Показатель набухаемости муки в уксусной кислоте (S), мл		Индекс S : P	
		среднее/ лимиты	C_v, %	среднее/ лимиты	C_v, %	среднее/ лимиты	C_v, %
69016	Miras	13,5 / 13,0 – 14,1	4,2	63,0 / 59 – 68	7,3	4,7 / 4,4 – 5,1	8,1
58363	TAW 42971/80	15,1 / 14,2 – 16,2	6,8	61,67 / 58 – 68	8,9	4,1 / 3,9 – 4,2	3,7
67222	Karabalykskaya ozimaya	15,0 / 14,5 – 15,5	3,4	58,0 / 55 – 62	6,2	3,9 / 3,8 – 4,0	2,9
–	Лютесценс 499 H7	14,7 / 13,1 – 15,5	9,3	66,0 / 58 – 76	13,9	4,5 / 3,8 – 4,9	14,4
–	Лютесценс 471 H8	15,2 / 13,8 – 16,2	8,2	68,3 / 64 – 73	6,6	4,5 / 4,4 – 4,6	3,1
64168	CDC Clair	14,6 / 14,3 – 14,9	2,1	66,3 / 62 – 69	5,7	4,6 / 4,3 – 4,8	4,7
58531	Славянка	15,0 / 13,8 – 15,7	7,0	65,0 / 62…68	4,6	4,3 / 4,1 – 4,5	4,2
60317	Олимпия 2	14,6 / 13,4 – 16,5	11,2	56,7 / 50 – 65	13,5	3,9 / 3,7 – 3,9	3,0
61966	Безенчукская 380	14,9 / 14,5 – 15,7	4,7	60,0 / 50 – 66	14,5	4,0 / 3,4 – 4,4	12,6
63565	Казанская 560 (ст.)	14,7 / 14,5 – 15,1	2,4	59,0 / 55 – 65	9,0	4,0 / 3,8 – 4,3	6,6
63930	Арфа	14,1 / 13,3 – 14,7	5,1	62,7 / 56 – 68	9,8	4,4 / 4,2 – 4,6	4,7
64160	Московская 39	15,7 / 14,9 – 16,4	4,8	68,3 / 66 – 71	3,7	4,4 / 4,2 – 4,6	4,2
64327	Гарант	14,5 / 13,7 – 15,8	7,8	59,3 / 53…70	15,7	4,1 / 3,9 – 4,4	7,6
58057	Rita	16,1 / 15,3 – 16,8	4,7	58,7 / 52 – 69	15,5	3,6 / 3,2 – 4,1	12,4
59332	Scotty	15,7 / 15,4 – 16,0	1,9	57,0 / 52 – 61	8,0	3,6 / 3,4 – 3,8	6,2
59340	Winridge	15,0 / 14,3 – 15,8	5,1	60,3 / 55 – 68	11,3	4,0 / 3,8 – 4,6	12,2
63522	Nelson	15,5 / 14,3 – 16,3	6,8	61,3 / 55 – 71	13,9	4,0 / 3,5 – 4,4	11,5
64323	Suputnitsya	14,8 / 14,3 – 15,7	5,5	60,7 / 57 – 67	9,1	4,1 / 3,6 – 4,7	12,9
64330	Bilotserkivchanka	15,1 / 14,4 – 15,8	4,6	61,3 / 55 – 67	9,8	4,1 / 3,8 – 4,2	5,3
64335	Yana	14,7 / 14,2 – 15,8	6,3	61,7 / 56 – 70	12,0	4,2 / 3,9 – 4,4	5,8
64337	Favorytka	14,5 / 13,4 – 16,0	9,4	66,0 / 62 – 70	6,1	4,6 / 4,4 – 4,7	3,9
64344	Artemida	14,6 / 13,9 – 15,5	5,6	62,0 / 58 – 68	8,5	4,2 / 4,2 – 4,4	3,0
64495	Barkan	15,4 / 14,6 – 15,8	4,3	65,7 / 60 – 72	9,2	4,3 / 4,1 – 4,6	6,4
64501	Luganchanka	14,6 / 13,9 – 16,0	8,1	57,3 / 52 – 66	13,2	3,9 / 3,7 – 4,1	5,3

'TAW 42971/80' (к-58363, Германия), 'Лютесценс 471 Н8' (Казахстан), 'Московская 39' (к-65160, Россия), 'Scotty' (к-59322) и 'Nelson' (оба США); 'Barkan' (к-64495) и 'Bilotserkivchanka' (оба Украина). Если руководствоваться требованиями, указанными в межгосударственном стандарте (GOST 9353-2016…, 2019), по которым пшеницу с содержанием белка не менее 14,5% относят к I классу качества, не менее 13,5% – ко II и не менее 12,0% – к III, то из изученных нами образцов 20 можно причислить к I классу и четыре образца – ко II (см. табл. 4).

Величина показателя набухаемости муки у изученных образцов не опускалась ниже 50 мл, что свидетельствовало о возможности в условиях северных районов Среднего Поволжья получать зерно высокого качества (см. табл. 4). Средние значения показателя седиментации образцов за три года изучения варьировали от 56,7 мл до 68,3 мл, то есть они были высокими и очень высокими (см. табл. 4). В группу с очень высокими значениями набухаемости муки вошли образцы из России ('Московская 39' – 68,3 мл), Казахстана ('Лютесценс 499 Н7' – 66,0 мл) и 'Лютесценс 471 Н8' – 68,3); Канады ('CDC Clair' – 66,3 мл) и Украины ('Favorytka', к-64337 – 66,0 мл и 'Barkan' – 65,7 мл). Следует отметить, что наиболее низкую изменчивость показателя набухаемости продемонстрировали образцы 'Московская 39' (3,7%) и 'Славянка' (4,6%). В эту же группу с коэффициентом вариации показателя набухаемости менее 10% вошли еще 13 образцов, в то время как остальные девять образцов составили группу со средним уровнем его вариабельности (11,3–15,7%).

Поскольку показатель набухаемости муки одновременно зависит и от количества суммарного белка в зерне, и от состава клейковинных белков, то для более достоверных сравнений образцов используют отношение S : P (индекс качества белка), то есть определяют величину седиментации (S, мл), приходящуюся на единицу белка (P, %) (Konarev, 1980). Индекс качества белка довольно хорошо коррелирует с данными, получаемыми на альвеографе. Установлено, что для сортов, имеющих среднюю и выше «силу» муки, то есть W > 150 е.а. (единиц альвеографа), величина отношения S : P > 2,5; а при W < 80 е.а., что свидетельствует об очень низкой «силе» муки, величина отношения S : P < 1,7 (Konarev, 1980; Vasilenko, Komarov, 1987). В нашем исследовании значения этого показателя у образцов колебались от 3,6 до 4,7 (см. табл. 4). Наиболее высокими они были у образцов 'Miras' (4,7) из Германии, 'CDC Clair' (4,6) из Канады, 'Favorytka' (4,6) из Украины, 'Лютесценс 499 Н8' (4,5) и 'Лютесценс 471 Н8' (4,5) из Казахстана; 'Московская 39' (4,4) и 'Арфа' (4,4) из России. Величина коэффициентов вариации этого показателя изменялась от 2,9% ('Karabalykskaya ozimaya', Казахстан) до 12,9% (к-64323 'Suputnitsya', Украина). Группу, характеризующуюся средней вариабельностью индекса качества белка, составили шесть образцов, остальные образцы образовали группу низковариабельных.

Коэффициенты корреляции между отдельными признаками образцов в конкретный год и их средними значениями за три года были статистически значимыми и в основном высокими. Так, для урожайности зерна они составили r = 0,95 (2017 г.), r = 0,93 (2018 г.) и r = 0,97 (2019 г.); содержания белка – r = 0,56, r = 0,70, r = 0,86; набухаемости муки в уксусной кислоте – r = 0,90, r = 0,69, r = 0,72; индекса качества белка – r = 0,87, r = 0,75 и r = 0,78 соответственно. Этот факт свидетельствует в пользу того, что образцы хорошо сохраняли свои ранги в годы изучения по всем изученным признакам. Другими словами, они проявляли однотипную реакцию на изменения погодных условий.

Заключение

Полевая предварительная оценка коллекционных образцов в почвенно-климатических условиях региона, для которого планируют создавать новые сорта, – обязательное условие их вовлечения как исходного материала в последующую селекционную работу. Наблюдаемое варьирование значений признаков у образцов в годы изучения обусловлены, по-видимому, как их генетическими различиями, в том числе по способности адаптироваться к условиям севера Среднего Поволжья, так и влиянием факторов внешней среды. По величине урожайности ни один из образцов не достиг уровня сорта-стандарта 'Казанская 560' (к-63565), в то время как по содержанию белка в зерне, величине показателя набухаемости муки в уксусной кислоте и индексу качества белка образцы были или на уровне сорта-стандарта, или превосходили его.

В группу образцов-источников с высоким индексом качества белка, как и по результатам оценки за 2011–2013 гг. (Fadeeva, Valioullina, 2016), вошли: 'Лютесценс 471 Н8' (Казахстан), 'Московская 39' (к-64160, Россия) и 'Barkan' (к-64495, Украина), при этом два последних образца также имели повышенное содержание белка в зерне. К этой же группе следует отнести 'CDC Clair' (к-64168, Канада) и 'Favorytka' (к-64337, Украина). Все названные образцы довольно стабильны и перспективны для использования в селекции на качество зерна.

References / Литература

Alferov A.A. Associative nitrogen, yield, and agroecosystem sustainability (Assotsiativny azot, urozhay i ustoychivost agroekosistemy). Moscow: Russian Academy of Sciences; 2020. [in Russian] (Алферов А.А. Ассоциативный азот, урожай и устойчивость агроэкосистемы. Москва: РАН; 2020). DOI: 10.25680/VNIIA.2019.21.92.152

Bazavluk I.M. Accelerated semimicro-Kjeldahl method for determining nitrogen in plant material in genetic and breeding studies (Uskorenny metod polumikro-Kyeldalya dlya opredeleniya azota v rastitelnom material pri geneticheskikh i selektsionnykh issledovaniyakh). *Cytology and Genetics*. 1968;3:249. [in Russian] (Базавлук И.М. Ускоренный метод полумикро-Кьельдаля для определения азота в растительном материале при генетических и селекционных исследованиях. *Цитология и генетика*. 1968;3:249).

Berkutova N.S. Assessment methods and formation of grain quality (Metody otsenki i formirovaniye kachestva zerna). Moscow: Rosagropromizdat; 1991. [in Russian] (Беркутова Н.С. Методы оценки и формирование качества зерна. Москва: Росагропромиздат; 1991).

Fadeeva I.D., Tagirov M.Sh., Valioullina G.N., Kirillova E.S. Study of source material of winter wheat for breeding on the content and quality of protein. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2015;29(5):18-19. [in Russian] (Фадеева И.Д., Тагиров М.Ш., Валиуллина Г.Н., Кириллова Е.С. Исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на содержание и качество белка. *Достижения науки и техники АПК*. 2015;29(5):18-19).

Fadeeva I.D., Valioullina G.N. Estimation of breeds of winter grain quality and resistance to fungal diseases. *Legumes*

and Groat Crops. 2016;4(20):79-84. [in Russian] (Фадеева И.Д., Валиуллина Г.Н. Оценка сортов озимой пшеницы по качеству зерна и устойчивости к грибным болезням. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2016;4(20):79-84).

GOST 10846-91. Grain and products of its processing. Method for determination of protein. Moscow: USSR Standardization and Metrology Committee; 1991. [in Russian] (ГОСТ 10846-91. Зерно и продукты его переработки. Метод определения белка. Москва: Комитет стандартизации и метрологии СССР; 1991). URL: https://gosthelp.ru/gost/gost28268.html [дата обращения: 23.09.2021].

GOST 9353-2016. Wheat. Technological terms (Pshenitsa. Tekhnicheskiye usloviya). Moscow: Standartinform; 2019. [in Russian] (ГОСТ 9353-2016. Пшеница. Технические условия. Москва: Стандартинформ; 2019). URL: https://www.internet-law.ru/gosts/gost/62924 [дата обращения: 23.09.2021].

Hruškova M., Faměra O. Prediction of wheat and flour Zeleny sedimentation value using NIR technique. *Czech Journal of Food Sciences.* 2003;21(3):91-96. DOI: 10.17221/3482-CJFS

Kaya Y., Akcura M. Effects of genotypes and environment on grain yield and quality traits in bread wheat (*T. aestivum* L.). *Food Science and Technology (Campinas)*. 2014;34(2):386-393). DOI: 10.1590/fst.2014.0041

Konarev V.G. Wheat proteins (Belki pshenitsy). Moscow: Kolos; 1980. [in Russian] (Конарев В.Г. Белки пшеницы. Москва: Колос; 1980).

Korneychuk V.A., Komarov V.I. (eds). Classifier of technological characteristics of cereal and groat crops (Klassifikator tekhnologicheskikh priznakov zernovykh i krupyanykh kultur). Leningrad: VIR; 1984. [in Russian] (Классификатор технологических признаков зерновых и крупяных культур / под ред. В.А. Корнейчук, В.И. Комарова. Ленинград: ВИР; 1984).

Kovtun V.I., Samofalova N.E. Breeding of winter wheat in the south of Russia (Selektsiya ozimoy pshenitsy na yuge Rossii). Rostov-on-Don; 2006. [in Russian] (Ковтун В.И., Самофалова Н.Е. Селекция озимой пшеницы на юге России. Ростов-на-Дону; 2006).

Kravchenko N.S., Ionova E.V., Podgorny S.V., Vozhzhova N.N. The characteristics of winter soft wheat collection samples according to their adaptive properties of the trait "mass fraction of protein in kernels". *Grain Economy of Russia*. 2020;(1):43-48. [in Russian] (Кравченко Н.С., Ионова Е.В., Подгорный С.В., Вожжова Н.Н. Характеристика коллекционных образцов озимой мягкой пшеницы по адаптивным свойствам признака «массовая доля белка в зерне». *Зерновое хозяйство России*. 2020;(1):43-48). DOI: 10.31367/2079-8725-2020-67-1-43-48

Meleshkina E.P. Modern aspects of wheat grain quality. *Agrarian Reporter of South-East*. 2009;(3):4-7. [in Russian] (Мелешкина Е.П. Современные аспекты качества зерна пшеницы. *Аграрный вестник Юго-Востока*. 2009;(3):4-7).

Merezhko A.F., Udachin R.A., Zuev E.V., Filatenko A.A. Serbin A.A., Lyapunova O.A., Kosov V.Yu., Kurkiev U.K., Okhotnikova T.V., Navruzbekov N.A., Boguslavskiy R.L., Abdulaeva A.K., Chikida N.N., Mitrofanova O.P., Potokina S.A. Guidelines for the study of the world collection of wheat, *Aegilops* and triticale (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu mirovoy kollektsii pshenitsy, egilopsa i tritikale). A.F. Merezhko (ed.). St. Petersburg: VIR; 1997. [in Russian] (Мережко А.Ф., Удачин Р.А., Зуев Е.В., Филатенко А.А., Сербин А.А., Ляпунова О.А., Косов В.Ю., Куркиев У.К., Охотникова Т.В., Наврузбеков Н.А., Богуславский Р.Л., Абдулаева А.К., Чикида Н.Н., Митрофанова О.П., Потокина С.А. Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале: методические указания / под ред. А.Ф. Мережко. Санкт-Петербург: ВИР; 1999).

Mitrofanova O.P., Khakimova A.G. New genetic resources in wheat breeding for an increased grain protein content. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(4):545-554. [in Russian] (Митрофанова О.П., Хакимова А.Г. Новые генетические ресурсы в селекции пшеницы на увеличение содержания белка в зерне. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(4):545-554). DOI: 10.18699/VJ16.177

Morris C.F., Paszczynska B., Bettge A.D., King G.E. A critical examination of the sodium dodecyl sulfate (SDS) sedimentation test for wheat meals. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2007;87(4):607-615. DOI: 10.1002/jsfa.2740

Nekrasov E.I., Marchenko D.M., Ivanisov M.M., Rybas I.A., Grichanikova T.A., Romanyukina I.V. et al. Estimation of productivity and grain quality of winter soft wheat varieties in the Rostov region. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2019;4(20):79-85. [in Russian] (Некрасов Е.И., Марченко Д.М., Иванисов М.М., Рыбась И.А., Гричаникова Т.А., Романюкина И.В. и др. Оценка урожайности и качества зерна сортов озимой мягкой пшеницы в условиях Ростовской области. *Таврический вестник аграрной науки*. 2019;4(20):79-85). DOI: 10.33952/ 2542-0720-2019-4-20-79-85

Pryanishnikov A.I. Problem of grain quality and its scientific decision. *Agrarian Reporter of South-East*. 2009;3(3):11-12. [in Russian] (Прянишников А.И. Проблема качества зерна и научные подходы ее решения. *Аграрный вестник Юго-Востока*. 2009;3(3):11-12).

Pumpyansky A.Ya. Technological properties of bread wheats (Tekhnologicheskiye svoystva myagkikh pshenits). Leningrad: Kolos; 1971. [in Russian] (Пумпянский А.Я. Технологические свойства мягких пшениц. Ленинград: Колос; 1971).

Okhremenko A.V., Gurskaya O.A. The quality of grain winter wheat accessions VIR collection on leached chernozem Central Caucasus. *Modern Problems of Science and Education*. 2015;(2-2):825. [in Russian] (Охременко А.В., Гурская О.А. Показатели качества зерна сортообразцов озимой мягкой пшеницы коллекции ВИР на черноземе выщелоченном центрального Предкавказья. *Современные проблемы науки и образования*. 2015;(2-2):825).

Sandukhadze B.I., Mamedov R.Z., Krakhmalyova M.S., Bugrova V.V. Scientific breeding of winter bread wheat in the Non-Chernozem zone of Russia: the history, methods and results. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(4):367-373. [in Russian] (Сандухадзе Б.И., Мамедов Р.З., Крахмалева М.С., Бугрова В.В. Научная селекция озимой мягкой пшеницы в Нечерноземной зоне России: история, методы и результаты. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(4):367-373). DOI: 10.18699/VJ21.53-o

Tadesse W., Sanchez-Garcia M., Assefa S.G., Amri A., Bishaw Z., Ogbonnaya F.C. et al. Genetic gains in wheat breeding and its role in feeding the world. *Crop Breeding, Genetics and Genomics*. 2019;1:e190005. DOI: 10.20900/cbgg20190005

Vasilenko I.I., Komarov V.I. (comp.). Grain quality assessment: a reference book. Moscow: Agropromizdat; 1987. [in Russian] (Оценка качества зерна: справочник /

сост. И.И. Василенко, В.И. Комаров. Москва: Агропромиздат; 1987).

Vitale J., Adam B., Vitale P. Economics of wheat breeding strategies: focusing on Oklahoma hard red winter wheat. *Agronomy*. 2020;10(2):238. DOI: 10.3390/agronomy10020238

Zaitsev G.N. Mathematical statistics in experimental botany (Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike). Moscow: Nauka; 1984. [in Russian] (Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. Москва: Наука; 1984).

Информация об авторах

Ирина Дмитриевна Фадеева, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Татарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное структурное подразделение Федерального исследовательского центра «Казанский научный центр Российской академии наук», 420059 Россия, Казань, Оренбургский тракт, 48, fad-ir2540@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8453-5437

Ирина Юрьевна Игнатьева, младший научный сотрудник, Татарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства – обособленное структурное подразделение Федерального исследовательского центра «Казанский научный центр Российской академии наук», 420059 Россия, Казань, Оренбургский тракт, 48, Irina_love_@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-5537-8172

Анида Галиевна Хакимова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, a.hakimova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-0481-8462

Ольга Павловна Митрофанова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, o.mitrofanova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-9171-2964

Information about the authors

Irina D. Fadeeva, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Tatar Research Institute of Agriculture, subdivision of Kazan Scientific Center of the RAS, 48 Orenburgsky Trakt St., Kazan 420059, Russia, fad-ir2540@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8453-5437

Irina Yu. Ignatieva, Associate Researcher, Tatar Research Institute of Agriculture, subdivision of Kazan Scientific Center of the RAS, 48 Orenburgsky Trakt St., Kazan 420059, Russia, Irina_love_@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-5537-8172

Anida G. Khakimova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, a.hakimova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-0481-8462

Olga. P. Mitrofanova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, o.mitrofanova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-9171-2964

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 14.09.2021; одобрена после рецензирования 16.12.2021; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted 14.09.2021; approved after reviewing 16.12.2021; accepted for publication 28.02.2022.

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 575:631.527:633.111
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-127-134

CC BY

Изучение влияния чужеродных транслокаций на показатели андрогенеза *in vitro* у линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.)

Е. М. Тимонова[1, 2], И. Г. Адонина[1, 2], Е. А. Салина[2]

[1] *Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия*

[2] *Курчатовский геномный центр Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Екатерина Михайловна Тимонова, eegorova@bionet

Актуальность. Перенос в геном пшеницы генетического материала от диких и культурных злаков, стабилизация полученного материала и создание сорта на его основе является длительным процессом. Применение технологий удвоенных гаплоидов значительно его ускоряет. Для эффективного использования дигаплоидных технологий необходима информация о влиянии чужеродных транслокаций на результативность этого процесса. Цель настоящей работы – изучить реакцию генотипов мягкой пшеницы, содержащих разные комбинации чужеродных транслокаций, на андрогенез *in vitro*.
Материалы и методы. В работе использовался метод получения дигаплоидов из культуры пыльников пшеницы 'Новосибирская 16'; линии Велют 991 – донора транслокаций T1RS.1BL от ржи и T5BS.5BL-5SL от *Aegilops speltoides* Tausch; четырех линий поколения F_3 от их скрещивания 10-7, 14-8, 15-8, 15-12, различающихся содержанием транслокаций. Эффективность андрогенеза оценивалась по числу эмбриоидов, альбиносных и зеленых растений на 100 пыльников.
Результаты. Наиболее высокие показатели отмечены для линий Велют 991, 10-7 и 14-8, характеризующихся присутствием в геноме T1RS.1BL. Так, частота регенерации зеленых растений для них составила 8,6, 3,6 и 10,1% соответственно. Значения показателей андрогенеза у линии 15-12 с T5BS.5BL-5SL были значительно ниже и практически не отличались от соответствующих значений для линии 15-8 без чужеродного материала.
Заключение. Установлено положительное влияние T1RS.1BL, в том числе в сочетании с T5BS.5BL-5SL, на индукцию эмбриогенеза и регенерацию зеленых растений. Показано, что наличие только одной транслокации T5BS.5BL-5SL не влияло на эффективность андрогенеза.

Ключевые слова: удвоенные гаплоиды, эмбриоиды, культура пыльников, спонтанное удвоение числа хромосом

Благодарности: работа была поддержана Курчатовским геномным центром ИЦиГ СО РАН (соглашение № 075–15–2019-1662). Размножение растений проводилось в ЦКП «Лаборатория искусственного выращивания растений» (поддерживается Министерством науки и высшего образования, проект FWNR-2022-0017).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Тимонова Е.М., Адонина И. Г., Салина Е.А. Изучение влияния чужеродных транслокаций на показатели андрогенеза *in vitro* у линий мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):127-134. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-127-134

© Тимонова Е.М., Адонина И.Г., Салина Е.А., 2022

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-127-134

The influence of combinations of alien translocations on *in vitro* androgenesis in spring common wheat (*Triticum aestivum* L.) lines

Ekaterina M. Timonova[1, 2], Irina G. Adonina[1, 2], Elena A. Salina[2]

[1] *Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

[2] *Kurchatov Genomic Center of the Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

Corresponding author: Ekaterina M. Timonova, eegorova@bionet

Background. The basic approach to the production of new common wheat genotypes involving introgressive hybridization entails a long-term process. Doubled haploid production could accelerate it. However, this method is not widely used in breeding programs due to its main limitation: the genotype dependence. Due to genetic differences between wheat and related species, it was assumed that alien genetic materials are different in their capacity to affect androgenesis. The effect of alien translocations on androgenesis has been shown earlier. The aim of this study was to develop a set of DH wheat lines containing a wheat-alien translocation in the genome and study the effect of alien translocations on androgenesis of anther culture in such lines.

Materials and methods. The plant material included: the spring wheat cultivar 'Novosibirskaya 16', line Velut 991 carrying wheat-alien translocations 1RS.1BL from rye and 5BS.5BL-5SL from *Aegilops speltoides* Tausch, and four hybrid F_3 generation lines (10-7, 14-8, 15-8, 15-12) from their crossing, differing in the content of alien translocations.

Results. It was shown that parameters of androgenesis such as the number of embryo-like structures per 100 anthers, the number of albino regenerants per 100 anthers, and the number of green regenerants per 100 anthers varied depending on the line. The best-responding lines Velut 991, 10-7 and 14-8 are characterized by the presence of a 1RS.1BL wheat-rye translocation chromosome. Regeneration frequency of green plants was recorded to be 8,6%, 3,6% and 10,1% respectively. The values of the parameters for lines 15-12 (carrying 5BS.5BL-5SL translocation) and 15-8 (without translocations) did not differ significantly.

Conclusion. Therefore, it can be concluded that the presence of the introgressive fragment of chromosome 5S did not affect the efficiency of androgenesis and the short shoulder of chromosome 1R carries genes that stimulated androgenesis in anther culture.

Keywords: doubled haploids, embryo-like structures, anther culture, spontaneous chromosome doubling

Acknowledgments: this work was done within the framework of State Task assigned to the Kurchatov Genomic Center of the Institute of Cytology and Genetics, SB RAS (No. 075-15-2019-1662). Multiplication of plants was carried out in the Laboratory of Artificial Plant Growth (supported by the Ministry of Science and Higher Education, Project FWNR-2022-0017).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Timonova E.M., Adonina I.G., Salina E.A. The influence of combinations of alien translocations on *in vitro* androgenesis in spring common wheat (*Triticum aestivum* L.) lines. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1): 127-134. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-127-134

Введение

В последние десятилетия программы селекции, использующие отдаленную гибридизацию пшеницы *Triticum aestivum* L. с дикими и культурными видами, получили широкое развитие (Adonina et al., 2021). Успехи этого направления привели к получению огромного разнообразия линий пшеницы, содержащих различные интрогрессивные фрагменты от разных доноров, пшенично-чужеродных гибридов, замещенных и дополненных линий, и новых культур (например, тритордеум, тритикале и др.) (Nemeth et al., 2015; Kishii, 2019, Adonina et al., 2021). Генотипы, несущие чужеродный интрогрессивный материал, часто характеризуются хозяйственно ценными признаками, такими как устойчивость к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды, повышенным качеством зерна и представляют интерес для селекции и расширения генетического разнообразия пшеницы.

Однако чужеродный генетический материал после переноса в геном пшеницы может присутствовать в гетерозиготном состоянии, и в результате полученное от самоопыления потомство будет расщепляться при размножении на генотипы с интрогессиями и без. Напротив, можно ожидать, что линии, гомозиготные по интрогрессиям, будут неизменно их наследовать. Поскольку при использовании методов традиционной селекции стабилизация полученных интрогрессивных форм и создание сортов на их основе является долгим и сложным процессом, приоритетным подходом для быстрого достижения гомозиготности стало использование технологий получения удвоенных гаплоидов (double haploid, DH). Так, одним из промежуточных этапов недавних работ по получению и изучению интрогрессивных линий мягкой пшеницы является получение линий удвоенных гаплоидов (DH-линии) (Weigt et al., 2016; Singh et al., 2019; King et al., 2019; Grewal et al., 2021). А новые сорта пшеницы, полученные на основе DH-технологий, появляются каждый год (Kishii, Singh, 2020).

DH-линии происходят от гаплоидных клеток растений с последующим удвоением хромосом искусственным путем или спонтанно (Dwivedi, 2015). DH-линии являются полностью гомозиготными по всем генам, а достижение гомозиготности происходит за одно поколение, без ущерба для агрономически ценных признаков и чистоты линии. Существуют разные пути получения удвоенных гаплоидов растений: 1) отдаленная гибридизация с селективной элиминацией хромосом чужеродного вида-опылителя; 2) гиногенез; 3) андрогенез *in vitro* (Dwivedi, 2015). В работах с мягкой пшеницей и ее гибридами чаще других используют метод культуры пыльников на основе андрогенеза *in vitro*, при котором растение развивается из микроспоры. Эффективность методов культивирования пыльников и микроспор оценивается по трем параметрам: частоте сформировавшихся эмбриоидов, частоте общего числа проростков и частоте зеленых проростков, на основе которых можно сформировать DH-линии (Nielsen et al., 2015; Pershina et al., 2020).

Актуальность и разнообразные возможности применения DH-технологий стали предметом большого количества обзоров (Dwivedi, 2015; Kalinowska et al., 2019; Jacquier et al., 2020). Однако есть и ограничения, влияющие на успешность процесса производства DH-линий, главное из которых – это зависимость способности к андрогенезу *in vitro* от генотипа растения-донора (Lantos, Pauk, 2020).

Показатели результативности могут существенно отличаться между видами и внутри вида. Например, гексаплоидная пшеница имеет более высокую способность к производству удвоенных гаплоидов по сравнению с тетраплоидной (Lazaridou et al., 2016). Разные сорта мягкой пшеницы значительно отличаются по способности к андрогенезу *in vitro* (Nielsen et al., 2015). Несколькими группами исследователей было показано, что множество хромосом, их областей (1A, 1B, 1D, 2D, 4B, 5B, 7A, 7B, 7D) и QTLs (1B, 2D, 2AL, 2BL, 5BL, 7B) оказывают влияние на формирование эмбриоидов и регенерацию растений из культивируемых *in vitro* пыльников и микроспор, а выявленные локусы оказывают положительный аддитивный эффект на проявление признаков (Agache et al., 1989; Torp et al., 2001; Nielsen et al., 2015; Lantos, Pauk, 2020). Так, например, Torp et al. (2001) показали, что на способность к индукции эмбриоидов оказывает влияние QTL (quantitative trait loci) на хромосоме 4B, а на частоту регенерации зеленых растений – локусы на хромосомах 2A, 2B, 3A, 5B. Nielsen et al. (2015) картировали два главных QTL на хромосомах 1B и 7B, которые суммарно определяли 53% проявления признака «частота зеленых проростков».

Также ранее было замечено, что присутствие чужеродного материала может оказывать влияние на способность к андрогенезу у пшеницы. Например, показано, что пшенично-ржаная транслокация 1RS.1BL связана с высоким уровнем способности растений к регенерации в культуре пыльников (Agache et al., 1989; Pershina et al., 2013). Присутствие же в геноме транслокации 7DL-7Ai от *Agropyron elongatum* (Host) Nevski, наоборот, может приводить к снижению эмбриогенной способности пыльников и частоты регенерации зеленых растений (Sibikeeva et al., 2004).

При этом, несмотря на существующее разнообразие интрогрессивных линий, в литературе встречается мало сообщений об изучении особенностей андрогенеза у генотипов пшеницы, которые имеют в геноме интрогрессивный материал (Agache et al., 1989; Pershina et al., 2013; Sibikeeva et al., 2004; Weigt et al., 2016). Однако результаты таких работ представляют интерес, поскольку могут прогнозировать предварительную оценку влияния интрогрессивных фрагментов на отзывчивость при культивировании *in vitro*, что может в дальнейшем облегчить селекционный процесс. Поэтому *целью данного эксперимента* было: во-первых, оценить способности к андрогенезу *in vitro* в культуре пыльников у близких по происхождению генотипов мягкой пшеницы, различающихся по наличию или отсутствию транслокаций от видов-доноров, и таким образом выяснить, оказывает ли влияние на способность к андрогенезу *in vitro* генетический материал отдаленных видов; и во-вторых, получить гомозиготные интрогрессивные DH-линии – носители этих транслокаций для их дальнейшего использования в селекционных программах. В анализ были включены транслокации от ржи и *Aegilops speltoides* Tausch, сочетание которых или влияние T5BS.5BL-5SL на способность к андрогенезу *in vitro* ранее не изучались.

Материалы и методы

В качестве доноров использовались гибридные F_3-линии 10-7, 14-8, 15-8 и 15-12 *Triticum aestivum*, отобранные из потомства, полученного от скрещивания пшеницы сорта 'Новосибирская 16' с интрогрессивной линией Велют 991, несущей транслокации от ржи *Secale cereale* L. (T1RS.1BL) и от *Aegilops speltoides* (T5BS.5BL-5SL), и сами

родители. Гибридные линии различаются между собой по содержанию транслокаций в геноме. У линии 15-8 транслокаций нет, линия 10-7 содержит T1RS.1BL, линия 15-12 содержит T5BS.5BL-5SL, а у линии 14-8, помимо T1RS.1BL, присутствует и T5BS.5BL-5SL. Растения-доноры каждого генотипа для культуры пыльников выращивали в поле на экспериментальных делянках Института цитологии и генетики СО РАН (г. Новосибирск) летом 2020 г. и в тепличном комплексе института осенью 2020 г.

Главный колос срезали в тот момент, когда большинство микроспор находились на стадии сильно вакуолизированной микроспоры. Срезанные колосья помещали в стакан с холодным 50-процентным раствором макроэлементов среды Мурасиге и Скуга (Murashige, Scoog 1962) и выдерживали 7–9 дней в темноте при температуре +4°С. Поверхностная стерилизация колосьев проводилась 96-процентным этанолом вместе с листовой оберткой в стерильных условиях ламинарного бокса. Пыльники выделяли из 6–10 колосков средней части колоса. Изолированные пыльники помещали на чашки Петри со средой N6 (Chu, 1978) с добавлением 2.4-D (1 мг/л), сахарозы (60 г/л), мальтозы (30 г/л) и гельрита (3 г/л). Пыльники инкубировали в темноте при температуре +32°С в течение трех суток, а затем при температуре 28°С в течение 4–6 недель.

После массового появления эмбриоидов (эмбриоподобных структур) температуру снижали до +26°С. Эмбриоиды (Эм), достигшие размера 1 мм и более, переносили на регенерационную среду Gamborg B5 (Gamborg et al., 1968) с добавлением 30 г/л сахарозы в пробирки и инкубировали 3-4 недели в камере для выращивания при температуре 20/15°С и 16-часовом фотопериоде до появления проростков. Затем проростки пересаживали в отдельные горшочки и определяли уровень плоидности путем подсчета числа хромосом в метафазных пластинках клеток кончика одного из корешков и по размеру замыкающих клеток устьиц листа (Pauk et al., 2003). Давленые препараты хромосом для кариологического анализа окрашивали ацетокармином или DAPI (4’,6-diamidino-2-phenylindol, Sigma). Препараты хромосом и эпидермиса листьев анализировали с помощью микроскопа Axioskop 2 Plus (Zeiss) при 10–40-кратном увеличении объектива. Изображения хромосом, окрашенных DAPI, регистрировалось CCD-камерой VC-44 (PCO) при 100-кратном увеличении объектива. Растения, оказавшиеся гаплоидами, подвергали колхицинированию, помещая в раствор 0,2-процентного колхицина в 2-процентном водном растворе диметилсульфоксида (DMSO). Все проростки, происходящие из одного эмбриоида, считали идентичными клонами и учитывали как одну линию (один генотип). Особенности андрогенеза оценивались на основе следующих показателей: число эмбриоидов на 100 пыльников (Эм/100 пыльников), число альбиносных растений на 100 пыльников (АП/100 пыльников), число зеленых растений на 100 пыльников (ЗП/100 пыльников) (Nielsen et al., 2015). Данные были статистически оценены с помощью однофакторного дисперсионного анализа и критерия Фишера НЗР (Fisher LSD – less significance distance).

Результаты

В результате культивирования пыльники всех генотипов образовывали эмбриоиды (плотные белые структуры) и неморфогенный каллус, а затем альбиносные и зеленые проростки, однако в целом способность к андрогенезу отличалась между линиями. Не все сформировавшиеся эмбриоиды давали развитие проросткам. Как следует из данных, представленных в таблице 1, у всех генотипов на два эмбриоида приходится приблизительно один проросток. Часть эмбриодов оставались без изменений, часть образовывали только корни или только побеги, остальные давали развитие зеленым либо альбиносным растениям с одним или несколькими побегами.

Сравнение показателей указывает на неодинаковую реакцию разных генотипов на культивирование. Среднее значение показателя Эм/100 пыльников для интрогрессивных линий составило 22,15 и варьировало от 5,1 до 45,6 на генотип. Наиболее отзывчивыми оказались линии 10-7 и 14-8. характеризующиеся присутствием в геноме пшенично-ржаной транслокации T1RS.1BL. Они превышали по этому показателю родительские генотипы. Продуктивность линий 15-8 и 15-12 без данной транслокации была ниже, чем у родительских генотипов. Родители – сорт ‘Новосибирская 16’ (Н16) и линия Велют 991 – по этому показателю отличались между собой незначительно (см. табл. 1).

Для всех линий и родительских генотипов были получены проростки обоих типов (зеленые и альбиносные). Во всех случаях альбиносных растений было больше, чем зеленых. Частота образования проростков была значительно ниже у гибридных линий, не содержащих T1RS.1BL транслокацию. Линии 10-7 и 14-8 характеризуются более высокой способностью к регенерации проростков из эмбриоидов, как альбиносных, так и зеленых, по сравнению с линиями 15-8 и 15-12. Так, линия 14-8 дала наибольшее количество зеленых проростков на 100 пыльников (10,1), а линии 15-8 и 15-12 – наименьшее (0,7). Интересно, что у сорта ‘Новосибирская 16’ при относительно неплохих значениях Эм/100 пыльников и АП/100 пыльников снижена доля зеленых растений.

Сравнение показателей андрогенеза у гибридных линий 10-7 с транслокацией T1RS.1BL.; 15-12 с транслокацией T5BS.5BL-5SL; 14-8, несущей две транслокации T1RS.1BL и T5BS.5BL-5SL; 15-8 без чужеродного материала и родительских генотипов позволило сделать следующий вывод. Значения двух показателей (доля эмбриоидов и доля зеленых проростков), характеризующих способность к андрогенезу *in vitro*, у линий 10-7 и 14-8 были выше уровня значений этих показателей андрогенеза у линий 15-8 и 15-12 без T1RS.1BL транслокации (см. табл. 1). Значения показателей андрогенеза линии 15-12 с транслокацией T5BS.5BL-5SL практически не отличались от соответствующих значений для линии 15-8 без чужеродного материала. Это может указывать на то, что материал длинного плеча 5S-хромосомы *Aegilops speltoides* не оказывает влияние на способность к андрогенезу *in vitro*. В то же время наличие в геноме фрагмента короткого плеча 1R от ржи повышает способности к андрогенезу.

Уровень плоидности растений, полученных из культуры пыльников генотипов линии 10-7, линии 14-8, линии 15-8, линии 15-12, линии Велют 991 и сорта ‘Новосибирская 16’, определяли путем подсчета хромосом в меристематических клетках кончиков корней и по размеру замыкающих клеток устьиц листа (рисунок).

В результате нахождения на регенерационной среде из эмбриоидов развились 706 альбиносных и 347 зеленых проростков. Уровень плоидности определяли только для зеленых проростков, которые смогли достигнуть стадии кущения. Всего было изучено 255 растений, и ре-

Таблица 1. Результаты культивирования пыльников мягкой пшеницы сорта 'Новосибирская 16', линии Велют 991 и четырех гибридных F_3-линий 10-7, 14-8, 15-8 и 15-12, содержащих пшенично-чужеродные транслокации в геноме и без них

Table 1. Efficiency of anther culture in cv. 'Novosibirskaya 16', line Velut 991, and four hybrid F_3 generation lines 10-7, 14-8, 15-8, 15-12, differing in the content of alien translocations

Генотип	Число культивированных пыльников	Эмбриоиды		Альбиносные проростки		Зеленые проростки	
		Общее число	Эм/100 пыльников	Общее число	АП/100 пыльников	Общее число	ЗП/100 пыльников
Н 16	1374	343	25,0a	143	10,4a	16	1,2a
л. Велют 991 (1R,5S)	1552	319	20,6a	55	3,5b	133	8,6b
л. 15-12 (5S)	1122	57	5,1b	12	1,1b	8	0,7a
л. 10-7 (1R)	1360	424	31,2a	196	14,4a	49	3,6c
л. 15-8	1218	66	5,4b	26	2,1b	9	0,7a
л. 14-8 (1R, 5S)	1313	599	45,6c	274	20,9c	132	10,1b

Примечание: Н 16 – сорт 'Новосибирская 16'; л – линия; Эм – эмбриоиды, АП – альбиносные проростки, ЗП – зеленые проростки; a, b, c – буквы в одном столбце указывают на статистически значимые различия ($p < 0,05$)

Note: Н 16 – cv. 'Novosibirskaya 16'; л. – line; Эм – embryo-like structures, АП – albino plants, ЗП – green plants; a, b, c – different letters within the same column indicate statistically significant differences ($p < 0.05$)

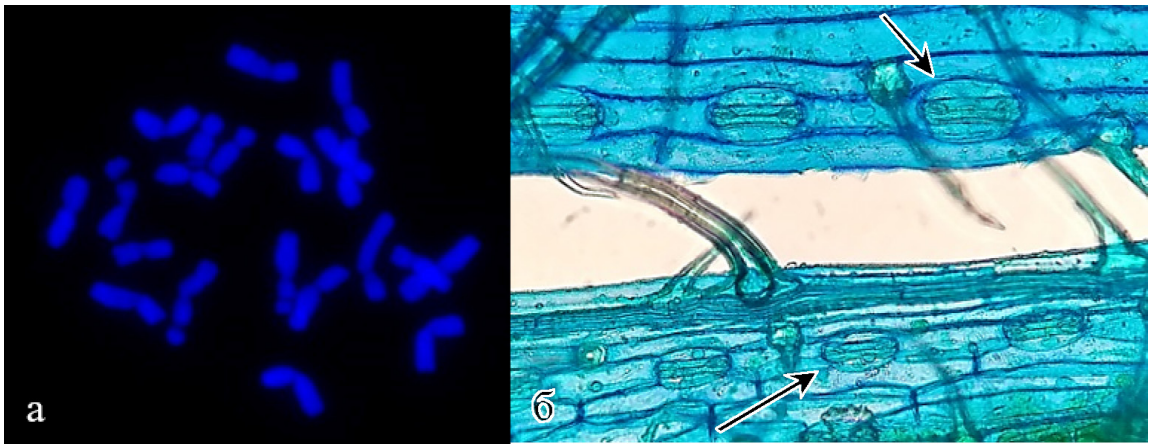


Рисунок. Метафазные хромосомы гаплоидного растения – регенеранта от линии 14-8 (n = 21) (а); замыкающие клетки устьиц удвоенного гаплоида (вверху) и гаплоидного растения (внизу) отмечены стрелками (б)

Figure. Metaphase chromosomes of a haploid plant from line 14-8 (n = 21) (a); stomatal guard cells of a doubled haploid (above) and a haploid plant (below) are marked with arrows (б)

зультаты представлены в таблице 2. В целом, как и ожидалось, большинство исследованных растений (135 растений, 53%) имели гаплоидный набор хромосом (1n = 3X = 21). При этом у 103 (40,4%) андрогенных растений выявлено диплоидное число хромосом (2n = 6X = 42). Процентные доли уровней плоидности различались от одного генотипа к другому. Отмечается снижение процента спонтанных диплоидных генотипов у линии 15-12, несущей только одну 5S-транслокацию. Однако для подтверждения этого явления необходимы дополнительные исследования. Также были обнаружены анеуплоидные (химерные) растения. Одним из наиболее важных этапов создания DH-генотипов является этап удвоения числа хромосом. Из полученных 135 гаплоидных растений, обработанных колхицином, 81 растение сформировало семена.

Таблица 2. Результаты определения уровня плоидности зеленых растений-регенерантов
Table 2. Ploidy level in green plant regenerants of analyzed wheat genotypes

Генотип	Всего изученных проростков	Число гаплоидов	Число спонтанных диплоидов	% спонтанных диплоидов	Число анеуплоидов
Н 16	15	7	8	53,3	0
л. Велют 991 (1R,5S)	69	36	27	39,1	6
л. 15-12 (5S)	10	8	2	20,0	0
л. 10-7 (1R)	38	18	16	42,1	4
л. 15-8	9	4	4	44,4	1
л. 14-8 (1R, 5S)	114	62	46	40,4	6
Всего	255	135	103	40,4	17

Примечание: Н 16 – сорт 'Новосибирская 16'; л – линия
Note: Н 16 – cv. 'Novosibirskaya 16'; л – line

Обсуждение

В нашей работе были изучены особенности андрогенеза в культуре пыльников нескольких интрогрессивных линий и сорта 'Новосибирская 16' (*Triticum aestivum*). Были обнаружены достоверные различия по их проявлению, что согласуется с фактом значительной зависимости эффективности метода культуры пыльников от генотипа растения-донора. Транслокации, описанные в работе, затрагивают хромосомы, которые ранее были отмечены как содержащие локусы, влияющие на проявление показателей андрогенеза (Torp et al., 2001; Nielsen et al., 2015). Соответственно, можно предположить, что они потенциально могут повлиять на способность генотипа к продукции удвоенных гаплоидов как в связи с привнесением генов, расположенных в интрогрессивных фрагментах, так и из-за потери пшеничных фрагментов хромосом. Нами было показано, что линии мягкой пшеницы Велют 991, 10-7 и 14-8 с пшенично-ржаной транслокацией проявляют повышенную способность к андрогенезу по сравнению с генотипами без этой транслокации. Данный результат подтверждает положительный эффект рекомбинантной хромосомы 1RS.1BL, отмеченный в работах многих исследователей (Agache et al., 1989; Pershina et al., 2013), в том числе и в работах, выполненных на тритикале (González et al., 2005).

Интерес к генотипам, содержащим в геноме пшенично-ржаную T1RS.1BL-транслокацию, обусловлен тем, что она является носителем комплекса генов устойчивости к грибным болезням *Lr26/Sr31/Yr9/Pm8*. До настоящего времени транслокации короткого плеча 1R-хромосомы ржи являются одними из наиболее часто используемых в селекции (Adonina et al., 2021).

У линий 15-8 (без интрогрессий) и 15-12 (только фрагмент 5S-хромосомы) сильно снижена способность к формированию эмбриоидов и зеленых проростков по сравнению с линиями Велют 991, 10-7 и 14-8. При этом сравнение линий 15-8 и 15-12 между собой показало отсутствие различий. Сравнение показателей линий Велют 991 и 14-8, носителей двух транслокаций T1RS.1BL и T5BS.5BL-5SL, и линии 10-7 с одной транслокацией T1RS.1BL также не выявило негативного или позитивного влияния фрагмента 5S-хромосомы. Таким образом, можно сделать вывод, что наличие интрогрессивного фрагмента хромосомы 5S в геноме не влияет на способности к андрогенезу. Транслокация T5BS.5BL-5SL также содержит ген устойчивости к листовой ржавчине *LrAsp5* (Adonina et al., 2021) и в комбинации с T1RS.1BL обеспечивает высокую устойчивость к популяциям листовой ржавчины (возбудитель *Puccinia triticina* Eriks.), специфичным для Западно-Сибирского региона (неопубликованные данные авторов).

Низкая способность к андрогенезу многих генотипов по-прежнему является проблемой, ограничивающей применение гаплоидных технологий в селекции. В ряде опубликованных работ по оценке европейских сортов пшеницы по способности к андрогенезу показано, что большинство проявляет низкие частоты регенерации (Andersen et al., 1987; Lantos et al., 2013; Nielsen et al., 2015). Исследователи предлагают решение проблемы путем усовершенствования протоколов культивирования и задумываются о возможностях переноса в генотип факторов, способных оказывать влияние на уровень регенерации (Andersen et al., 1987; Nielsen et al., 2015). Возможно, одним из таких факторов может служить рекомбинантная хромосома 1RS.1BL, имеющая широкое распространение среди сортов пшеницы и содержащая локусы или аллели, стимулирующие андрогенез в культуре пыльников. Ее положительное влияние может быть использовано при скрещиваниях с другим генетическим материалом, таким образом повышая его способность к регенерации и производству удвоенных гаплоидов.

Важным этапом работы по продукции удвоенных гаплоидов является оценка уровня плоидности растений-регенерантов до процедуры удвоения хромосом. Несмотря на диагностические признаки (медленный рост, меньший размер, более узкие листья и т. д.), визуально отделить гаплоидные растения от удвоенных гаплоидов не всегда представляется возможным. Определение плоидности регенерантов путем прямого подсчета количества хромосом в клетках широко используется в течение многих лет, хотя и является трудоемким методом, тогда как самый простой, но не абсолютно точный (например, в случае химерных растений) – это сравнение длины замыкающих клеток устьиц.

Известно, что важным преимуществом метода культивирования пыльников пшеницы является способность к спонтанному удвоению хромосом. Спонтанно образовавшиеся линии удвоенных гаплоидов являются фертильными и не требуют обработки колхицином или другими антимитотическими агентами. Большинство из них цитологически стабильны, за исключением небольшого процента тех, которые имеют хромосомные нарушения. По литературным данным, у мягкой пшеницы частота спонтанного удвоения может варьировать в широких пределах: от 25% до 70% (Castillo et al., 2009). В нашем эксперименте были получены 103 (40,4%) спонтанных DH-растения, 135 гаплоидных и 17 анеуплоидных растений из 255 протестированных на уровень плоидности. Такой процент спонтанных удвоений согласуется с опубликованными данными. М. Рубцовой с соавторами было показано, что частота спонтанной диплоидизации имеет положительную зависимость от размера эмбриоида, переносимого на регенерационную среду, а также от типа используемого при культивации фитогормона (Rubtsova et al., 2013). Возможно, в наших будущих экспериментах уровень спонтанной диплоидизации проростков может быть повышен с учетом опубликованных фактов.

Заключение

В результате проведенной работы были получены линии удвоенных гаплоидов мягкой пшеницы с различными комбинациями чужеродных транслокаций в геноме. Показано, что наличие интрогрессивного фрагмента хромосомы 5S не влияло на эффективность андрогенеза *in vitro*, а короткое плечо хромосомы 1R содержит локусы, стимулирующие андрогенез в культуре пыльников. Из регенерировавших андрогенных растений, полученных от линий 10-7 и 14-8, были сформированы линии удвоенных гаплоидов. Эти линии будут включены в работу по изучению проявления хозяйственно ценных признаков и в селекционные программы. На депонирование в коллекции ВИР (Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова) переданы две андрогенные линии с присвоенными номерами 454-27 и 454-57, происходящие от линии 14-8 и содержащие две транслокации T1RS.1BL и T5BS.5BL-5SL в геноме.

References / Литература

Adonina I.G., Timonova E.M., Salina E.A. Introgressive hybridization of common wheat: results and prospects. *Russian Journal of Genetics*. 2021;57(4):390-407. DOI: 10.1134/s1022795421030029 [in Russian] (Адонина И.Г., Тимонова Е.М., Салина Е.А. Интрогрессивная гибридизация мягкой пшеницы: результаты и перспективы. *Генетика*. 2021;57(4):384-402). DOI: 10.31857/S0016675821030024

Agache S., Bachelier B., de Buyser J., Henry Y., Snape J. Genetic analysis of anther culture response in wheat using aneuploid, chromosome substitution and translocation lines. *Theoretical and Applied Genetics*. 1989;77(1):7-11. DOI: 10.1007/bf00292308

Andersen S.B., Due I.K., Olesen A. The response of anther culture in a genetically wide material of winter wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plant Breeding*. 1987;99(3):181-186. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1987.tb01170.x

Castillo A.M., Cistué L., Valles M.P., Soriano Castán M. Chromosome doubling in monocots. In: A. Touraev, B.P. Forster, S.M. Jain (eds). *Advances in Haploid Production in Higher Plants*. Dordrecht: Springer; 2005. p.329-340. DOI: 10.1007/978-1-4020-8854-4_27

Chu C.C. The N6 medium and its application to anther culture of cereal crops. In: *Proceedings of Symposium on Plant Tissue Culture, 25–30 May 1978*. Peking: Science Press; 1978. p.43-50.

Dwivedi S.L., Britt A.B., Tripathi L., Sharma S., Upadhyaya H.D., Ortiz R. Haploids: constraints and opportunities in plant breeding. *Biotechnology Advances*. 2015;33(6 Pt 1):812-829. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2015.07.001

Gamborg O.L., Miller R.A., Ojima K. Nutrient requirements of suspension cultures of soybean root cells. *Experimental Cell Research*. 1968;50(1):151-158. DOI: 10.1016/0014-4827(68)90403-5

González J.M., Muñiz L.M., Jouve N. Mapping of QTLs for androgenetic response based on a molecular genetic map of ×*Triticosecale* Wittmack. *Genome*. 2005;48(6):999-1009. DOI: 10.1139/g05-064

Grewal S., Guwela V., Newell C., Yang C.Y., Ashling S., Scholefield D. et al. Generation of doubled haploid wheat-*Triticum urartu* introgression lines and their characterisation using chromosome-specific KASP markers. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:643636. DOI: 10.3389/fpls.2021.643636

Jacquier N.M.A. Gilles L.M., Pyott D.E., Martinant J.P., Rogowsky P.M., Widiez T. Puzzling out plant reproduction by haploid induction for innovations in plant breeding. *Plants*. 2020;6(6):610-619. DOI: 10.1038/s41477-020-0664-9

Kalinowska K., Chamas S., Unkel K., Demidov D., Lermontova I., Dresselhaus T. et al. State-of-the-art and novel developments of *in vivo* haploid technologies. *Theoretical and Applied Genetics*. 2018;132(3):593-605. DOI: 10.1007/s00122-018-3261-9

King J., Newell C., Grewal S., Hubbart-Edwards S., Yang C.Y., Scholefield D. et al. Development of stable homozygous wheat/*Amblyopyrum muticum* (*Aegilops mutica*) introgression lines and their cytogenetic and molecular characterization. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:34. DOI: 10.3389/fpls.2019.00034

Kishii M. An update of recent use of *Aegilops* species in wheat breeding. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:585. DOI: 10.3389/fpls.2019.00585

Kishii M., Singh S. Haploid production technology: fasten wheat breeding to meet future food security. In: S. Gosal, S. Wani (eds). *Accelerated Plant Breeding. Vol. 1.* Cham: Springer; 2020. p.139-165. DOI: 10.1007/978-3-030-41866-3_6

Lantos C., Pauk J. Factors influencing the efficiency of wheat anther culture. *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*. 2020;62(2):7-16. DOI: 10.24425/abcsb.2020.131671

Lantos C., Weyen J., Orsini J.M., Gnad H., Schlieter B., Lein V. et al. Efficient application of *in vitro* anther culture for different European winter wheat (*Triticum aestivum* L.) breeding programmes. *Plant Breeding*. 2013;132(2):149-154. DOI: 10.1111/pbr.12032

Lazaridou T., Pankou C., Xynias I., Roupakias D. Effect of D genome on wheat anther culture response after cold and mannitol pretreatment. *Acta Biologica Cracoviensia. Series Botanica*. 2016;58(1):95-102. DOI: 10.1515/abcsb-2016-0006

Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*. 1962;15(3):473-497. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x

Nemeth C., Yang C.Y., Kasprzak P., Hubbart S., Scholefield D., Mehra S. et al. Generation of amphidiploids from hybrids of wheat and related species from the genera *Aegilops*, *Secale*, *Thinopyrum*, and *Triticum* as a source of genetic variation for wheat improvement. *Genome*. 2015;58(2):71-79. DOI: 10.1139/gen-2015-0002

Nielsen N.H., Andersen S.U., Stougaard J., Jensen A., Backes G., Jahoor A. Chromosomal regions associated with the in vitro culture response of wheat (*Triticum aestivum* L.) microspores. *Plant Breeding*. 2015;134(3):255-263. DOI: 10.1111/pbr.12257

Pauk J., Mihaly R., Puolimatka M. Protocol for wheat (*Triticum aestivum* L.) anther culture. In: M. Maluszynski, K.J. Kasha, B.P. Forster, I. Szarejko (eds). *Doubled Haploid Production in Crop Plants*. Dordrecht: Springer; 2003. p.59-64. DOI: 10.1007/978-94-017-1293-4_10

Pershina L., Trubacheeva N., Badaeva E., Belan I., Rosseeva L. Study of androgenic plant families of alloplasmic introgression lines (*H. vulgare*) – *T. aestivum* and the use of sister DH lines in breeding. *Plants*. 2020;9(6):764-816. DOI: 10.3390/plants9060764

Pershina L.A., Osadchaya T.S., Badaeva E.D., Belan I.A., Rosseeva L.P. Androgenesis in anther cultures of cultivars and a promising form of spring common wheat of West Siberia differing in the presence or absence of wheat-alien translocations. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2013;3(4):246-253. DOI: 10.1134/s2079059713040096

Rubtsova M., Gnad H., Melzer M., Weyen J., Gils M. The auxins centrophenoxine and 2,4-D differ in their effects on non-directly induced chromosome doubling in anther culture of wheat (*T. aestivum* L.). *Plant Biotechnology Reports*. 2013;7(3): 247-255. DOI: 10.1007/s11816-012-0256-x

Sibikeeva Y.E., Sibikeev S.N., Krupnov V.A. The effect of *Lr19*-translocation on *in vitro* androgenesis and inheritance of leaf-rust resistance in DH_3 lines and F_2 hybrids of common wheat. *Russian Journal of Genetics*. 2004;40(9):1003-1006. DOI: 10.1023/b:ruge.0000041379.30508.39

Singh A.K., Zhang P., Dong C., Li J., Trethowan R., Sharp P. Molecular cytogenetic characterization of stem rust and stripe rust resistance in wheat–*Thinopyrum bessarabicum*–derived doubled haploid lines. *Molecular Breeding*. 2019;39(9):125. DOI: 10.1007/s11032-019-1034-z

Torp A.M., Hansen A.L., Andersen S.B. Chromosomal regions associated with green plant regeneration in wheat (*Triticum aestivum* L.) anther culture. *Euphytica*. 2001;119(3):377-387. DOI: 10.1023/A:1017554129904

Weigt D, Kiel A., Nawracala J., Tomkowiak A., Kurasiak-Popowska D., Siatkowski I. et al. Obtaining doubled haploid lines of the *Lr19* gene using anther cultures of winter wheat genotypes. *BioTechnologia*. 2016;97(4):285-293. DOI: 10.5114/bta.2016.64545

Информация об авторах

Екатерина Михайловна Тимонова, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук и Курчатовский геномный центр Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. акад. Лаврентьева, 10, eegorova@bionet.nsc.ru, https://orcid.org/0000-0002-3341-5080

Ирина Григорьевна Адонина, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук и Курчатовский геномный центр Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. акад. Лаврентьева, 10, adonina@bionet.nsc.ru, https://orcid.org/0000-0002-8460-6119

Елена Артёмовна Салина, доктор биологических наук, профессор, зав. лабораторией, руководитель отделения, Курчатовский геномный центр Института цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, пр. акад. Лаврентьева, 10, salina@bionet.nsc.ru, https://orcid.org/0000-0001-8590-847X

Information about the authors

Ekaterina M. Timonova, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, and Kurchatov Genomic Center, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090, Russia, eegorova@bionet.nsc.ru, https://orcid.org/0000-0002-3341-5080

Irina G. Adonina, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, and Kurchatov Genomic Center, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090, Russia, adonina@bionet.nsc.ru, https://orcid.org/0000-0002-8460-6119

Elena A. Salina, Dr. Sci. (Biology), Professor, Head of a Laboratory, Head of a Department, Kurchatov Genomic Center, Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 10 Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090, Russia, salina@bionet.nsc.ru, https://orcid.org/0000-0001-8590-847X

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 04.11.2021; одобрена после рецензирования 25.01.2022; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 04.11.2021; approved after reviewing on 25.01.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 633.15: 631.52
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-135-146

CC BY

Цитогенетические факторы снижения фертильности пыльцы и початка при засорении посевов тетраплоидной кукурузы триплоидными зерновками (*Zea mays* L.)

Э. Б. Хатефов[1], А. А. Грушин[2], В. Н. Бойко[3]

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

[2] *Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Волгоградская опытная станция – филиал ВИР, Волгоградская область, Россия*

[3] *Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Кубанская опытная станция – филиал ВИР, Краснодарский край, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Эдуард Балилович Хатефов, haed1967@rambler.ru

Актуальность. Засорение посевов тетраплоидной кукурузы триплоидными зерновками приводит к снижению урожая зерна и разрушению стабильности ее генома. Поиск причин разложения тетраплоидного генома, как и решение проблемы снижения семенной продуктивности в свободноопыляющихся посевах тетраплоидной кукурузы, актуально.
Материалы и методы. Объектом исследований служили сорта тетраплоидной зубовидной (к-23427) и сахарной (к-23426) кукурузы из коллекции ВИР, гибриды зубовидной (к-24735) и сахарной кукурузы (к-23425). Опыты заложены на в предгорной зоне Кабардино-Балкарии. Инцухт и гибридизацию проводили под пергаментными изоляторами. Окрашивание метафазных пластинок корешков кукурузы проводили реактивом Шиффа по Фельгену, а пыльцевых зерен – раствором Люголя.
Результаты. Триплоидные зерновки наравне с диплоидными способны прорастать и проявляют слабую фертильность. В результате слияния между мужскими гаметами триплоидных и женскими тетраплоидных растений происходит разбалансирование стабильности тетраплоидного генома, которое приводит к нарастающей деградации продуктивности сорта с каждой репродукцией семян. Цитологический анализ и результаты тест-кроссов ♀2n × ♂3n, ♀4n × ♂3n показали, что у самоопыленных триплоидных растений частота формирования диплоидных зерновок составляет 7,44%, триплоидных + анеуплоидных – 41,78%, тетраплоидных – 50,74%, а в тест-кроссах частота диплоидных – 18,22%, триплоидных + анеуплоидных – 63,83%, тетраплоидных – 36,15%. Анализ классов расщепления с определением критерия χ^2 Пирсона показал, что вместо ожидаемого расщепления 1(2n) : 7(3n) + (Xn±1x): 1(4n) на самоопыленных триплоидных растениях формируются диплоидные, триплоидные + анеуплоидные и тетраплоидные зерновки в соотношении 2 : 13 : 16 соответственно, а в тест-кроссах на 2n- и 4n-генотипы происходит расщепление на диплоидные, триплоидные + анеуплоидные и тетраплоидные зерновки в соотношении 7 : 18 : 14 соответственно.

Ключевые слова: фертильность; мейоз; гибридизация; семенная продуктивность; гетероплоидные скрещивания

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

Для цитирования: Хатефов Э.Б., Грушин А.А., Бойко В.Н. Цитогенетические факторы снижения фертильности пыльцы и початка при засорении посевов тетраплоидной кукурузы триплоидными зерновками (*Zea mays* L.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):135-146. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-135-146

© Хатефов Э.Б., Грушин А.А., Бойко В.Н., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-135-146

Cytogenetic factors decreasing the fertility of pollen and cobs during clogging of tetraploid maize with triploid grains (*Zea mays* L.)

Eduard B. Khatefov[1], Aleksander A. Grushin[2], Vladislav N. Boyko[3]

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

[2] *N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Volgograd Experiment Station of VIR, Volgograd Province, Russia*

[3] *N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Kuban Experimental Station of VIR, Krasnodar Territory, Russia*

Corresponding author: Eduard B. Khatefov, haed1967@rambler.ru

Background. Clogging of tetraploid maize crops with triploid grains leads to a decrease in grain yield and the destruction of the genome's stability. Searching for the reasons of the tetraploid genome's decomposition as well as solving the problem of seed yield reduction in freely pollinated crops of tetraploid maize remains relevant.
Materials and methods. Cultivars of tetraploid dentate (k-23427) and sweet (k-23426) maize from VIR and dentate (k-24735) and sweet maize (k-23425) hybrids served as the material of the research. The experiments were carried out in the foothill zone of Kabardino-Balkaria. Incubation and hybridization were carried out under parchment insulators. Metaphase plates of maize roots were stained with Schiff's reagent according to Feulgen and pollen grains were stained with Lugol's solution.
Results. Triploid grains, along with diploid ones, were able to germinate and show poor fertility. As a result of the fusion between male gametes of triploid and female tetraploid plants, an imbalance in the stability of the tetraploid genome occurred, leading to increased degradation of the cultivar's productivity with each seed reproduction. A cytological analysis and the results of test crosses ♀2n × ♂3n, ♀4n × ♂3n showed that in self-pollinated triploid plants the frequency of diploid kernel formation was 7.44%; triploid + aneuploidy, 41.78%; tetraploid, 50.74%; and in test crosses the frequency of diploid ones was 18.22%; triploid + aneuploid, 63.83%; and tetraploid, 36.15%. The analysis of segregation classes with the determination of Pearson's χ^2 criterion showed that instead of the expected segregation 1(2n) : 7(3n) + (Xn±1x) : 1(4n), diploid, triploid + aneuploid and tetraploid kernels developed on self-pollinated triploid plants in the ratio of 2 : 13 : 16, respectively, and in test crosses for the 2n and 4n genotypes splitting into diploid, triploid + aneuploid, and tetraploid grains occurred in the ratio of 7 : 18 : 14, respectively.

Keywords: fertility, meiosis, hybridization, seed yield; heteroploid crosses

Acknowledgments: the research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0481-2022-0001 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Khatefov E.B., Grushin A.A., Boyko V.N. Cytogenetic factors decreasing the fertility of pollen and cobs during clogging of tetraploid maize with triploid grains (*Zea mays* L.). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1): 135-146. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-135-146

Введение

Тетраплоидная кукуруза (4n = 40), в отличие от диплоидной (2n = 20), характеризуется более широким диапазоном коэффициента вариации селекционно ценных признаков, изменяющихся как в сторону повышения, так и снижения их значений. Но наиболее привлекательным для селекционера остаются признаки крупного початка и зерновки, высокой урожайности листостебельной массы, их повышенной питательности и лучшей поедаемости КРС, повышенной устойчивостью к абиотическим и биотическим факторам среды, но несмотря на эти преимущества она не получила широкого распространения из-за низкой зерновой продуктивности початка при свободном опылении в посевах (Hatefov, Shcherbak, 2011). Как показали ранее проведенные цитологические и генетические исследования, причина снижения семенной продуктивности тетраплоидной кукурузы кроется в нарушении процессов нормального течения мейоза в мейоцитах вследствие высокой частоты нарушений при расхождении квадривалентных ассоциаций гомологичных хромосом в мейозе. В процессе длительного селекционного отбора, проведенного в популяциях тетраплоидной кукурузы против высокой частоты квадривалентов в мейоцитах в сторону предпочтительной бивалентной конъюгации гомологичных хромосом, удалось преодолеть низкую зерновую плодовитость початка и создать сорта тетраплоидной кукурузы, способные конкурировать по урожайности зерна с диплоидными гибридами (Hatefov, Shcherbak, 2011). При достижении стабильности мейотических процессов в геноме и сопряженного с ним высокого уровня семенной продуктивности початка, у тетраплоидных сортов, у селекционеров возникает проблема сохранения ее стабильности в последующих репродукциях.

В свободно опыляющихся производственных посевах тетраплоидной кукурузы с течением времени неизбежны ее реципрокные скрещивания с диплоидными генотипами (при отсутствии пространственной изоляции от посевов диплоидной кукурузы) либо возникновение спонтанных геномных мутаций, приводящих к возникновению диплоидных генотипов внутри тетраплоидной популяции. В таких популяциях с каждой генерацией идет накопление гетероплоидных генотипов, приводящих к быстрому разбалансированию тетраплоидного генома за счет постоянно возрастающих нарушений расхождения гамет в мейозе и образования анеуплоидов. У растений анеуплоидные генотипы жизнеспособны (Henry et al., 2005, 2010) и легко скрещиваются с тетраплоидными растениями. Как следствие такого нарушения мы наблюдаем быструю динамику снижения фертильности пыльцы и семенной продуктивности (озерненности) початка тетраплоидной кукурузы, сводящую на нет всю многолетнюю селекционную работу по ее улучшению. Возможно, аналогичные процессы могут происходить и на других зерновых культурах сельскохозяйственных растений с тетраплоидным геномом, относящихся к перекрестникам (рожь, кукуруза, подсолнечник, гречиха и др.). Исследования характера и частоты гетероплоидии при засорении посевов тетраплоидной кукурузы диплоидными и триплоидными растениями актуальны.

Цель исследования – определить частоту возникновения гетероплоидных гамет при реципрокных скрещиваниях между диплоидной и тетраплоидной кукурузой, приводящих к снижению урожая и вырождению тетраплоидной кукурузы в свободноопыляющихся посевах.

Материал и методика

Исследования были проведены на сорте тетраплоидной зубовидной кукурузы ‘Тетра-1’ (к-23427) и сорте тетраплоидной сахарной кукурузы ‘Баксанская сахарная’ (к-23426), а в качестве источника диплоидной пыльцы использовали гибриды зубовидной кукурузы ‘Камилла СВ’ (к-24735) и сахарной кукурузы ‘Ника 353’ (к-23425) из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Соответственно, источниками доминантных аллелей гена *Su2* были тетраплоидный сорт ‘Тетра-1’ (к-23427) и диплоидный гибрид ‘Камилла СВ’ (к-24735), а рецессивных *su2* – тетраплоидный сорт ‘Баксанская сахарная’ (к-23426) и диплоидный гибрид ‘Ника 353’ (к-23425). Мутантный ген *su2* в гомозиготном состоянии фенотипически проявляется в виде сморщенных полупрозрачных зерновок за счет высокого содержания декстринов в эндосперме, а в гетерозиготном генотипе формируется зерновка мучнистой консистенции с крахмалом. На початке зерновки с гомозиготами *su2su2* легко отличимы фенотипически от зерновок с доминантной аллелью *Su2su2* или *Su2Su2*. Перенос пыльцы осуществляли искусственно под пергаментным изолятором.

Полученные в результате гетероплоидных реципрокных скрещиваний триплоидные растения самоопыляли под пергаментными изоляторами. Инцухт проводили на пяти початках для каждой триплоидной гибридной комбинации. Всего было получено 10 самоопыленных (инцухт) початков с триплоидными зерновками F_1 и 50 початков F_2 репродукции. Полученные на самоопыленных триплоидных (3n) початках гетероплоидные зерновки распределяли на четыре группы по размеру и выполненности эндосперма на предполагаемые 2n, 3n, 4n и Xn±1x (анеуплоиды). К группе Xn±1x были отнесены все зерновки с неопределенным генотипом, которые не могли быть отнесены к 2n-, 3n- или 4n-группам.

Все зерновки из четырех групп были высеяны в грунт, на селекционном участке. Для проведения цитологического анализа по определению плоидности в каждой группе отбирали по 10 зерен и проращивали в чашках Петри до появления первичного корешка. Корешки фиксировали в ацеталкоголе и далее проводили окрашивание препаратов реактивом Шиффа по Фельгену (Romeis, 1989) с горячим гидролизом и мацерацией целлюлазой из *Aspergillus niger* и анализ метафазных пластинок по З. П. Паушевой (Pausheva, 1988). Цитологические исследования проводили на большом исследовательском световом микроскопе Carl Zeiss Jena (ГДР) при увеличении 90 × 15 в проходящем свете с синим фильтром. Просматривали по 5 метафазных пластинок для каждого корешка и подсчитывали число хромосом в соматических клетках. Проростки затем переносили в грунт для укоренения и проведения в дальнейшем тест-кросса вместе с остальными зерновками этой группы, не участвовавшими в цитологическом анализе.

Дальнейшее массовое ранжирование растений по плоидности проводили методом тест-кросса на диплоидный и тетраплоидный тестеры. Окрашивание пыльцевых зерен проводили раствором Люголя на пыльце, собранной с триплоидных растений. Для проведения тесткросса использовали в качестве материнской формы как диплоидные (2n), так и тетраплоидные (4n) тестеры, гомозиготные по доминантным (к-24735, к-23427) и рецессивным (к-23426, к-23425) аллелям гена *su2*. Отцовские триплоидные реципрокные гибридные растения

имели генотип *Su2Su2su2* и *Su2su2su2*. Всего получено 200 початков тест-кроссов.

После созревания початков проводили подсчет зерновок и определяли их плоидность по результатам тест-кроссов с диплоидными и тетраплоидными тестерами, несущих доминантные и рецессивные аллели гена *su2*. На початках учитывали общее число зерен, из них – число сахарных зерновок, несущих гомозиготные аллели гена *su2*, и к числу зерновок с доминантным геном *Su2*. Опыты были заложены на территории НПО № 1 Нартан Института сельского хозяйства Кабардино-Балкарского научного центра РАН, в предгорной зоне Кабардино-Балкарии (КБР), в 2007–2010 гг. В целом за период проведения исследований рост и развитие кукурузы проходили при избытке тепла и дефиците влаги. Фенологические наблюдения проводились согласно методическим указаниям ВИР по изучению и поддержанию образцов коллекции кукурузы (Shmaraev, Matveeva, 1985). Статическую обработку данных по определению критерия Пирсона χ^2 проводили при помощи пакета программ Statistica 10.0.

Схема скрещиваний в опыте:

1 год (2007):

1. ♀4n(к-23426) × ♂2n(к-24735) →$F_1$3n(генотип *Su2su2su2*)
2. ♀2n(к-23425) × ♂4n(к-23427) →$F_1$3n(генотип *Su2Su2su2*)

2 год (2008):

1. 3n(*Su2su2su2*) инцухт
2. 3n(*Su2Su2su2*) инцухт

Тест-кроссы 3n растений с генотипами *Su2Su2su2* и *Su2su2su2*

1. ♀4n(к-23426) × ♂3n(*Su2su2su2*)
2. ♀4n(к-23427) × ♂3n(*Su2su2su2*)
3. ♀2n(к-24735) × ♂3n(*Su2su2su2*)
4. ♀2n(к-23425) × ♂3n(*Su2su2su2*)
5. ♀4n(к-23426) × ♂3n(*Su2Su2su2*)
6. ♀4n(к-23427) × ♂3n(*Su2Su2su2*)
7. ♀2n(к-24735) × ♂3n(*Su2Su2su2*)
8. ♀2n(к-23425) × ♂3n(*Su2Su2su2*)

3 год (2009): тест-кроссы предполагаемых 2n, 3n+Xn±1x, 4n зерновок

1. ♀4n(к-23426) × ♂2n
2. ♀4n(к-24735) × ♂2n
3. ♀4n(к-23426) × ♂3n+Xn±1x
4. ♀4n(к-24735) × ♂3n+Xn±1x
5. ♀4n(к-23426) × ♂4n
6. ♀4n(к-24735) × ♂4n

Результаты и обсуждение

Растения тетраплоидной и диплоидной кукурузы при отсутствии изоляции легко скрещиваются между собой, образуя на початке триплоидные зерновки без эндосперма (рис. 1, А) (Rhoades, 1936). Вопреки распространенному мнению о слабой жизнеспособности и плодовитости триплоидных растений (Wang et al., 2016), было установлено, что триплоидные зерновки кукурузы, полученные в результате реципрокных скрещиваний между диплоидной и тетраплоидной кукурузой, вполне жизнеспособны и частично фертильны (рис. 1, Б).

Несмотря на почти полное отсутствие эндосперма в триплоидных зерновках, при условии оптимальной влагообеспеченности и питательности почвы они дают слабые ростки с узкими, удлиненными листочками, которые затем в процессе вегетации могут развиться в мощные растения, превышающие тетраплоидные и диплоидные растения по высоте. Гибридные триплоидные растения выметывают мощную метелку и проявляют слабую и среднюю фертильность, формируя в пыльниках пыльцевые зерна со сниженной фертильностью вследствие полного или частичного нарушения накопления в них крахмала. При окрашивании раствором Люголя пыльцы, собранной с триплоидного растения кукурузы, можно легко обнаружить жизнеспособные пыльцевые зерна по синей окраске (темные), тогда как анеуплоидные, нежизнеспособные пыльцевые зерна остаются неокрашенными (светлые).

Пыльца триплоидных растений кукурузы одинаково прорастает и участвует в процессе слияния гамет как на рыльцах диплоидных и тетраплоидных растений, так и на собственных рыльцах при самоопылении (инцухт, инбридинг). При этом на самоопыленных початках триплоидной кукурузы завязываются зерновки с различной плоидностью и развитием эндосперма.

Следует отметить, что игнорирование рисков засорения тетраплоидных посевов диплоидными и триплоидными генотипами может привести к полному разрушению тетраплоидного генома (Khatefov, Matveeva, 2018; Khatefov et al., 2018). При проведении исследований по сбору пыльцы были использованы стерильные пергаментные изоляторы на мужских и женских соцветиях, предотвратившие случайное попадание чужеродной пыльцы на стерильные рыльца. Анализы результатов реципрокных скрещиваний между диплоидной и тетраплоидной кукурузой и расщепления их гибридного триплоидного потомства показал, что при нарушении нормального соотношения плоидности между зародышем и эндоспермом в зерновке происходит нарушение формирования полноценного эндосперма. На початке развиваются жизнеспособные гибридные триплоидные зародыши со щитком, а вместо эндосперма образуются пустые или слабо выполненные щуплые зерновки с полным или частичным отсутствием крахмала в эндосперме (см. рис. 1, А).

Ранее было установлено, что при гомоплоидном скрещивании у диплоидных и тетраплоидных генотипов соотношения плоидности зародыша и эндосперма остается классическим – 2 : 3 соответственно и зерновки на початке формируются полноценными, с нормально сформированным эндоспермом. При гетероплоидном скрещивании у формирующихся на початке триплоидных зерновок без эндосперма (либо сильно редуцированным эндоспермом) наблюдается два варианта этих соотношений в зависимости от роли родителей в схеме реципрокных скрещиваний, это 3 : 4 и 3 : 5 для гибридов ♀2n × ♂4n и ♀4n × ♂2n соответственно (табл. 1). Независимо от роли родителей в схеме реципрокных скрещиваний, сформировавшийся зародыш имеет триплоидный геном и вполне жизнеспособен, если прорастание и развитие проростка на начальных этапах онтогенеза происходит в оптимальных условиях. По достижении триплоидным растением фазы цветения метелка формирует слабо развитые пыльники с низкой пыльцеобразующей способностью и фертильностью пыльцы (рис. 2). В случае отсутствия оптимальных условий роста у триплоидных зерновок затрудняется процесс прорастания из-за отсутствия в аномальном, неразвитом эндосперме достаточного запаса крахмала и других питательных веществ. Отсутствие на початке полноценных зерновок существенно снижает продуктивность початка и, как следствие этого, снижается урожай зерна.

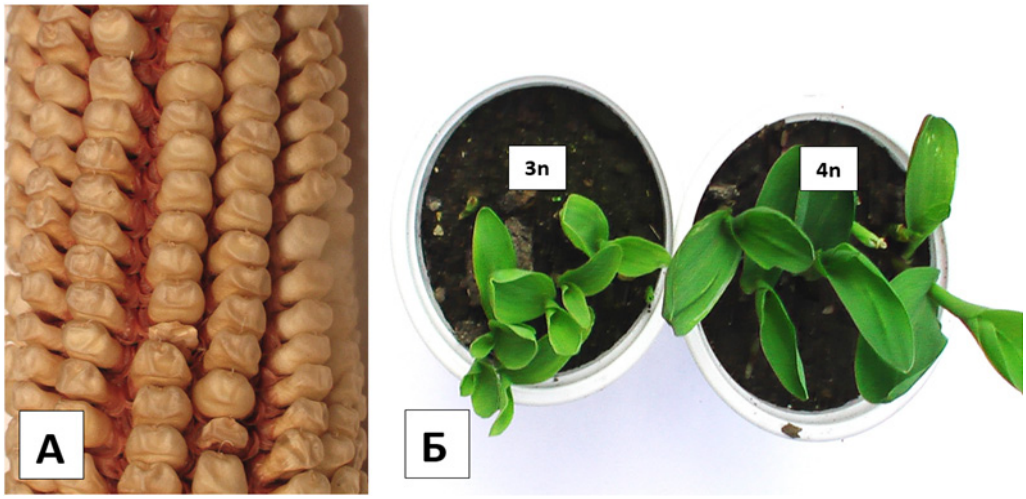


Рис. 1. Зерновки триплоидной кукурузы (А) на диплоидном початке (слева) и проростки (Б) триплоидной кукурузы (справа)

Fig. 1. Triploid maize kernels (А) on a diploid cob (left), and seedlings (Б) of triploid maize (right)

Таблица 1. Развитие зародыша и эндосперма в зерновке при моноплоидных и гетероплоидных скрещиваниях между диплоидной (2n) и тетраплоидной (4n) кукурузой (по: Hatefov, 2012)

Table 1. The development of the embryo and endosperm in the grain during monoploid and heteroploid crosses between diploid (2n) and tetraploid (4n) maize (from: Hatefov, 2012)

Параметры зерновки	Компоненты зерновки	Комбинации			
		♀2n × ♂2n	♀4n × ♂4n	♀2n × ♂4n	♀4n × ♂2n
Плоидность, n	зародыш	2	4	3	3
	эндосперм	3	6	4	5
Соотношение	зародыш: эндосперм	2 : 3	2 : 3	3 : 4	3 : 5
Состояние	зародыш	развит	развит	развит	развит
	эндосперм	развит	развит	не развит	не развит

Рис. 2. Пыльники диплоидной, триплоидной и тетраплоидной кукурузы

Fig. 2. Anthers of diploid, triploid and tetraploid maize

На первом этапе исследований были созданы реципрокные гибридные комбинации по схеме ♀4n(к-23426) × ♂2n(к-24735) → $F_1$3n и ♀2n(к-23425) × ♂4n(к-23427) → $F_1$3n. В обеих схемах скрещиваний были получены триплоидные зерновки на початках с генотипом зародыша *Su2su2su2* и *Su2Su2su2* соответственно.

На втором этапе скрещиваний были проведены инцухты и тест-кроссы триплоидных растений обоих генотипов. Початки самоопыленных триплоидных растений сформировали зерновки различной выполненности и размеров. После созревания початка и его обрушивания все зерновки были распределены на четыре класса по их размеру и выполненности эндосперма (рис. 3).

В случае совпадения плоидности материнской и отцовской форм на гибридном початке всегда завязываются полноценные зерновки. Если завязывались триплоидные (щуплые) зерновки, исходную отцовскую форму приравнивали к противоположному по плоидности тестера генотипу (гетероплоидной комбинации), а при завязывании на обоих тестерных початках гетероплоидных зерновок тестируемую линию относили к триплоидному или анеуплоидному генотипу.

Окрашивание метафазных пластинок двухдневных проростков анализируемых зерновок реактивом Шиффа по Фельгену (Pausheva, 1988) (рис. 4) показало, что распределение на генотипы с предполагаемым уров-

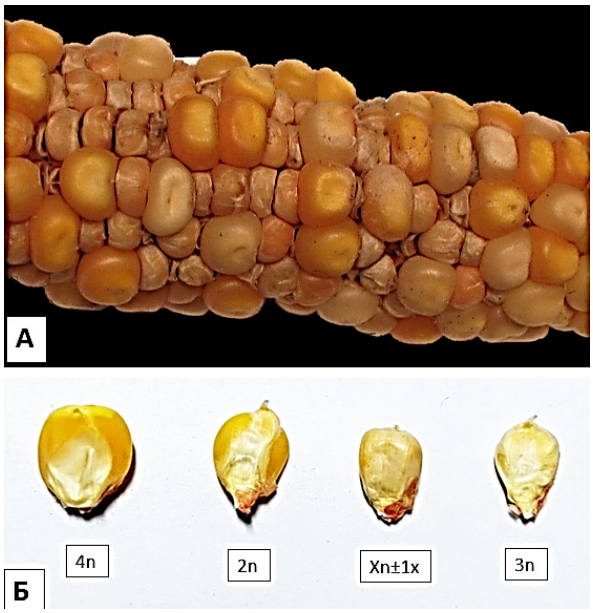


Рис. 3. Разноплоидные зерновки на самоопыленном триплоидном початке (А) и распределение зерновок самоопыленного триплоидного початка кукурузы по размерам на предполагаемые генотипы 4n, 2n, Xn±1x и 3n (Б). В Xn±1x включены все зерновки, геном которых, возможно, отличается от генома 4n, 2n и 3n по числу хромосом

Fig. 3. Maize kernels with different ploidy in an inbred triploid ear (A) and size distribution of kernels for the putative 4n, 2n, Xn ± 1x and 3n genotypes of inbred triploid ears of maize (Б). Xn ± 1x includes all grains whose genome may differ from the 4n, 2n, and 3n genome by the number of chromosomes

Параллельно с инцухтом триплоидных растений была проведена их гибридизация в тест-кроссах с переносом пыльцы триплоидного растения на рыльца початков диплоидных и тетраплоидных тестеров. На этих початках после созревания также сформировались зерновки различной плоидности (см. рис. 3, А), которые тоже были разделены на четыре класса по размеру и выполненности эндосперма (см. рис. 3, Б). Фенотипически диплоидные и тетраплоидные зерновки трудно отличимы друг от друга по размеру зерновки, тогда как анеуплоидные и прочие зерновки характеризуются мелкосемянностью, редуцированным эндоспермом и зародышем, а триплоидные – отсутствием эндосперма. Поэтому для подтверждения истинности предполагаемой плоидности выщепившихся в потомстве тест-кроссов разных генотипов были проведены повторные тест-кроссы с 4n-тестерами. Пыльцу с анализируемого растения переносили на початки 2n- и 4n-тестеров в пергаментных изоляторах. Истинность диплоидного и тетраплоидного генома подтверждалась в том случае, если на соответствующем по плоидности тестерном початке завязывались полноценные (выполненные) зерновки.

нем плоидности по размеру зерновки не в полной мере соответствовало реальным данным. Результаты тест-кросса показали, что в группу предполагаемых тетраплоидных зерновок иногда попали диплоидные, сформировавшие крупные зерновки вследствие эффекта гетерозиса.

Несмотря на большую трудоемкость, цитологический анализ остается наиболее точным методом определения плоидности генома зерновок, если у исследователя нет возможности провести тест-кроссы. Проведение тест-кроссов удобно тем, что позволяет протестировать в полевых условиях большой объем селекционного материала, заменяя более трудоемкий для таких объемов цитологический анализ и который можно применить в том случае, когда результаты тест-кросса вызывают сомнения. Зерновки, отнесенные в группу Xn±1x, плохо прорастали либо не прорастали совсем, проростки были слабо жизнеспособными, с очень тонкими и хрупкими корешками, поэтому были исключены из цитологического анализа. После взятия проб корешков для проведения цитологического анализа у части исследуемого материала все проростки высаживали в грунт, каждый в свою

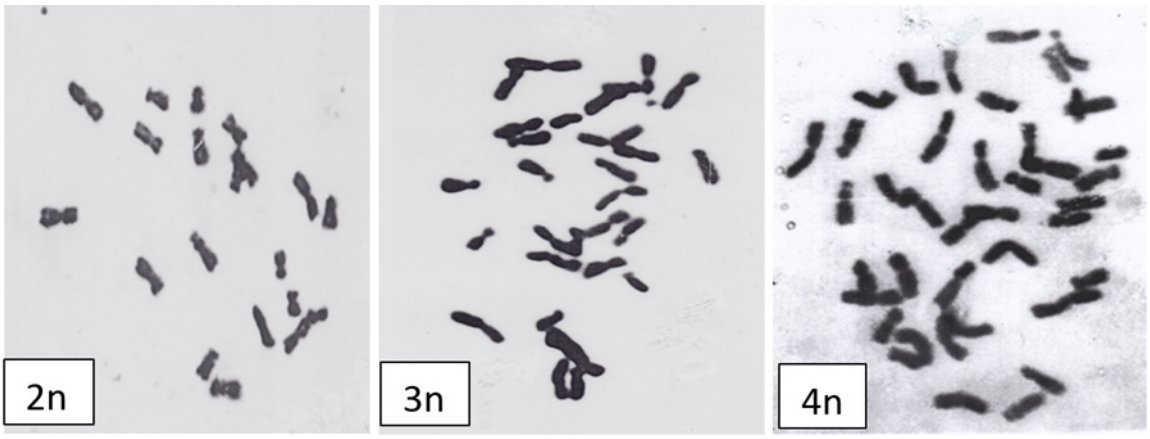


Рис. 4. Метафазные пластинки диплоидной (2n), триплоидной (3n) и тетраплоидной (4n) кукурузы (увеличение микроскопа 90 × 15)

Fig. 4. Metaphase plates of diploid (2n), triploid (3n) and tetraploid (4n) maize (microscope zoom 90 × 15)

группу, и после укоренения и восстановления нормального развития вовлекались в тест-кроссы наравне с другими растениями из одной выборки, не участвовавшими в цитологическом анализе.

Анализ фенотипического расщепления зерновок в потомстве триплоидных растений показал, что при инцухте триплоидных растений, на триплоидных початках завязываются диплоидные, тетраплоидные, триплоидные и анеуплоидные зерновки с частотой, отличающейся от ожидаемого расщепления 1 : 2 : 1. Фактически в F_2 частота диплоидных зерновок составляет 7,44%, триплоидных + анеуплоидных – 41,78%, тетраплоидных – 50,74% (табл. 2).

При этом во всех гетероплоидных комбинациях развиваются вполне жизнеспособные и достаточно фертильные триплоидные растения. По результатам расщепления в потомстве зерновок, несущих гомо- и гетерозиготы аллелей гена сахарного эндосперма, было установлено, что фенотипическое расщепление по гену *su2* (а) для диплоидных зерновок составляет 2А : 1а, для триплоидных – 3А : 1а, и тетраплоидных – 4А : 1а.

Экспериментальные данные показали (табл. 3), что образующиеся на триплоидном растении пыльцевые зерна, несущие аномальное число хромосом в спермиях, в результате прорастания на рыльцах и слияния с яйцеклетками тетраплоидных растений нарушают баланс тетраплоидного генома и, как следствие этого, приводят к нарушениям нормального течения мейоза. Фактически это выражается в полном или частичном редуцировании ткани эндосперма и дефективности зерновки, опосредованно приводящем к снижению урожая зерна. Фенотипическое проявление сигнальных генов сахарного эндосперма зерновки в выщепляющихся генотипах, несущих гомозиготные аллели гена *su2*, подтверждает способность пыльцы триплоидных растений прорастать на рыльцах и вступать в процесс слияния гамет и образовывать зиготы у тетраплоидных и диплоидных растений (рис. 5).

Таблица 2. Частота (%) расщепления зерновок по плоидности генома и состоянию аллелей гена *Su2* при инцухте потомства триплоидных гибридов с генотипом (*Su2su2su2*) и (*Su2Su2su2*)
(по: Khatefov, Malukhov, 2007)

Table 2. Frequency (%) of grains split according to the genome's ploidy and the state of the *Su2* alleles in the progeny of triploid hybrids with the genotypes (*Su2su2su2*) and (*Su2Su2su2*) during inbreeding
(from: Khatefov, Malukhov, 2007)

Плоидность зерновки, n	Частота выщепления зерновок, %	Соотношение и состояние аллелей сигнального гена в зерновках	Фактическое расщепление в F_2, (%)	
			Генотип *Su2su2su2*	Генотип *Su2Su2su2*
4	50,74	4 *Su2-*	47,75	50,75
		1 *su2*	3,00	0,00
3*	41,78	3 *Su2-*	35,81	41,79
		1 *su2*	5,96	0,00
2	7,44	2 *Su2-*	4,48	5,98
		1 *su2*	3,00	1,48
Сумма	100%	–	100%	100%

Примечание: к сумме 3n-зерновок отнесены также все анеуплоидные генотипы

Note: the sum of 3n kernels also includes all aneuploid genotypes

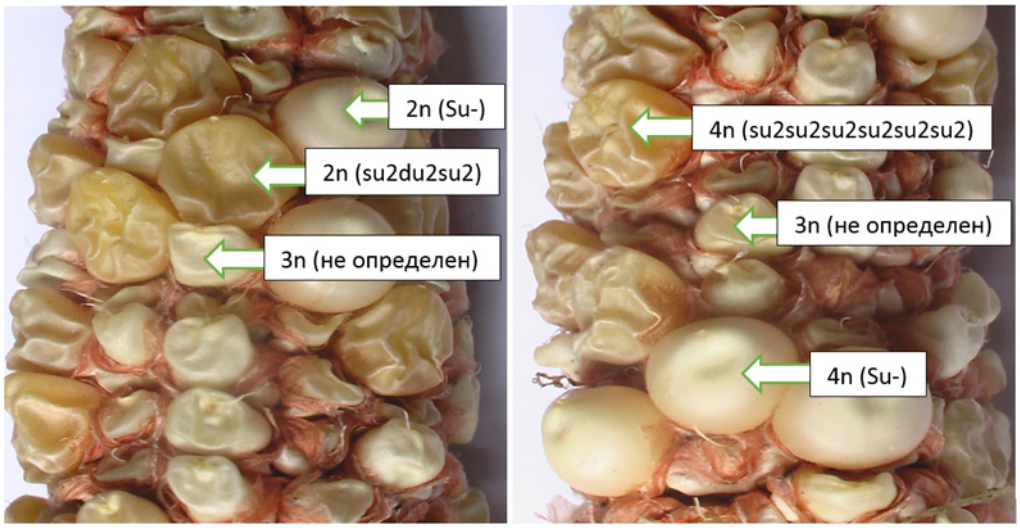
Таблица 3. Возможные генотипы зародыша и эндосперма, формирующиеся при гибридизации между ♂гаметами 3n-кукурузы генотипом *Su2Su2su2* (AAa) и *Su2su2su2* (Aaa) с ♀гаметами 2n- и 4n-кукурузы, гомозиготных по гену *Su2*(A) и *su2*(a)

Table 3. Putative genotypes of the embryo and endosperm formed during hybridization between the 3n maize *Su2Su2su2* genotype (AAa) and *Su2su2su2* genotype (Aaa) with 2n and 4n maize gametes homozygous for *Su2* (A) and *su2*(a) gene

Генотип	Гаметы	♀2n				♀4n			
		зародыш		эндосперм		зародыш		эндосперм	
		A	a	AA	aa	AA	aa	AAAA	aaaa
♂3n (AAa	A	2AA*	2Aa*	2AAA*	2Aaa*	2AAA	2Aaa	2AAAA	2Aaaaa
	a	1Aa*	1aa*	1Aaa*	1aaa*	1AAa	1aaa	1AAaa	1aaaaa
	AA	2AAA	2AAa	2AAAA	2AAaa	2AAAA*	2AAaa*	2AAAAAA*	2AAaaaa*
	Aa	4AAa	4Aaa	4AAAa	4AAaa	4AAAa*	4Aaaa*	4AAAAAa*	4Aaaaaa*
♂3n(Aaa)	A	1AA*	1Aa*	1AAA*	1Aaa*	1AAA	1Aaa	1AAAAA	1Aaaaa
	a	2Aa*	2aa*	2AAa*	2aaa*	2AAa	2aaa	2AAAAa	2aaaaa
	Aa	4AAa	4Aaa	4AAAa	4Aaaa	4AAAa*	4Aaaaa*	4AAAAAa*	4Aaaaaa*
	aa	2Aaa	2aaa	2AAaa	2aaaa	2AAaa*	2aaaa*	2AAAAaa*	2aaaaaa*

Примечание: звездочкой отмечены генотипы, формирующие на початке зерновки с нормальным эндоспермом

Note: the asterisk marks the genotypes forming on the cob grains with a normal endosperm



(♀2n × ♂3n) (♀4n × ♂3n)

Рис. 5. Плоидность и генотип эндосперма зерновок, сформированных в результате тест-кроссов триплоидных растений с диплоидным (♀2n × ♂3n) и тетраплоидным (♀4n × ♂3n) тестерами кукурузы

Fig. 5. Ploidy and genotype of grain endosperm formed as a result of test crosses of triploid plants with diploid (♀2n × ♂3n) and tetraploid (♀4n × ♂3n) maize testers

По этой причине не удается достоверно определить классическим методом соотношение доминантных и рецессивных аллелей гена *su2* по фенотипу в геноме зерновок, выщепляющихся в потомстве триплоидных гибридных растений. Применение тест-кроссов, несущих в своем геноме доминантные и рецессивные гомозиготы аллелей гена *su2*, позволяет разделить только генотипы, несущие рецессивные гомозиготы гена *su2*, от генотипов, несущих его доминантную аллель (см. табл. 2).

Теоретически ожидаемое расщепление плоидности зерновки в потомстве самоопыленных 3n-растений и тест-кроссов ♀2n × ♂3n, ♀4n × ♂3n соответствует соотношению 1(2n) : 7(3n) + (Xn±1x) : 1(4n) (табл. 4), но результаты анализа фактического расщепления зерновок по плоидности генома, полученного с помощью расчетов критерия χ^2 Пирсона (табл. 5), показали их несоответствие фактическому ни в случае самоопыления, ни при проведении тест-кроссов на 2n- и 4n-генотипы.

Таблица 4. **Теоретически ожидаемое расщепление плоидности зерновок при слиянии гамет 3n-растений и их тест-кроссов ♀2n × ♂3n, ♀4n × ♂3n кукурузы**

Table 4. **Theoretically expected splitting of the ploidy in kernels upon fusion of gametes of 3n maize plants and their test crosses ♀2n × ♂3n, ♀4n × ♂3n**

гаметы	2n	Xn±1x	1n
2n	4n	Xn±1x	3n
Xn±1x	Xn±1x	Xn±1x	Xn±1x
1n	3n	Xn±1x	2n

Таблица 5. **Определение классов расщепления зерновок по плоидности генома в потомстве самоопыленных 3n-растений и тест-кроссов ♀2n × ♂3n, ♀4n × ♂3n с помощью критерия χ^2**

Table 5. **Defining splitting classes for the genome's maize grains segregated into different ploidies in the progeny of inbred 3n plants and test crosses ♀2n × ♂3n, ♀4n × ♂3n using the χ^2 criterion**

Параметры	Самоопыление			Тест-кросс		
	2n	3n+Xn±1x	4n	2n	3n+Xn±1x	4n
Ожидаемое отношение	2	13	16	7	18	14
Наблюдаемые величины	222	1295	1573	12379	30980	24557
Всего	3090			67918		
Ожидаемые величины, e	199	1295	1495	12190	31347	24381
Отклонение	23	0	78	189	–367	176
Квадратичное отклонение, d^2	529	0	6084	35721	134689	30976
d^2/e	2,65	0	4,07	2,93	4,29	1,27
χ^2	6,72			8,49		
df	2			2		
χ^2 при p = 0,05	5,991			5,991		
χ^2 при p = 0,01	9,21			9,21		

Это несоответствие классическому расщеплению можно объяснить невозможностью разделения в условиях нашего опыта триплоидных и анеуплоидных зерновок. Наложение значений обоих генотипов не дает возможности подтвердить ожидаемое классическое расщепление. Анализ классов расщепления в условиях опыта показал, что при самоопылении триплоидных растений на початке фактически формируются диплоидные, триплоидные + анеуплоидные и тетраплоидные зерновки в соотношении 2 : 13 : 16 соответственно, а в тест-кроссах на 2n- и 4n-тестеры происходит расщепление на диплоидные, триплоидные + анеуплоидные, тетраплоидные зерновки в соотношении 7 : 18 : 14 соответственно. Такое различие в расщеплении объясняется тем, что при самоопылении триплоидного растения слияние гамет, несущих диплоидный или гаплоидный геном, происходит случайно с такими же яйцеклетками. В результате доля гетероплоидных комбинаций возрастает за счет снижения доли гомоплоидных, поэтому наиболее достоверные данные истинного расщепления следует считать по результатам тест-кросса.

Доля формирования нетипичных зерновок в посеве тетраплоидной кукурузы при загрязнении диплоидными и триплоидными растениями в сумме может достигать 49,25% уже во втором поколении. Результаты исследований показывают, что переопыление тетраплоидной популяции с диплоидными растениями в F_1 приводят к возникновению только триплоидных зерновок в общей массе урожая зерна, заметно снижая значения урожайности, а в случае переопыления с триплоидными растения в F_2 формируются зерновки различной плоидности с гибридным геномом, которые наравне с падением общей урожайности зерна приводят к разбалансированию генома тетраплоидных растений, разрушая стабильность семенной продуктивности тетраплоидного сорта.

Обсуждение

Результаты исследований показали, что источником снижения зерновой продуктивности початков тетраплоидной кукурузы в свободно опыляющихся посевах является формирование триплоидных зерновок без эндосперма при перекрестном опылении между диплоидными и тетраплоидными растениями. Триплоидные в виде щуплых семян с неразвитым эндоспермом или тонких пленок, которые при недостаточно качественной кали-

бровке семян попадают в посевной материал и могут засорять семенной материал тетраплоидного сорта. Совместное произрастание триплоидных растений в посевах тетраплоидной кукурузы приводит к формированию на початках триплоидных и тетраплоидных растений щуплых, гетероплоидных гибридных зерновок с нарушенным числом хромосом. Разрушение тетраплоидного генома происходит в результате слияния мужских гамет, несущих как диплоидные, так и с большим или меньшим, чем диплоидное, числом хромосом, с диплоидными яйцеклетками и тетраплоидными центральными клетками зародышевого мешка, что подтверждается завязыванием на самоопыленных триплоидных початках диплоидных, триплоидных, тетраплоидных и анеуплоидных зерновок с гибридным генотипом, несущих сигнальные гены *su2* сахарного эндосперма. При этом частота диплоидных зерновок составляет 7,44%, а сумма триплоидных и анеуплоидных – 41,78%, тетраплоидных – 50,74%. Вопреки распространенному мнению о полной стерильности триплоидных растений кукурузы, анализ расщепления по фенотипу зерновок, завязавшихся на самоопыленном триплоидном початке и несущих доминантную и рецессивную аллели гена *Su2* и *su2*, показал, что гаплоидные, диплоидные и анеуплоидные гаметы независимо от роли пыльцевого родителя в гибридной комбинации способны к нормальному оплодотворению при попадании как на собственные триплоидные рыльца, так и на рыльца диплоидной и тетраплоидной кукурузы. Такие гибридные растения формируют мощные растения вследствие эффекта гетерозиса и продуцируют больше, чем линейные (инбредные) триплоидные растения, мужских и женских гамет с нарушенным числом хромосом, отличающимся от тетраплоидного, способных к гибридизации с тетраплоидными растениями. Слияние мужских гамет триплоидного растения с тетраплоидными либо собственными женскими гаметами приводит к формированию аномальных, щуплых зерновок с редуцированным эндоспермом на початках обоих генотипов, значительно снижая общий урожай зерна с посевной площади.

Сформировавшиеся на початке гибридные зерновки, при отсутствии отбора (сортопрочистки, калибровки) в свободно опыляющейся популяции, с каждой репродукцией увеличивают долю диплоидных триплоидных и анеуплоидных растений в посевах тетраплоидной кукурузы, что может привести к снижению урожайности зерна до 50% и быстрому вырождению сорта уже к третьей репродукции. Поэтому обязательное соблюдение норм пространственной изоляции в посевах между диплоидной и тетраплоидной кукурузой, а также строгое соблюдение чистоты и качества семенного материала (репродукций) являются обязательными условиями сохранения стабильности генома тетраплоидного сорта, высокого уровня фертильности, высокой семенной продуктивности початков в посевах тетраплоидной кукурузы.

Заключение

Снижение фертильности пыльцы и продуктивности початка в свободно опыляющихся посевах тетраплоидной кукурузы является следствием разрушения тетраплоидного генома в результате гетероплоидных скрещиваний с триплоидными растениями. Деградация тетраплоидного сорта кукурузы в посевах при свободном опылении без пространственной изоляции от диплоидной происходит в три этапа.

На первом этапе происходит перекрестное опыление тетраплоидных растений с диплоидным генотипом (засорение) и формирование на тетраплоидных початках триплоидных зерновок.

На втором этапе происходит засорение посевного материала триплоидными зерновками и растениями в посеве, которое приводит к накоплению в семенном материале разноплоидных зерновок и общему снижению урожая зерна.

На третьем этапе происходит полное разрушение тетраплоидного генома и, как следствие этого, деградация тетраплоидного сорта уже в C_3 репродукции.

Исследования показали, что зерновки триплоидной кукурузы слабо развиты и имеют редуцированный эндосперм, но способны прорастать в оптимальных условиях и формировать мощные гибридные растения с дифференциальной фертильностью. Фертильность триплоидных растений частично снижена за счет высокой частоты анеуплоидии, приводящей к нарушению накопления крахмала в пыльцевом зерне. Пыльцевые зерна с наличием крахмала, сформированные на триплоидных растениях кукурузы, способны прорастать на рыльцах как диплоидной, так и тетраплоидной кукурузы, независимо от роли родителя, и способствуют завязыванию на початках гибридных зерновок различной плоидности, размеров и выполненности эндосперма.

Анализ расщепления пыльцевых зерен триплоидных растений, перенесенных в тест-кроссах на диплоидные и тетраплоидные початки, показал фактическое расщепление на диплоидные (7 частей), тетраплоидные (14 частей) и триплоидные + анеуплоидные (18 частей), а при самоопылении триплоидных растений расщепление было 2 : 16 : 13 соответственно. Анализ плоидности зерновок, завязавшихся в результате самоопыления на триплоидном початке, показал, что 7,44% имеют диплоидный, 41,78% – триплоидный + анеуплоидный и 50,74% – тетраплоидный геном. В совокупности все эти факторы приводят к снижению фертильности и урожайности зерна тетраплоидной кукурузы до 50%.

Такое резкое снижение урожая зерна связано с нарушением формирования полноценного эндосперма в гетероплоидных скрещиваниях, который показывает, что при реципрокных скрещиваниях между диплоидной и тетраплоидной кукурузой на початках формируются 100-процентно триплоидные зерновки без эндосперма, фактически, без урожая зерна. При отсутствии в такой репродукции качественной калибровки по удалению примеси триплоидных зерновок происходит вторичное засорение семенного материала и посевов триплоидными растениями, приводящее к потере урожая зерна до 50% уже во второй репродукции семян.

Установлено, что отцовские гаметы триплоидных растений способны полноценно участвовать в процессе слияния гамет как с диплоидными, так и с гаплоидными яйцеклетками, создавая гомоплоидные и гетероплоидные гибридные геномы. Расчет доли генотипов зародыша и эндосперма, формирующихся при гибридизации между ♂гаметами 3n-кукурузы с генотипом *Su2Su2su2* и *Su2su2su2* с ♀гаметами 2n- и 4n-кукурузы, гомозиготных по сигнальным генам сахарного эндосперма зерновки *Su2* и *su2*, показал, что в F_2-репродукциях частота гибридных диплоидных в сумме с триплоидными + анеуплоидными зерновками в урожае зерна может составить 49,25%. При этом новые репродукции гибридных диплоидных зерновок, способны в следующем F_3-поколении сформировать очередные щуплые триплоидные зернов-

ки при их переопылении с тетраплоидной популяцией. Это будет способствовать дальнейшей деградации тетраплоидного генома и снижению урожая зерна.

При отсутствии условий пространственной изоляции между диплоидной и тетраплоидной кукурузой, а также отсутствии качественной калибровки семян после сбора урожая, с каждой новой репродукцией семян частоты гетероплоидных генотипов будут возрастать, увеличивая частоту генетического и геномного засорения, приводя к снижению урожая зерна и окончательному вырождению тетраплоидной популяции.

References / Литература

Hatefov E.B. Variability in ploidy grains at heteroploid crosses between diploid and tetraploid maize. *News of the Kabardin-Balkar scientific center of RAS*. 2012;3(47):86-90. [in Russian] (Хатефов Э.Б. Изменчивость плоидности зерновок при гетероплоидных скрещиваниях между диплоидной и тетраплоидной кукурузой. *Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН*. 2012;3(47):86-90.)

Hatefov E.B., Shcherbak V.S., Role of polyploidy in breeding of agricultural crops. *Vladimirskiy zemledelets = Vladimir Farmer*. 2011;(2):15-16. [in Russian] (Хатефов Э.Б., Щербак В.С. Роль полиплоидии в селекции сельскохозяйственных культур. *Владимирский земледелец*. 2011;(2):15-16).

Henry I.M., Dilkes B.P., Miller E.S., Burkart-Waco D., Comai L. Phenotypic consequences of aneuploidy in *Arabidopsis thaliana*. *Genetics*. 2010;186(4):1231-1245. DOI: 10.1534/genetics.110.121079

Henry I.M., Dilkes B.P., Young K., Watson B., Wu H., Comai L. Aneuploidy and genetic variation in the *Arabidopsis thaliana* triploid response. *Genetics*. 2005;170(4):1979-1988. DOI: 10.1534/genetics.104.037788

Khatefov EB, Kerv Yu.A., Boyko V.N., Golovina MA, Appaev S.P. Expansion of the genetic polymorphism of the initial selection material of corn by the method of re-diploidization of tetraploid populations. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2018;4(16):192-203. [in Russian] (Хатефов Э.Б., Керв Ю.А., Бойко В.Н., Головина М.А., Аппаев С.П. Расширение генетического полиморфизма исходного селекционного материала кукурузы методом рediплоидизации тетраплоидных популяций. *Таврический вестник аграрной науки*. 2018;4(16):192-203). DOI: 10.25637/TVAN.2018.04.18

Khatefov E.B., Malukhov Z.M. Preserving seed fruitfulness of tetraploid corn. *Vestnik of the Russian Agricultural Science*. 2013;(5):31-33. [in Russian] (Хатефов Э.Б., Малухов З.М. Сохранение семенной плодовитости тетраплоидной кукурузы. *Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2013;(5):31-33).

Khatefov E.B, Matveeva G.V. Development of rediploid maize lines (methodological guidelines). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Хатефов Э.Б., Матвеева Г.В. Получение рediплоидных линий кукурузы. Методические указания. Санкт-Петербург: ВИР; 2018).

Pausheva Z.P. Workshop on plant cytology (Praktikum po tsitologii rasteniy). 4th ed. Moscow: Agropromizdat; 1988. [in Russian] (Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. 4-е изд. Москва: Агропромиздат; 1988).

Rhoades M.M. Note on the origin of triploidy in maize. *Journal of Genetics*. 1936;33:355-357.

Romeis B. Mikroskopische Technik (neubearbeitete und erweiterte Auflage, herausgegeben von P. BÖCK). München; Wien; Baltimore: Urban und Schwarzenberg; 1989. [in German]

Shmaraev G.E., Matveeva G.V. Study and maintenance of the maize collection accessions. Guidelines (Izucheniye i podderzhaniye obraztsov kollektsii kukuruzy. Metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1985. [in Russian] (Шмараев Г.Е., Матвеева Г.В. Изучение и поддержание образцов коллекции кукурузы. Методические указания. Ленинград: ВИР; 1985).

Wang X., Cheng Z.M., Zhi S., Xu F. Breeding triploid plants: a review. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2016;52(2):41-54. DOI: 10.17221/151/2015-CJGPB

Информация об авторах

Эдуард Балилович Хатефов, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, haed1967@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0001-5713-2328

Александр Андреевич Грушин, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Волгоградская опытная станция – филиал ВИР, 404160 Россия, Волгоградская область, Среднеахтубинский район, Краснослободск, квартал Опытная станция ВИР, 30, gnuvosvniir@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-2842-1512

Владислав Николаевич Бойко, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Кубанская опытная станция – филиал ВИР, 352183 Россия, Краснодарский край, Гулькевичский район, поселок Ботаника, ул. Центральная, 2, boyko_vlad@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7919-1302

Information about the authors

Eduard B. Khatefov, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, haed1967@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0001-5713-2328

Aleksander A. Grushin, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Volgograd Experiment Station of VIR, 30 VIR Exp. Station Block, Krasnoslobodsk, Volgograd Province 404160, Russia, gnuvosvniir@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-2842-1512

Vladislav N. Boyko, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Kuban Experimental Station of VIR, 2 Tsentralnaya St., Botanika, Gulkevichi District, Krasnodar Territory 352183, Russia, boyko_vlad@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7919-1302

Вклад авторов: Хатефов Э.Б. – разработка теории; проведение скрещиваний; интерпретация результатов. Бойко В.Н., Грушин А.А. – подбор и размножение материала; проведение полевых испытаний; сбор статистических данных.
Contribution of the authors: Khatefov E.B. – development of the theory; performance of crossings; interpretation of the results. Boyko V.N., Grushin A.A. – selection and multiplication of the material; performance of field tests; collection of statistical data.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 05.11.2019; одобрена после рецензирования 19.04.2020; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 05.11.2019; approved after reviewing on 19.04.2020; accepted for publication on 28.02.2022.

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

Научная статья
УДК 633.36/.37:575.22
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-147-156

CC BY

Идентификация дублетных образцов гороха (*Pisum sativum* L.) в коллекции ВИР

Е. В. Семенова, В. В. Васипов, И. Н. Анисимова

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

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

Актуальность. Идентификация дублетных образцов в генетических банках семян весьма актуальна, поскольку увеличение объема коллекций за счет дублетов ведет к повышению затрат на поддержание, не расширяя уровень генетического разнообразия коллекций.
Материалы и методы. Изучали 17 пар образцов гороха *Pisum sativum* L. из коллекции ВИР, предположительно ошибочно внесенных в постоянный каталог дважды, но имеющих один и тот же интродукционный номер, поступившие в коллекцию в 1922–1996 гг. и репродуцированные к настоящему времени от двух до 16 раз. По результатам полевой оценки для молекулярного анализа было отобрано 15 пар дублетных образцов различного направления использования. RAPD-анализ выполнен с использованием пяти праймеров серии Operon. Суммарные запасные белки семян разделяли методом электрофореза в 12,5-процентном полиакриламидном геле в присутствии β-меркаптоэтанола и додецилсульфата натрия.
Результаты. Для установления идентичности или отличий образцов использовали следующие критерии: 1) сходство по морфологическим признакам (общему габитусу, окраске цветков, антоциановой пигментации цветков и вегетативных органов), срокам начала цветения; 2) идентичность или различие профилей RAPD-фрагментов; 3) идентичность или различие электрофоретических спектров запасных белков семян. На основании сравнительного анализа выявлены семь пар дублетных образцов; среди них пары к-81/к-1199, к-8331/к-8465, к-8719/к-8760, к-8757/к-8825 были полностью идентичными, а к-8464/к-8472, к-8740/к-8873, к-8689/к-8723 – гетерогенными, но преимущественно со сходными профилями RAPD-фрагментов и типами электрофоретических спектров белков семян.
Заключение. Для установления идентичности коллекционных образцов гороха, выявления дублетных, гетерогенных и засоренных образцов эффективна комплексная оценка, включающая фенотипирование растений в полевых условиях, а также анализ полиморфизма амплифицированных фрагментов ДНК и компонентов электрофоретических спектров запасных белков семян.

Ключевые слова: фенотипирование, морфологические признаки, ДНК-маркеры, RAPD-анализ, запасные белки семян, электрофорез, полиморфизм

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0481-2022-0002 «Выявление возможностей генофонда бобовых культур для оптимизации их селекции и диверсификации использования в различных отраслях народного хозяйства».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.
Авторы выражают глубокую благодарность О. О. Дзюба и А. А. Макаревич (ВИР) за помощь в выполнении анализов, Н. В. Алпатьевой, Э. Э. Егги (ВИР) и А. А. Синюшину (МГУ, Москва) за советы и ценные замечания.

Для цитирования: Семенова Е.В., Васипов В.В., Анисимова И.Н. Идентификация дублетных образцов гороха (*Pisum sativum* L.) в коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):147-156. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1- 147-156

© Семенова Е.В., Васипов В.В., Анисимова И.Н., 2022

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-147-156

Identification of duplicate accessions in the pea (*Pisum sativum* L.) collection at VIR

Elena V. Semenova, Vladimir V. Vasipov, Irina N. Anisimova

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

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

Background. Identification of duplicates in the collections of genetic resources is the most important problem of seed gene bank management. Duplicate accessions expand the collection size, thus raising the costs of germplasm maintenance without broadening the genetic diversity.
Materials and methods. The studied material included 17 pairs of *Pisum sativum* L. accessions from the VIR collection which presumably had been erroneously registered twice in the VIR catalogue; however, they had identical introductory numbers. The accessions entered the collection in 1922–1996 and to date they have been reproduced 2 to 16 times. After a field assessment, 15 pairs of putative duplicate accessions of various uses were selected for molecular analysis. A RAPD analysis was performed using five primers from the Operon Series. Total seed proteins were analyzed by SDS-polyacrylamide gel electrophoresis.
Results. The following criteria were used to ascertain identity of the accessions or their difference: 1) similarity of morphological characters (habitus, and anthocyanin pigmentation of flowers and vegetative organs) and flowering dates; 2) identity or polymorphism of RAPD profiles; and 3) identity or difference in electrophoretic banding patterns of seed storage proteins. Seven pairs of duplicates were identified according to the results of a comparative analysis. Among them, the accessions in the pairs k-81/k-1199, k-8331/k-8645, k-8719/k-8760, and k-8757/k-8825 turned out to be completely identical, while k-8464/k-8472, k-8740/k-8873, and k-8689/k-8723 were heterogenic, but had similar RAPD profiles and seed proteins patterns.
Conclusions. An integrated assessment involving in-field plant phenotyping and analyzing polymorphism of amplified DNA fragments and components in electrophoretic banding patterns of seed proteins is promising for detecting identical or heterogenic accessions in genebank collections.

Keywords: phenotyping, morphological characters, DNA markers, RAPD analysis, seed storage proteins, electrophoresis, polymorphism

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No 0481-2022-0002 "Identification of the possibilities of legume crop genetic diversity to optimize their breeding and diversify uses in various sectors of the national economy".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.
The authors are grateful to O. O. Dzyuba and A. A. Makarevich (VIR) for their help in performing the studies. We are also grateful to N. V. Alpatieva, E. E. Eggi (VIR), and A. A. Sinyushin (Moscow State University) for their valuable advice and comments.

For citation: Semenova E.V., Vasipov V.V., Anisimova I.N. Identification of duplicate accessions in the pea (*Pisum sativum* L.) collection at VIR. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):147-156. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-147-156

Введение

Коллекция генетических ресурсов гороха (*Pisum sativum* L.), сохраняемая в Федеральном исследовательском центре Всероссийском институте генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), насчитывает более 8 тыс. образцов из 92 стран мира. Первые образцы, поступившие в коллекцию, датируются 1902 годом. В настоящее время пополнение коллекции гороха осуществляется путем обмена с другими генбанками, посредством экспедиционных сборов на территории России и за рубежом, выписки материала отечественных и зарубежных институтов, фирм и компаний. Новые сорта и селекционный материал поступают и непосредственно от селекционеров. При пополнении коллекции возникает проблема включения в постоянный каталог дублетов. Нередко в коллекцию поступают новые образцы, названия которых идентичны названиям образцов, уже имеющихся в коллекции, но нет информации о том, являются ли они дублетными.

Проблема идентификации дублетных коллекционных образцов в генетических банках семян весьма актуальна. При постоянном увеличении коллекции требуется все больше финансовых затрат на изучение, поддержание и хранение образцов, в том числе и дублетов, не способствующих расширению сохраняемого генетического разнообразия. Решению этой проблемы посвящены многочисленные исследования. Безусловно, первостепенное значение имеет тщательный анализ паспортных данных образцов (van Hintum, Knüpffer, 1995; Podyma, 2003), а также фенотипирование растений в полевых условиях. Так, например, недавно был разработан низкозатратный способ для выявления дублетных образцов ячменя (*Hordeum vulgare* L.) скандинавского происхождения, хранящихся в коллекциях ВИР и Нордического генного банка (NordGen, Швеция). Первый этап включал выявление образцов с одинаковыми названиями на основе паспортных баз данных в разных генных банках, второй – полевое изучение образцов, представляющих вероятные дублеты, третий – углубленное изучение с использованием более сложных методов (Yndgaard et al., 2016).

В ряде работ продемонстрирована эффективность методов, основанных на использовании молекулярных маркеров. Так, анализ морфологических признаков в сочетании с SSR-маркерами успешно использован у салата *Lactuca sativa* L. (Sochor et al., 2019) и кукурузы *Zea mays* L. (Andjelkovic et al., 2018). Показаны перспективы использования SSR-маркеров для идентификации дублетов в коллекциях сливы (*Prunus domestica* L.) (Sisko, 2016), ячменя (Lund et al., 2003). AFLP-маркеры оказались использованы для идентификации дублетов в коллекции салата (van Treuren et al., 2010), RAPD-маркеры – для выявления дублетов в коллекциях риса (Virk et al., 1995) и шелковицы (Naik, Dandin, 2006). SNP-маркеры использованы для идентификации дублетных образцов *Brassica oleracea* L. в российском и Нордическом генных банках (Palmé et al., 2020). В последние годы обсуждаются возможности использования методов высокопроизводительного секвенирования геномов для анализа коллекционных образцов (McCouch et al., 2012; Singh et al., 2019). Кроме того, не утратили своей актуальности простые и экономичные экспресс-методы, основанные на анализе полиморфных признаков, например спектров запасных белков семян. В ходе многочисленных исследований доказана эффективность электрофореза запасных белков семян для выявления дублетных образцов в коллекциях злаковых и зернобобовых культур (Konarev A.V. et al., 1995; Konarev V.G., 2000; Pomortsev, Lyalina, 2009; Eggy, 2015). И. Н. Перчук с соавторами (Perchuk et al., 2016) использовали анализ полиморфизма запасных белков семян для выявления дублетных образцов овса в коллекциях ВИР и Нордического генного банка. В. В. Сидорова с соавторами (Sidorova et al., 2020) применили электрофорез запасного белка зеина для выявления дуплицированных образцов сахарной кукурузы в коллекции ВИР.

Работы по выявлению дублетных образцов гороха в коллекции ВИР не проводились. В настоящей статье показаны возможности использования комплексного подхода, основанного на анализе морфологических признаков в полевых условиях, полиморфных ДНК-маркеров и запасных белков семян для выявления дублетных образцов в коллекции гороха.

Материал и методы

Материалом исследования служили 17 пар образцов гороха (*Pisum sativum* L.) коллекции ВИР, ошибочно внесенных в постоянный каталог дважды, то есть имеющих один и тот же интродукционный номер и одинаковые названия, но различные номера каталога. Образцы поступили в коллекцию в период с 1922 по 1996 г. и в течение периода хранения пересевались от двух до 16 раз (табл. 1).

Предполагаемые дублетные образцы высеяли на соседних делянках на опытном поле научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в 2011 г. Их оценку (фенологические наблюдения, анализ морфологических признаков) проводили в соответствии с методиками, принятыми в отделе генетических ресурсов зернобобовых культур (Vishnyakova et al., 2010). По результатам полевой оценки для молекулярного анализа отобрали 15 пар образцов различного направления использования. Образцы пар № 4 и № 7 были исключены из исследования, так как они значительно различались как по окраске семян, так и по морфологическим признакам растений, выращенных в поле. Скорее всего, семена исходных образцов каждой из пар при включении в постоянный каталог были разделены на фракции и далее репродуцировались отдельно. Из тех же самых пакетов отбирали семена для проращивания и последующего выделения ДНК, а также для выделения запасных белков.

Тотальную ДНК выделяли из 3–5 этиолированных проростков модифицированным CTAB-методом (Anisimova et al., 2018). Для отдельных образцов дополнительно анализировали фракции ДНК, которые выделяли из полевых растений, различавшихся по морфологическим признакам и срокам начала цветения. При проведении RAPD-анализа использовали 5 десятичленных праймеров серии Operon OPA14, OPA11, OPC14, OPA16, OPQ02 («Евроген», Россия), которые были отобраны среди 10 праймеров на основе предварительного скрининга (с учетом числа выявляемых полиморфных фрагментов). Реакционная смесь для ПЦР объемом 25 мкл содержала 100 нг геномной ДНК, 2,5 мМ dNTP, 2,5 мкл 10-кратного буфера, 2,5 мМ $MgCl_2$, 1 е. а. Taq ДНК-полимеразы (ДИАЛАТ ЛТД, Россия), 0.25 мМ праймера. Амплификацию проводили в термическом процессоре модели Techne TC-312 (Великобритания) в следующем режиме: денатурация матрицы ДНК при 94°C, 6 мин, затем 39 циклов амплификации: (30 с при 94°C; 45 с при 37°C; 50 с при

Таблица 1. **Список предполагаемых дублетных образцов *Pisum sativum* L. из коллекции ВИР**
Table 1. **Putative duplicates among *Pisum sativum* L. accessions from the VIR collection**

№ пары / Pair No.	№ интродукции / Introductory No.	№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Название / Name	Происхождение / Origin	Год поступления в коллекцию / Year of entry into collection	Число пересевов / Number of reproductions	Направление использования / Purpose
1	A6003	53	Норд ранний полевой	Германия	1922	>16	зерновой
	A6003	110	Норд ранний полевой	Германия	1922	>11	зерновой
2	A6016	81	без названия	Канада	1922	>9	овощной
	A6016	1199	без названия	Канада	1922	>9	овощной
3	A6017	70	Местный	РФ, Омская обл.	1922	>8	зерновой
	A6017	1198	Местный	РФ, Омская обл.	1922	>11	зерновой
4	B6037	111	без названия	Белоруссия	1922	>12	зерновой
	B6037	1463	без названия	Белоруссия	1922	>6	кормовой
5	D6019	203	без названия	РФ, Омская обл.	1922	>11	кормовой
	D6019	221	без названия	РФ, Омская обл.	1922	>10	кормовой
6	F6019	209	без названия	РФ, Омская обл.	1922	>11	кормовой
	F6019	233	без названия	РФ, Омская обл.	1922	>9	кормовой
7	17231	1119	Местный	Белоруссия	1922	>11	кормовой
	17231	1128	Местный	Белоруссия	1922	>9	зерновой
8	73110	3126	Pois gris d'hiver	Франция	1927	>11	кормовой
	73110	3473	Pois gris d'hiver	Франция	1928	>8	кормовой
9	73111	3125	Pois Perdrit	Франция	1927	>9	кормовой
	73111	3899	Pois Perdrit	Франция	1934	>14	кормовой
10	82547	3443	Thorsdag	Швеция	1928	>12	зерновой
	82547	3798	Thorsdag	Швеция	1932	>11	зерновой
11	489981	8464	L 1771	Швеция	1985	4	кормовой
	489981	8472	L 1771	Швеция	1985	3	кормовой
12	492883	8331	Местный	Греция	1985	3	кормовой
	492883	8465	Местный	Греция	1985	7	кормовой
13	511710	8362	Raihna	Индия	1988	4	зерновой
	511710	8557	Raihna	Индия	1988	4	зерновой
14	556224	8740	№ 45114	Германия	1996	3	кормовой
	556224	8873	№ 45114	Германия	1996	4	кормовой
15	564478	8719	Atlas	Чехия	1994	3	овощной
	564478	8760	Atlas	Чехия	1996	3	овощной
16	579545	8757	Topper	Канада	1996	2	зерновой
	579545	8825	Topper	Канада	1996	3	зерновой
17	o135644	8689	Б-1591	РФ, Башкирия	1991	3	зерновой
	o135644	8723	Б-1591	РФ, Башкирия	1993	2	зерновой

72°C); пост-циклический синтез при 72°C, 7 мин. Продукты амплификации разделяли электрофорезом в 1,5-процентном агарозном геле в 1 × ТАЕ буфере с добавлением бромистого этидия и фотографировали с помощью гельдокументирующей системы UVP Bio Doc-ItTM Imaging System (США). Размеры амплифицированных фрагментов определяли относительно маркера молекулярного веса ДНК 1kb Easy Load DNA Ladder (Sigma Aldrich).

Для выделения суммарных белков единичные семена гороха освобождали от оболочки и размалывали в фарфоровой ступке. Навеску муки массой 5,0 мг переносили в микроцентрифужную пробирку (Eppendorf, Германия), прибавляли 140 мкл буфера для экстракции белков (0,1% додецилсульфат натрия, 0,025 М Трис, 0,192 М глицин pH 8,3), пробы перемешивали и инкубировали при температуре 20°C в течение 45 мин, по окончании инкубирования пробы центрифугировали 5 мин при скорости 14000 оборотов в мин при 20°C. Образцы белковых препаратов смешивали с буфером нанесения (62,5 мМ Трис-HCl pH 6,8, 5% β-меркаптоэтанол, 0,05% бромфеноловый синий, 10% глицерин) в соотношении 1 : 1.

Состав белковых субъединиц анализировали с помощью электрофореза в 12,5-процентном полиакриламидном геле в диссоциирующей системе в присутствии β-меркаптоэтанола по методу Laemmli (1970) в соответствии с методическими рекомендациями, принятыми в отделе биохимии и молекулярной биологии ВИР (Konarev V.G., 2000). В качестве стандарта использован электрофоретический спектр белков семян сои сорта 'Светлая' (к-9960). При описании компонентов электрофоретических спектров белков принимали во внимание данные С. В. Бобкова и Т. Н. Лазаревой, полученные при исследовании межвидовых гибридов гороха (Bobkov, Lazareva, 2012).

Результаты и обсуждение

Для установления идентичности или отличий предположительно дублетных образцов использовали следующие критерии: 1) сходство по морфологическим признакам (общему габитусу, высоте растений, наличию антоциановой пигментации цветков и вегетативных органов) и срокам начала цветения; 2) идентичность или различие профилей RAPD-фрагментов при попарном сравнении, 3) идентичность или полиморфизм компонентов электрофоретических спектров запасных белков семян при попарном сравнении. Поскольку горох относится к числу самоопыляющихся культур, ожидали, что большинство образцов будут однородными как по морфологическим, так и по молекулярным признакам. Тем не менее не исключали также, что выровненные в полевых условиях образцы могут быть гетерогенными по молекулярным признакам в результате скрытой гетерогенности (например, если образец имел гибридное происхождение), а также генетического или механического засорения.

Для поддержания всхожести все образцы постоянно пересеваются на опытных станциях ВИР. При посевах в южных районах возможно частичное переопыление насекомыми-опылителями. Весьма вероятно, что ранее поступившие образцы после многократных пересевов могут иметь примеси других генотипов, а также механические засорения. В таком случае особое внимание уделяли характеру выявленного полиморфизма. Так, если при сравнительном анализе двух предположительно дуплицированных образцов большинство семян выборки характеризовалось одинаковым типом спектра (обозначен как главный тип), а минорные типы также были общими для обоих образцов, то предполагали, что эта гетерогенность существовала в образце изначально. Наличие неоднородности образцов гороха в коллекции вполне возможно. Наиболее выровненными по всем признакам могут быть селекционные сорта, менее однородными – селекционные линии. Местные же стародавние сорта чаще всего представляют собой смесь генотипов.

Результаты сравнительного анализа предполагаемых дублетных образцов по данным фенотипирования, спектрам RAPD-фрагментов и электрофоретическим спектрам белков представлены в таблице 2. В полевых условиях в пределах пяти пар сравниваемых образцов (пары № 2, № 12, № 14, № 16, № 17) не наблюдали различий по общему габитусу растений, высоте, окраске цветков, наличию антоциановой пигментации вегетативных органов, а также срокам начала цветения.

Таблица 2. Результаты сравнительного фенотипического и молекулярного анализов образцов *Pisum sativum* L. из коллекции ВИР

Table 2. Results of comparative phenotypic and molecular analyses of *Pisum sativum* L. accessions from the VIR collection

№ пары / Pair No.	Образец / Accession	Сходство по морфологическим признакам / Similarity in morphological characters	Сроки начала цветения / Dates of flowering	Сходство по спектрам RAPD-фрагментов / Similarity in RAPD profiles	Сходство электрофоретических спектров белков семян / Similarity in electrophoretic banding patterns
Дублетные образцы / Duplicate accessions					
2	к-81 к-1199	Идентичны	Совпали	Идентичны	Идентичны и однородны
11	к-8464 к-8472	Единичная примесь у к-8472 (многоцветковость)	Совпали	Идентичны, примесь у к-8472	Выявлено по два типа спектра. Главные типы спектра идентичны, минорные отличаются
12	к-8331 к-8465	Идентичны	Совпали	Идентичны	Идентичны и однородны

Таблица 2. Окончание

Table 2. The end

№ пары / Pair No.	Образец / Accession	Сходство по морфологическим признакам / Similarity in morphological characters	Сроки начала цветения / Dates of flowering	Сходство по спектрам RAPD-фрагментов / Similarity in RAPD profiles	Сходство электрофоретических спектров белков семян / Similarity in electrophoretic banding patterns
14	к-8740 к-8873	Идентичны	Совпали	Гетерогенны	Выявлено по четыре типа спектра; есть общие и уникальные типы спектра
15	к-8719 к-8760	Единичная примесь у к-8760 (отличие по окраске листа)	Совпали	Идентичны, у к-8760 примесь	Идентичны, у к-8719 единичная примесь
16	к-8757 к-8825	Идентичны	Совпали	Идентичны	Идентичны и однородны
17	к-8689 к-8723	Идентичны	Совпали	Идентичны	Выявлено по два идентичных типа спектра
Не дублетные, генетически отличающиеся образцы / Non-duplicate, genetically differing accessions					
1	к-53 к-110	Различаются по высоте растений	Различаются на 11 дней	Не идентичны	к-53 однородный, к-110 гетерогенный. Общие типы спектра отсутствуют
3	к-70 к-1198	Различаются по высоте растений, по крупности семян	Различаются на 4 дня	Не анализировали	У к-70 выявлено 4 типа спектра, у к-1198 – 2. Преобладающий тип спектра общий
5	к-203 к-221	Визуально отличаются по общему габитусу	Различаются на 5 дней	Не идентичны	Однородны, но не идентичны
6	к-209 к-233	У к-209 есть примесь с более ярким двойным антоциановым полукольцом в узле	Различаются на 2 дня	Отличаются по двум праймерам, но отличия незначительны (единичные компоненты)	Гетерогенны, преобладающий тип спектра общий. Возможно, при одном из пересевов произошло переопыление
8	к-3126 к-3473	У к-3473 есть единичная примесь с розовыми цветками	Различаются на 2 дня	Гетерогенны и не идентичны	Гетерогенны. У образца к-3473 есть уникальные генотипы
9	к-3125 к-3899	У к-3125 более крупный боб; к-3899 содержит смесь растений, отличающихся по окраске цветков	Различаются на 6 дней	Образец к-3125 однороден, к-3899 гетерогенен	Образец к-3899 гетерогенен; к-3125 однороден, за исключением единичной примеси. Образец к-3899 представляет смесь генотипов и не похож на к-3125
10	к-3443 к-3798	Различаются по высоте растений (на 40 см)	Различаются на 6 дней	Имеют общие генотипы; к-3443 однороден, к-3798 гетерогенен	Гетерогенны; у к-3443 выявлено четыре типа спектра, у к-3798 – два. Количественно преобладающий и один из минорных типов спектра одинаковы
13	к-8362 к-8557	Различаются по выраженности окраски	Различаются на 3 дня	Образец к-8362 гетерогенен по двум из шести праймеров, к-8557 однороден	Не идентичны

Образцы двух пар (№ 11, № 15) в основном не имели различий по морфологическим признакам и срокам цветения, но содержали единичные растения, отличавшиеся по высоте и окраске цветков. Образцы восьми пар (№№ 1, № 3, № 5, № 6, № 8 – №10, № 13) незначительно отличались друг от друга как по морфологическим признакам, так и по срокам начала цветения. Четыре образца (пары № 4 и № 7), значительно различавшиеся в полевых условиях, в дальнейшем были исключены из анализа.

Все изученные пары образцов четко отличались друг от друга профилями RAPD-фрагментов, амплифицированных с помощью пяти использованных праймеров. Кроме того, у ряда образцов (пары № 6, № 8, № 14 или один из парных образцов № 9, № 10, № 13) отмечен полиморфизм при сравнении RAPD-спектров отдельных растений. В качестве дополнительного признака использовали электрофоретические спектры суммарных запасных белков, выделенных из 10 семян каждого образца.

Полностью однородными и идентичными по данным полевого и молекулярного анализов, а также электрофоретического анализа белков оказались образцы из пар № 2 и № 12. Они классифицированы как дублетные. Образцы к-81 и к-1199 (пара № 2) – очень старые формы кормового гороха из Канады. Интересно, что каждый образец этой пары был репродуцирован более 9 раз в разных условиях и остался однородным. К дублетам отнесены и кормовые местные образцы к-8331 и к-8465 из Греции (пара № 12), репродуцированные соответственно 3 и 7 раз, но при этом оставшиеся однородными и сохранившие свою идентичность по данным полевого анализа и электрофореза белков.

Сравниваемые образцы пар № 14, № 16 и № 17 также были абсолютно идентичны в полевых условиях, но по данным RAPD-анализа полностью однородными оказались только образцы пары № 17, а по данным электрофоретического анализа белков – образцы пары № 16. Пара № 16 представлена образцами крупнозерного сорта 'Topper' из Канады, поступившего в коллекцию в результате экспедиционного сбора. Эти образцы пересевались всего 2-3 раза. Различия, выявленные с помощью двух праймеров из пяти использованных, указывают на то, что образцам свойственна скрытая молекулярная гетерогенность, и их можно считать дублетными.

Образцы пары № 17 (к-8689/к-8723), представляющие линию Б-1591 селекции Башкирского государственного педагогического института, претерпели соответственно 3 и 2 пересева. Они обладают ценными качествами – неосыпаемостью семян и многоплодностью. Оба образца характеризовались идентичными профилями RAPD-фрагментов, но по результатам электрофоретического анализа белков семян оказались неоднородными. В выборке из 10 семян каждого образца присутствовали по два типа спектра, причем главный (обнаружен у 8 генотипов) и минорный типы спектра обоих образцов оказались идентичными. Можно предположить, что образцы являются дублетами, а их гетерогенность по составу электрофоретических компонентов белков связана с гибридным происхождением линии.

Образцы пары № 14 (к-8740/к-8873 из Германии) были абсолютно идентичны по морфологическим признакам, но согласно результатам анализа полиморфизма ДНК и белков представляли смесь нескольких генотипов. Так, в каждом из образцов идентифицированы спектры четырех типов, которые были общими, но встречались с разной частотой. Разные типы спектров имели отличия по компонентам вицилина, а также α- и β-полипептидов легумина (рис. 1). Очевидно, образцы к-8740 и к-8873 являются дублетными, но обладают скрытой гетерогенностью, которую необходимо учитывать при их репродукции во избежание утраты генетической целостности.

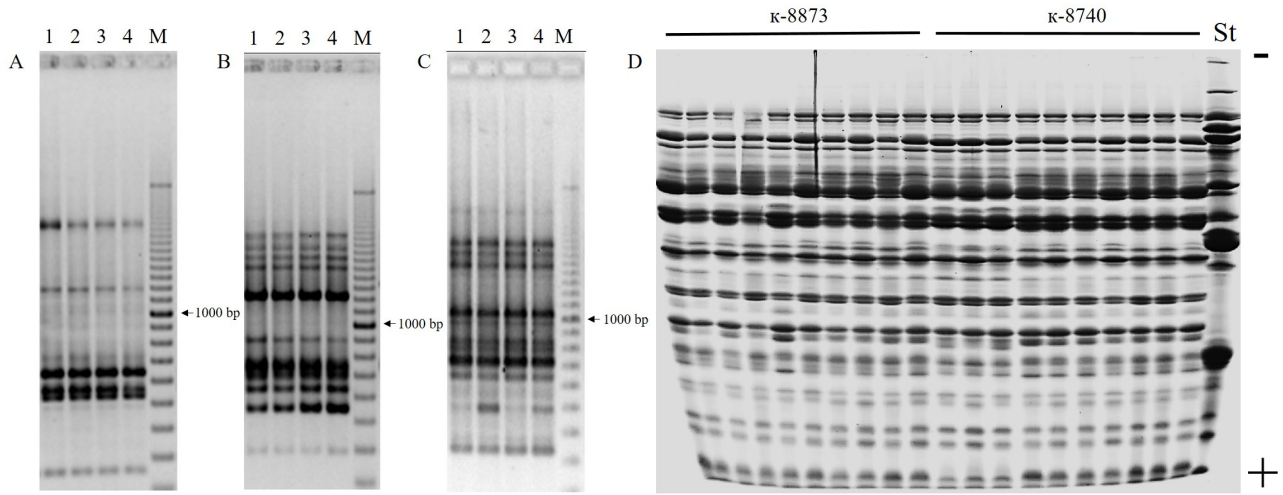


Рис. 1. Результаты попарного сравнения предполагаемых дублетных образцов *Pisum sativum* L. методами RAPD-анализа и электрофоретического анализа белков семян:

A, B, C – электрофореграммы RAPD-фрагментов, полученных при амплификации ДНК образцов к-8740 (номера дорожек 1, 2) и к-8873 (номера дорожек 3, 4) с праймерами OPA14 (**A**), OPA11 (**B**) и OPA16 (**C**); **D –** электрофореграмма запасных белков семян тех же образцов; **M –** маркер молекулярного веса ДНК 1kb Easy Load DNA Ladder (Sigma Aldrich); **St –** электрофореграмма запасных белков семян сои (сорт 'Светлая', к-9960)

Fig. 1. The results of pairwise comparison of putative duplicates among *Pisum sativum* L. accessions using RAPD analysis and electrophoretic analysis of seed proteins:

A, B, C – electrophoregrams of RAPD fragments obtained after amplifying DNA of *P. sativum* accessions k-8740 (lines 1 and 2) and k-8873 (lines 3 and 4) with primers OPA14 (**A**), OPA11 (**B**) and OPA16 (**C**); **D –** electrophoregram of seed storage proteins of the same accessions; **M –** 1kb Easy Load DNA Ladder (Sigma Aldrich); **St –** electrophoregram of seed storage proteins from soybean (cv. 'Svetlaya', k-9960)

К дублетным отнесены и образцы пары № 15 (к-8719/к-8760). Это крупноплодный, низкорослый овощной сорт ‘Atlas’ из Чехии. Образцы были идентичными по морфологическим признакам, за исключением единичной примеси в образце к-8760 (низкорослое растений с изумрудной окраской листа). Два праймера из пяти использованных выявили примесь в образце к-8760, а при электрофоретическом анализе белков единичная примесь обнаружена у образца к-8719. По результатам анализа белков примесь идентифицирована и в образце к-8760. Образец пересевали всего 3 раза. Можно предположить, что при одном из пересевов у к-8760 произошло незначительное засорение.

Образцы пары № 11 (к-8464/к-8472, кормовой высокорослый образец L 1771 из Швеции) оказались идентичными в полевых условиях (за исключением единичной примеси многоцветкового растения у к-8472). У этого образца также выявлена гетерогенность по спектрам RAPD-фрагментов и белков. Главные типы спектра были идентичными у обоих образцов, тогда как минорные четко отличались. У к-8464 отмечен полиморфизм в зоне низкомолекулярных компонентов легумина (вицилина), у к-8472 – в зоне высокомолекулярных компонентов. Можно предположить, что образцы были гетерогенными изначально.

Пара № 3 включала образцы к-70 и к-1198. Это местная зерновая форма, полученная с Омской сельскохозяйственной выставки. Образцы четко различались по высоте растений и срокам начала цветения (на четыре дня), по крупности семян. По данным электрофоретического анализа белков, образцы гетерогенные. Всего у к-70 выявлено четыре типа спектра, а у к-1198 – два, и только главный, количественно преобладающий тип спектра был общим. После поступления в коллекцию образцы пересевались неоднократно. Поскольку это форма местная, можно предположить, что образец изначально представлял популяцию, после многократных пересевов какие-то биотипы были утрачены.

Результаты полевого и молекулярного анализов показали, что образцы, относящиеся к парам № 1 и № 5, были однородными, но сходство между ними отсутствовало. Кроме того, образцы пары № 1 (к-53/к-110) четко отличались по морфологии и срокам цветения.

Образцы пар № 10 и № 13 не только отличались по комплексу признаков, но и были гетерогенными. Так, образцы пары № 10 (к-3443/к-3798, сорт ‘Thorsdag’) сильно отличались по высоте (на 40 см) и срокам начала цветения, а также имели различающиеся профили RAPD-фрагментов и были гетерогенными по результатам электрофоретического анализа белков. Тем не менее отдельные генотипы у образцов ‘Thorsdag’ оказались одинаковыми как по данным RAPD-анализа, так и по данным анализа белков. Эти образцы пересевались более 10 раз в разных условиях и, вероятно, оказались сильно засоренными.

Гетерогенными и неидентичными оказались образцы пар № 6, № 8 и № 9. На рисунке 2 показаны продукты амплификации ДНК отдельных растений образцов из пары № 9: к-3125 (1–5) и к-3899 (6–10). Растения 1–5 имели розовые цветки, растения 6–10 различались по окраске цветков (6, 7, 8 имели светло-розовые цветки, 9, 10 – темно-малиновые). Как видно из рисунка 2, фрагменты, амплифицированные с праймерами OPA16 (рис. 2A) и OPC14 (рис. 2B), четко различались. Кроме того, в каждом из образцов выявлено по несколько типов электрофоретических спектров белков семян (см. рис. 2).

В результате проведенного анализа выявлены семь пар дублетных образцов (к-81/к-1199, к-8464/к-8472, к-8331/8465, к-8740/к-8873, к-8689/к-8723, к-8719/к-8760, к-8757/к-8825). Остальные образцы рассматриваются как неидентичные либо сильно засоренные в процессе репродукций.

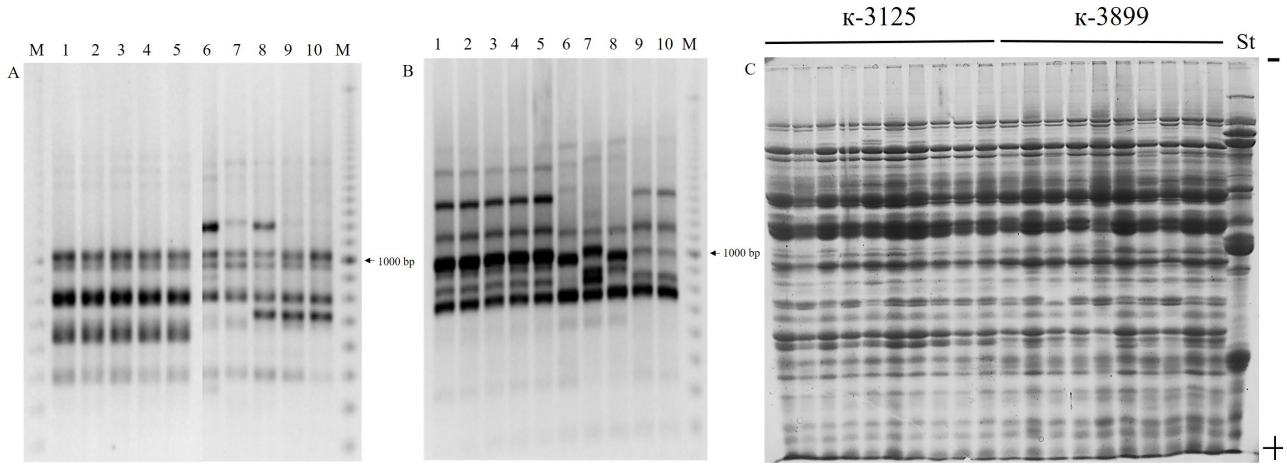


Рис. 2. Электрофореграммы RAPD-фрагментов, полученных при амплификации ДНК отдельных растений образцов *Pisum sativum* L. к-3125 (дорожки 1–5) **и к-3899** (дорожки 6–10) **с праймерами OPA16 (A) и OPC14 (B)**; растения 1–5 имели розовые цветки, растения 6–10 различались по окраске цветков (6, 7, 8 с розовыми цветками, 9, 10 – с малиновыми); **C –** электрофореграмма запасных белков семян тех же образцов; **M –** маркер молекулярного веса ДНК 1kb Easy Load DNA Ladder (Sigma Aldrich); **St –** электрофореграмма запасных белков семян сои (сорт ‘Светлая’, к-9960)

Fig. 2. Electrophoregrams of RAPD fragments obtained after amplifying DNA of individual plants of *Pisum sativum* L. accessions k-3125 (lines 1–5) **and k-3899 (**lines 6–10**) with primers OPA16 (A) and OPC14 (B)**; plants 1–5 possessed pink flowers, plants 6–10 differed in flower color (6, 7, 8 with pink color, 9, 10 with dark red color); **C** – electrophoregram of seed storage proteins of the same accessions; **M –** 1kb Easy Load DNA Ladder (Sigma Aldrich); **St –** electrophoregram of seed storage proteins from soybean (cv. ‘Svetlaya’, k-9960)

Заключение

Для установления идентичности образцов гороха коллекции ВИР, определения дуплицированных, гетерогенных и засоренных образцов эффективна комплексная оценка, включая характеристику растений в полевых условиях по морфологическим и фенологическим признакам, а также анализ амплифицированных фрагментов ДНК и электрофоретических спектров запасных белков семян.

References / Литература

Andjelkovic V., Nikolic A., Kovacevic D, Mladenovic-Drinic S., Kravic N., Babic V. et al, Conserving maize in gene banks: Changes in genetic diversity revealed by morphological and SSR markers. *Chilean Journal of Agricultural Research*. 2018;78(1):30-38. DOI: 10.4067/S0718-58392018000100030

Anisimova I.N., Alpatyeva N.V., Abdullaev R.A., Karabitsina Yu.I., Kuznetsova E.B. Screening of plant genetic resources with the use of DNA markers: basic principles, DNA isolation, PCR setup, agarose gel electrophoresis: (Guidelines). St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В., Абдуллаев Р.А., Карабицина Ю.И., Кузнецова Е.Б. Скрининг генетических ресурсов растений с использованием ДНК-маркеров: основные принципы, выделение ДНК, постановка ПЦР, электрофорез в агарозном геле (методические указания). Санкт-Петербург: ВИР; 2018).

Bobkov S.V., Lazareva T.N. Band composition of electrophoretic spectra of storage proteins in interspecific pea hybrids. *Russian Journal of Genetics*. 2012;48(1):47-52. DOI: 10.1134/S1022795411110068

Eggy E.E. Electrophoresis of seed proteins for the cultivar identification of high polimorphing crops on the example of Eastern galega (*Galega orientalis* Lam.). *Agrarian Russia.* 2015;(11):14-20. [in Russian] (Егги Э.Э. Электрофорез белков семян для сортовой идентификации высокополиморфных культур на примере козлятника восточного (*Galega orientalis* Lam.). *Аграрная Россия.* 2015;(11):14-20).

Konarev A.V., Vvedenskaya I.O., Nasonova E.A., Perchuk I.N. Use of prolamine polymorphism in studying genetic resources of forage grasses. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 1995;42(13):197-209. DOI: 10.1007/bf02431253

Konarev V.G. (ed.). Identification of varieties and registration of crop genetic diversity according to seed proteins (Identifikatsiya sortov i registratsiya genofonda kulturnykh rasteniy po belkam semyan). St. Petersburg: VIR; 2000. [in Russian] (Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / под ред. В.Г. Конарева. Санкт-Петербург: ВИР; 2000).

Laemmli U.K. Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*. 1970;227(5259):680-685. DOI: 10.1038/227680a0

Lund B., Ortiz R., Skovgaard I.M., Waugh R., Andersen S.B. Analysis of potential duplicates in barley gene bank collections using re-sampling of microsatellite data. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;106(6):1129-1138. DOI: 10.1007/s00122-002-1130-y

McCouch S.R., McNally K.L., Wang W., Hamilton R.S. Genomics of gene banks: A case study in rice. *American Journal of Botany*. 2012;99(2):407-423. DOI: 10.3732/ajb.1100385

Naik V.G., Dandin S.B. Identification of duplicate collections in the mulberry (*Morus* spp.) germplasm using RAPD analysis. *The Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2006;66(4):287-292. Palmé A.E., Hagenblad J., Solberg S.Ø., Aloisi K., Artemyeva A. SNP markers and evaluation of duplicate holdings of *Brassica oleracea* in two European genebanks. *Plants*. 2020;9(8):925. DOI: 10.3390/plants9080925

Perchuk I.N., Konarev A.V., Loskutov I.G., Blinova E.V., Novikova L.Y., Horeva V.I., Kolodinska-Brantestam A. Protein markers, morphological and breeding-oriented characters in duplicate accession identification in the VIR (Russia) and Nordgen (Sweden) cultivated oat collections. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2016;177(3):82-93. [in Russian] (Перчук И.Н., Конарев А.В., Лоскутов И.Г., Блинова Е.В., Новикова Л.Ю., Хорева В.И., Колодинска-Брантестам А. Белковые маркеры, морфологические и селекционные признаки в идентификации дублетных образцов культурного овса в коллекциях ВИР (Россия) и Нордического генного банка (Nordgen, Швеция). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2016;177(3):82-93). DOI: 10.30901/2227-8834-2016-3-82-93

Podyma W. Rye genetic resources in Europe. *Plant Breeding and Seed Science*. 2003;48(2/2):37-44.

Pomortsev A.A., Lyalina E.V. Laboratory control of variety and variety purity of seeds and brewing barley commodity grain. *Grain Economy of Russia*. 2009;(6):29-39. [in Russian]. (Поморцев А.А., Лялина Е.В. Лабораторный контроль сортовой принадлежности и сортовой чистоты партий семян и товарного зерна пивоваренного ячменя. *Зерновое хозяйство России*. 2009;(6):29-39).

Sidorova V.V., Kerv Yu.A., Konarev A.V. Identification of duplicate accessions in the sweet maize collection by means of zein electrophoresis. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(6):589-597. DOI: 10.18699/VJ20.652

Singh N., Wu S., Raupp W.J., Sehgal S., Arora S., Tiwari V. et al. Efficient curation of genebanks using next generation sequencing reveals substantial duplication of germplasm accessions. *Scientific Reports*. 2019;9(1):650. DOI: 10.1038/s41598-018-37269-0

Sisko M. Identification of hypothetical duplicate accessions of plums (*Prunus domestica* L.) within the Slovene plant gene bank collection using molecular markers. *Agricultura*. 2016;13(1-2):57-64. DOI: 10.1515/agricultura-2017-0007

Sochor M., Jemelková M., Doležalová I. Phenotyping and SSR markers as a tool for identification of duplicates in lettuce germplasm. *Czech Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2019;55(3):110-119. DOI: 10.17221/68/2018-CJGPB

Van Hintum T.J.L., Knüpffer H. Duplication within and between germplasm collections: I. Identifying duplication on the basis of passport data. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 1995;42(2):127-133. DOI: 10.1007/BF02539516

Van Treuren R., de Groot E.C., Boukema I.W., van de Wiel, van Hintum Th.J.L. Marker-assisted reduction of redundancy in a genebank collection of cultivated lettuce. *Plant Genetic Resources*. 2010;8(2):95-105. DOI: 10.1017/S1479262109990220

Virk P.S., Newbury H.J., Jackson M.T., Ford-Lloyd B.V. The identification of duplicate accessions within a rice germplasm collection using RAPD analysis. *Theoretical and Applied Genetics*. 1995;90(7-8):1049-1055. DOI: 10.1007/BF00222920

Vishnyakova M.A., Buravtseva T.V., Bulyntsev S.V., Burlyaeva M.O., Semenova E.V., Seferova I.V., Aleksandrova T.G., Yankov I.I., Egorova G.P, Gerasimova T.V., Drugova E.V. Methodological guidelines. The VIR global collection of grain legume crop genetic resources: replenishment, conservation and studying (Metodicheskiye ukazaniya. Kollektsiya mirovykh geneticheskikh resursov zernovykh

bobovykh VIR: popolneniye, sokhraneniye i izucheniye). St. Petersburg: VIR; 2010. [in Russian] (Вишнякова М.А., Буравцева Т.В., Булынцев С.В., Бурляева М.О., Семенова Е.В., Сеферова И.В., Александрова Т.Г., Яньков И.И., Егорова Г.П., Герасимова Т.В., Другова Е.В. Методические указания. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение. Санкт-Петербург: ВИР; 2010).

Yndgaard F, Loskutov I.G., Solberg S.O., Kovaleva O.N., Kolodinska-Brantestam A., Svensson J.T. A low-cost method for the detection of duplicate holdings among genebank accessions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2016;177(4):18-27. [in Russian] (Индгаард Ф., Лоскутов И.Г., Солберг С.О., Ковалева О.Н., Колодинска-Брантестам А., Свенссон Я.Т. Низкозатратный метод для определения дублетов коллекции в генных банках. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2016;177(4):18-27). DOI: 10.30901/2227-8834-2016-4-18-27

Информация об авторах

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

Владимир Вячеславович Васипов, специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, vl.vasipov@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-3829-7714

Ирина Николаевна Анисимова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, irina_anisimova@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-0474-8860

Information about the authors

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

Valdimir V. Vasipov, Research Assistant, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, vl.vasipov@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-3829-7714

Irina N. Anisimova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, irina_anisimova@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-0474-8860

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 30.04.2021; одобрена после рецензирования 14.12.2021; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 30.04.2021; approved after reviewing on 14.12.2021; accepted for publication on 28.02.2022.

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.71:069
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-157-173

CC BY

Род *Nicotiana* L.: обзор признаков, значимых для декоративного растениеводства

Е. Г. Баранова, К. И. Иваницкий, В. И. Сучков

Всероссийский научно-исследовательский институт табака, махорки и табачных изделий, Краснодар, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елена Геннадиевна Баранова, onedestiny2@gmail.com

Актуальность. Коллекция видов рода *Nicotiana* L. (Solanaceae), хранящаяся во Всероссийском научно-исследовательском институте табака, махорки и табачных изделий (ВНИИТТИ), является ценным генетическим ресурсом, используемым в селекционно-генетических исследованиях по межвидовой гибридизации, цитоплазматической мужской стерильности и как генбанк на устойчивость к основным болезням табака.
Многие виды обладают декоративными признаками и свойствами: яркой окраской и необычной морфологией венчика, ароматом, оригинальной формой растения и другими – и перспективны для использования в ландшафтном и садовом дизайне. Для выявления и оценки таких видов впервые осуществлен скрининг их коллекции по комплексу морфологических и декоративно-ценных признаков.
Материалы и методы. Объектом изучения являлись 37 видов рода *Nicotiana*. Исследования выполняли в условиях парникового хозяйства и на опытно-селекционном участке ВНИИТТИ с использованием селекционных и агротехнологических методик, разработанных в институте и общепринятых в растениеводстве.
Результаты и заключение. По результатам фенотипической оценки 37 видов рода *Nicotiana* впервые определены 14 наиболее декоративно значимых признаков и выявлено 18 оригинальных видов и 10 гибридов *N. alata* × *N.* × *sanderae*, экологически адаптированных к местным условиям, перспективных для ландшафтного и садового дизайна: с яркими цветками, продолжительным цветением, относительной устойчивостью к стрессовым погодным условиям. Оценена типичность и стабильность их потомства, поддержана и сохранена *in vivo* их зародышевая плазма.

Ключевые слова: генетические ресурсы, зародышевая плазма, декоративно-ценные признаки, морфологические признаки, окраска цветка

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВНИИТТИ по теме № 0687-2019-0008 «Разработать научные основы инновационных биотехнологических процессов и методов получения высококачественной сельскохозяйственной продукции для создания ресурсосберегающих и экономически обоснованных технологий производства высококачественного табака и табачного сырья пониженной токсичности». Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Баранова Е.Г., Иваницкий К.И., Сучков В.И. Род *Nicotiana* L.: обзор признаков, значимых для декоративного растениеводства. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):157-173. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1- 157-173

© Баранова Е.Г., Иваницкий К.И., Сучков В.И., 2022

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-157-173

Genus *Nicotiana* L.: a review of traits significant for ornamental crop production

Elena G. Baranova, Konstantin I. Ivanitsky, Valentin I. Suchkov

All-Russian Scientific Research Institute of Tobacco, Makhorka and Tobacco Products, Krasnodar, Russia

Corresponding author: Elena G. Baranova, onedestiny2@gmail.com

Background. The collection of *Nicotiana* L. species (Solanaceae) maintained at the All-Russian Scientific Research Institute of Tobacco, Makhorka and Tobacco Products (VNIITTI) is a valuable genetic resource used in breeding and genetic research on interspecific hybridization, cytoplasmic male sterility, and as a genebank for resistance to major tobacco diseases.
Many species have ornamental features and properties: bright color and unusual morphology of the corolla, aroma, peculiar plant shape and others, and are promising for use in landscaping and garden designing. To identify and evaluate such species the collection was for the first time screened for a set of morphological and ornamental characters.
Materials and methods. Thirty-seven accessions of *Nicotiana* spp. were studied in the greenhouses and at the experimental breeding site of VNIITTI using breeding methods and agricultural practices developed at the Institute and generally accepted in crop production.
Results and conclusion. Phenotypic assessment of 37 *Nicotiana* accessions resulted in identifying for the first time 14 traits of ornamental value and selecting 18 original species and 10 hybrids of *N. alata* × *N.* × *sanderae* environmentally adapted to the local conditions and promising for landscaping and garden designing: with bright flowers, prolonged flowering, and relative resistance to stressful weather conditions. The typicality and stability of their progeny was assessed, and their germplasm was maintained and preserved *in vivo*.

Keywords: germplasm, genetic resources, characters of ornamental value, morphological characters, flower coloring

Acknowledgments: the research was performed within the framework of the state task according to the thematic plan of VNIITTI on the topic No. 0687-2019-0008 "To develop the scientific foundations of innovative biotechnological processes and methods for obtaining high-quality agricultural products to create resource-saving and economically sound technologies for the production of high-quality tobacco and tobacco raw materials with reduced toxicity".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Baranova E.G., Ivanitsky K.I., Suchkov V.I. Genus *Nicotiana* L.: a review of traits significant for ornamental crop production. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):157-173. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-157-173

Введение

Род *Nicotiana* L. (Solanaceae Juss.), по классификации T. H. Goodspeed (1954) и N. T. Burbidge (1960), включает 65 видов, объединенных в 14 секций: 36 видов произрастают в Южной Америке, 9 – в Северной Америке, 20 – в Австралии и на южных островах Тихого океана.

Генофонд видов рода *Nicotiana* является единственным источником устойчивости и иммунитета ко многим болезням табака (*N. tabacum* L.). Всероссийский научно-исследовательский институт табака, махорки и табачных изделий (ВНИИТТИ) является обладателем коллекции генетических ресурсов, включающей 40 видов рода *Nicotiana*. Видовой потенциал использовали в межвидовой гибридизации для создания комплексно устойчивых сортов табака, работах по цитоплазматической мужской стерильности, цитогенетике, в исследованиях культуры тканей и клеток (Ternovskiy, 1953, 1966; Larkina, 2015; etc.).

Некоторые виды *Nicotiana* обладают оригинальными декоративно ценными признаками и свойствами: эффектной необычной формой цветков и соцветий, яркой окраской, ароматом, оригинальностью габитуса растений и другими.

Отсутствие исследований в этом направлении предопределило проведение скрининга имеющихся в коллекции института видов *Nicotiana* для выявления перспективных в ландшафтном и садовом дизайне видов. В лаборатории селекционно-генетических ресурсов в течение трех лет осуществлена морфобиологическая оценка видов и их гибридов по декоративно полезным и репродуктивным признакам (Baranova et al., 2018, 2019) и разработана оптимальная технология их выращивания с целью сохранения зародышевой плазмы.

Цель данной работы заключалась в скрининге коллекции видов рода *Nicotiana* для выявления малоизвестных оригинальных, наиболее экологически адаптированных к местным условиям и пластичных видов, перспективных для ландшафтного дизайна.

Материалы и методы исследования

Материалом для исследований послужили 37 образцов видов рода *Nicotiana* (табл. 1) с названиями согласно классификации T. H. Goodspeed (1954) в переводе Е. Н. Псарёвой (Psareva, 1963) и 30 полученных нами гибридов *N. alata* × *N.* × *sanderae* с цветками желто-зеленой, розовой, фиолетовой, малиновой окраски. К настоящему времени названия некоторых видов и их секционная принадлежность в роде *Nicotiana* пересмотрены зарубежными авторами (Knapp et al., 2004) (см. табл. 1). Согласно Интегрированной таксономической информационной системе, версии 2011 г. (ITIS..., 2011), название видов *N. affinis* T. Moore и *N. alata* var. *grandiflora* Comes являются гетеротипическими синонимами вида *N. alata* Link. et Otto. По данным Национальной системы зародышевой плазмы США (USDA-ARS..., 2021), название *N. alata* var. *grandiflora* является гетеротипическим синонимом *N. alata*; *N. acutiflora* A.St.-Hil. – гетеротипическим синонимом *N. longiflora* Cavanilles; *N. palmeri* Gray – гомотипическим синонимом *N. obtusifolia* Martens et Galeotti var. *palmeri* (Gray) Kartesz. Вид *N.* × *sanderae* W. Watson является гибридом *N. alata* × *N. forgetiana* (*N. forgetiana* Horton et Hemsley).

Таблица 1. Список изученных видов рода *Nicotiana* L.
(ВНИИТТИ; Краснодар, 2018–2020 гг.)

Table 1. The list of the studied *Nicotiana* spp.
(All-Russian Scientific Research Institute of Tobacco, Makhorka and Tobacco Products; Krasnodar, 2018–2020)

Название вида и подвида	Секция[1]	Номер по каталогу ВНИИТТИ	Морфобиологические особенности
N. acuminata (Graham) Hooker	*Acuminatae* (*Petunioides*[2])	1404	Быстрорастущие прямостоячие травянистые однолетники
N. acutifolia (*N. acutiflora* A. St.-Hil.)	*Alatae*	177	Травянистые однолетники
N. affinis T. Moore	*Alatae*	1503	Грубые, клейкие, ограниченно многолетние травянистые растения
N. alata Link. et Otto	*Alatae*	3341	Грубые, клейкие, ограниченно многолетние травянистые растения
N. alata var. grandiflora Comes	*Alatae*	1538	Грубые, клейкие, ограниченно многолетние травянистые растения
N. amplexicaulis. Burbidge	*Suaveolentes*[2]	3457	Заметно опушенные травянистые однолетники с прямостоячим облиственным стеблем
N. attenuata Torrey et Watson	*Acuminatae* (*Petunioides*[2])	1735	Одностебельные прямостоячие травянистые однолетники
N. bigelovii var. *quadrivalvis* (Torrey) Watson	*Bigeloviane* (*Polydicliae*[2])	1406	Приземистые травянистые однолетники с клейким стеблем
N. cavicola Burbidge	*Suaveolentes*[2]	3510	Облиственные травянистые однолетники
N. clevelandii Gray	*Bigeloviane* (*Polydicliae*[2])	3257	Быстрорастущие травянистые однолетники с клейким стеблем
N. debneyi Domin.	*Suaveolentes*	3244	Травянистые однолетники с шероховатыми стеблями и многоветвистым соцветием

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Название вида и подвида	Секция[1]	Номер по каталогу ВНИИТТИ	Морфобиологические особенности
N. exscelsior Black	*Suaveolentes*	2619	Травянистые однолетники с облиственным стеблем
N. forgetiana Horton et Hemsley	*Alatae*	3363	Однолетние или недолговечные тонкостебельные травянистые растения
N. glauca Graham	*Paniculatae* (*Noctiflorae*[2])	1506	Одревесневающие многолетние растения («деревья»)
N. glutinosa L.	*Tomentosae* (*Undulatae*[2])	1236	Грубые, клейко-опушенные травянистые однолетники
N. gossei Domin.	*Suaveolentes*	3364	Густоопушённые травянистые однолетники с облиственным стеблем
N. goodspeedii Wheele	*Suaveolentes*	3254	Многостебельные травянистые однолетники
N. ingulba Black	*Suaveolentes*	3365	Тонкостебельные маловетвистые травянистые однолетники
N. knightiana Goodspeed	*Paniculatae*	3366	Мощные облиственные, кустистые травянистые однолетники
N. langsdorffii Weinmann	*Alatae*	1424	Клейко-опушённые прямостоячие травянистые однолетники
N. longiflora Cavanilles	*Alatae*	1423	Мощные кустистые травянистые однолетники
N. maritima Wheeler	Suaveolentes	3250	Травянистые однолетники
N. megalosifon Heurck. et Mueller	*Suaveolentes*	2618	Тонкостебельные опушенные травянистые однолетники
N. noctiflora Hooker	*Noctiflorae*	1455	Ограниченно многолетние травянистые растения
N. nudicaulis Watson	*Nudicaules* (*Repandae*[2])	1421	Тонкостебельные травянистые однолетники
N. occidentalis Wheeler	*Suaveolentes*	3325	Клейкие травянистые однолетники
N. palmery Gray	*Trigonophyllae*	3362	Клейко-войлочные однолетние или ограниченно многолетние травянистые растения
N. pauciflora Remy	*Acuminatae* (*Petunioides*[2])	3245	Клейкостебельные травянистые однолетники
N. petunioides (Grisebach) Millan	*Noctiflorae*	3258	Травянистые однолетники
N. plumbaginifolia Viviani	*Alatae*	1423	Травянистые однолетники
N. repanda Wildenow et Lehmann	*Repandae*	509	Редковетвистые травянистые однолетники
N. rustica L.	*Rusticae*	76	Грубые травянистые однолетники
N. × sanderae W. Watson (*N. alata* × *N. forgetiana*)	*Alatae*	1472	Грубые, ограниченно многолетние травянистые растения
N. suaveolens Lehmann	*Suaveolentes*	1501	Травянистые однолетники с одним оголённым стеблем
N. sylvestris Spegazzini et Comes	*Alatae* (*Sylvestres*[2])	1428	Мощные, клейкие травянистые многолетники
N. tabacum L.	*Genuine* (*Nicotiana*[2])	4278	Мощные, клейкие травянистые однолетники или ограниченные многолетники
N. velutina Wheeler	*Suaveolentes*	3431	Травянистые однолетники

Примечание: 1 – по классификации T. H. Goodspeed (1954); 2 – по классификации S. Knapp (2004)

Note: 1 – according to T. H. Goodspeed's (1954) classification; 2 – according to S. Knapp's (2004) classification

Вид *N. tabacum* имеет амфидиплоидное происхождение от прародителей *N. sylvestris* × *N. tomentosa* или *N. sylvestris* × *N. tomentosiformis*, что было экспериментально доказано R. E. Clausen и T. H. Goodspeed (1928) и подтверждено Д. Костовым (Kostov, 1941-1943). Вид имеет разновидности и большое количество сортов (культурный табак).

Научные исследования выполняли в 2018–2020 гг. в лаборатории селекционно-генетических ресурсов на опытно-селекционном участке ВНИИТТИ с использованием общепринятых методик постановки и проведения опытов (Methods of breeding…, 2014; Methodological guidelines…, 2011) и программы Microsoft Excel.

Опытно-селекционный участок для выращивания табака расположен в равнинной зоне Краснодарского края в границах г. Краснодара. Почвенный покров представлен западно-предкавказским слабовыщелоченным черноземом, механический состав которого относится к тяжелым суглинкам. Климат этой зоны умеренно континентальный со среднегодовым количеством осадков 670–680 мм, среднегодовой температурой воздуха +9,7°С, среднемноголетней минимальной температурой –15,7°С и максимальной – +37,1°С. На участок под дикие виды вносится листовой перегной, после высадки рассады производится систематический полив.

По данным метеостанции Краснодар (Круглик), в 2018 г. в период роста диких видов отмечены экстремальные условия из-за отсутствия осадков в течение продолжительного времени (I декада июня – I декада июля). Погодные условия 2019 г. по температурному режиму были теплее средней многолетней нормы (на +0,1…+6,0°С); погода в июне отмечена как жаркая (превышение средней многолетней на +6,0°С); дефицит влаги составил 31,6 мм, что ниже среднемноголетних значений почти в два раза. Погодные условия 2020 г. отмечены как экстремальные, с недобором почвенной влаги, и продолжились в июне: отмечено превышение температурных многолетних наблюдений на +3,9°С, а дефицит влаги составил 44,1 мм (что ниже среднемноголетних значений почти в два раза).

Рассаду каждого вида выращивали на делянках под полиэтиленовой пленкой с последующей пересадкой готовой рассады в открытый грунт по 20–25 растений. Оценку наиболее значимых декоративных и морфобиологических признаков и свойств проводили в процессе роста и развития: высоты растения, длины и ширины листьев нижнего яруса или розетки, начала и продолжительности цветения, длины соцветия, количества цветков на цветоносе, диаметра венчика, длины цветочной трубки и чашечки, интенсивности антоциановой окраски венчика и опушения листьев и других признаков и свойств (табл. 2). Фотосъемку осуществляли в течение всего вегетационного периода. Семена лучших растений и оригинальных видов собирали по мере созревания коробочек.

Таблица 2. Список учтенных признаков (Краснодар, 2018–2020 гг.)
Table 2. The list of evaluated characters (Krasnodar, 2018–2020)

Название признака	Способ оценки
Растение	
высота	измерения, среднее 15–20 растений
Стебель	
количество стеблей на растении	измерения, среднее 15–20 растений
опушение	глазомерно
Лист	
опушение	глазомерно
длина листьев нижнего яруса или розетки	измерения, среднее 10 растений
ширина листьев нижнего яруса или розетки	измерения, среднее 10 растений
Соцветие	
количество цветоносов на растении	измерения, среднее 10 растений
длина части цветоноса с цветками	измерения, среднее 10 растений
количество цветков на одном цветоносе	измерения, среднее 10 растений

Название признака	Способ оценки
Цветок	
диаметр венчика	измерения, среднее 15–20 растений
длина цветочной трубки	измерения, среднее 15–20 растений
длина чашечки	измерения, среднее 15–20 растений
длина цветоножки	измерения, среднее 15–20 растений
количество долей венчика	визуальный подсчёт
окраска	глазомерно
аромат	сенсорно
Цветение (подсчет суток по датам учетов)	
начало	10% цветущих растений
полное	более 50% цветущих растений
окончание	единичные цветки
продолжительность	подсчет суток от начала до окончания цветения

Результаты и обсуждение

Абсолютное большинство видов рода *Nicotiana* коллекции института представляли собой однолетние травянистые растения, 25–100 см высотой, с розеткой нижних прикорневых листьев и более мелкими стеблевыми листьями; *N. glauca* – с одревесневающим стеблем до 2,5 м (см. табл. 1). У вида *N. noctiflora* в условиях зимовки с температурой ноль – минус 5°С сохраняются корневища с почками, и его можно выращивать как многолетник. Цветение у большинства видов начиналось через 30–35 суток после посева, поэтому целесообразно их высаживать сразу на постоянное место, без пересадки, с пространственным разделением переопыляющихся видов одноименных секций, или высаживать в грунт до бутонизации.

Одним из основных признаков, характеризующих вид, является цветок и его окраска, оригинальность и декоративность которых определяет пригодность вида для использования в ландшафтном дизайне.

Установлено, что окраска внутренней поверхности венчика у большинства видов *Nicotiana* белая (рис. 1, 2, табл. 3), а у девяти –разноцветная: *N. forgetiana* – пурпурно-красная, *N. glutinosa* – розово-красная, *N. glauca* – ярко-желтая, *N. knightiana* – желтовато-зеленая, *N. langsdorffii* – ярко-желто-зеленая, *N. rustica* – зеленовато-желтая, *N. × sanderae* – красная, *N. sylvestris* – белоснежная, *N. tabacum* – розовая, белая или красная. Окраска внешней поверхности венчика белоцветковых видов отличается различными оттенками – сиреневыми, зелеными, розовыми.

Все виды обладали специфическим ароматом цветков и вегетативных частей растения (см. табл. 3). Аромат цветков, преимущественно в вечернее время, отмечен у видов *N. alata*, *N. alata* var. *grandiflora* и их гибридов, более слабый – у видов *N. exscelsior*, *N. glutinosa*, *N. gossei*, *N. longiflora*, *N. maritima*, *N. noctiflora*, *N. repanda*, *N. rustica*, *N. suaveolens*, *N. sylvestris*, *N. tabacum*, *N. velutina*. Характерный аромат листьев и стеблей был более выражен у видов *N. debneyi*, *N. glutinosa*, *N. knightiana*, *N. palmery*, *N. pauciflora*, *N. repanda*, *N. rustica*, *N. sylvestris*.

Опушение разной интенсивности листьев и стеблей растений дополняло декоративность видов (см. табл. 3). У шести видов опушение отсутствовало – *N. exscelsior*, *N. glauca*, *N. goodspeedii*, *N. ingulba*, *N. noctiflora*, *N. suaveolens*; у пяти видов отмечено густое или войлочное опушение листьев и, как правило, стеблей – *N. amplexicaulis*, *N. glutinosa*, *N. gossei*, *N. maritima*, *N. palmery*. Для мелкоцветковых и мелколистных видов характерны многочисленные тонкие стебли с сизовато-войлочным опушением, что придает им дополнительную декоративность и оригинальность.

По результатам морфобиологической оценки выборок 10–20 растений каждого вида установлены наиболее характерные различия между ними по высоте растения, размерам листьев и соцветий, количеству цветоносов, количеству одновременно раскрытых цветков на одном цветоносе, длине части цветоноса с цветками (см. табл. 3). Наибольшая вариация количественных показателей между разными видами установлена по высоте растений, длине цветочной трубки и диаметру венчика.

Высота растений у видов *N. affinis*, *N. glauca*, *N. glutinosa*, *N. noctiflora*, *N. rustica*, *N. sylvestris*, *N. tabacum* достигала в условиях полива наибольшей величины – 100–190 см. Низкорослость, 30–55 см высоты, отмечена у видов *N. acutifolia*, *N. bigelovii*, *N. maritima*. Самые крупные размеры листьев, расположенных на стебле или в прикорневой розетке, отмечены у видов: длины (20–35 см) – *N. alata* var. *grandiflora*, *N. glauca*, *N. longiflora*, *N. plumbaginifolia*, *N. sylvestris*, *N. tabacum*; ширины (16–18 см) – *N. glauca*, *N. sylvestris*, *N. tabacum*.

Узколистными (2,6–4,0 см ширины) были виды *N. acuminata*, *N. attenuata*, *N. bigelovii* var. *quadrivalvis*, *N. cavicola*, *N. ingulba*.

Количество стеблей у видов варьировало от одного (у 15 видов) до многих (до 10–15) – у *N. bigelovii* var. *quadrivalvis*, *N. gossei*, *N. goodspeedii*, *N. knightiana*, *N. nudicaulis*, *N. palmery*, *N. petunioides*, *N. suaveolens*, *N. velutina* (см. табл. 3).

Максимальное количество цветоносов на стебле (10–19 шт.) имели виды *N. clevelandii*, *N. forgetiana*, *N. glauca*, *N. goodspeedii*, *N. palmery*, а наибольшее количество цветков на одном цветоносе (35–55 шт.) – виды *N. debneyi*, *N. exscelsior*, *N. glauca*, *N. knightiana*, *N. sylvestris*, *N. tabacum*.

Длина части соцветия с цветками была наибольшей (35–50 см) у видов *N. attenuata*, *N. debneyi*, *N. exscelsior*, *N. glauca*, *N. glutinosa*, *N. knightiana*, *N. longiflora*, *N. plumbaginifolia*, *N. rustica*, однако количество цветков у *N. attenuata* и *N. plumbaginifolia* было небольшим и варьировало в зависимости от условий выращивания. У видов *N. alata*, *N. alata* var. *grandiflora*, *N. megalosifon* и *N. tabacum* длина части соцветия с цветками также была существенной и достигала 30 см.

Значения морфобиологических признаков у видов *Nicotiana* обычно существенно варьируют в зависимости от условий выращивания, климатических факторов и фазы развития отдельных растений, и их сложно измерить с высокой точностью. Достаточно информативными являются интервалы варьирования признаков, которые в большей степени, чем средние значения, дают представление о реакции каждого вида на условия произрастания.

Важными в характеристике вида являются признаки цветка: длина цветочной трубки, размер и форма венчика, размеры чашечки и цветоножки; установлены пределы их модификационной изменчивости и средние значения (табл. 4).

Размеры цветков у видов *Nicotiana* существенно варьировали (см. табл. 4): диаметр венчика – от мелкого 0,5–1,0 см у *N. amplexicaulis*, *N. attenuata*, *N. glauca*, *N. goodspeedii*, *N. debneyi*, *N. knightiana*, *N. maritima*, *N. palmery*, *N. petunioides* до крупного 6,5 см у *N. alata* var. *grandiflora*. Длина цветочной трубки варьировала от 1,3–1,9 см у *N. amplexicaulis*, *N. debneyi*, *N. goodspeedii*, *N. petunioides*, *N. velutina* до 8,0–9,5 см у *N. longiflora*, *N. alata* var. *grandiflora*, *N. sylvestris*. Длина чашечки варьировала от 0,5–0,8 см у *N. amplexicaulis*, *N. goodspeedii*, *N. debneyi*, *N. knightiana*, *N. langsdorffii*, *N. occidentalis*, *N. palmery*, *N. velutina* до 2,3–2,5 см у *N. alata* и *N. alata* var. *grandiflora*; длина цветоножки – от 0,3–0,5 см у *N. attenuata*, *N. bigelovii* var. *quadrivalvis*, *N. clevelandii*, *N. debneyi*, *N. exscelsior*, *N. glauca*, *N. knightiana*, *N. petunioides*, *N. suaveolens*, *N. velutina* до 1,3–1,4 см у *N. repanda* и *N. tabacum*.

Выделены, с учетом данных всех элементов цветка, наиболее эффектные крупноцветковые виды *Nicotiana*: *N. alata*, *N. alata* var. *grandiflora*, *N. affinis*, *N. longiflora*, *N. sylvestris* и *N. acutifolia*. Сравнительно крупными также были цветки видов *N. gossei*, *N. noctiflora*. Самыми мелкоцветковыми, но с декоративными многоцветковыми соцветиями, отмечены виды *N. amplexicaulis*, *N. debneyi*, *N. knightiana* и *N. petunioides*.

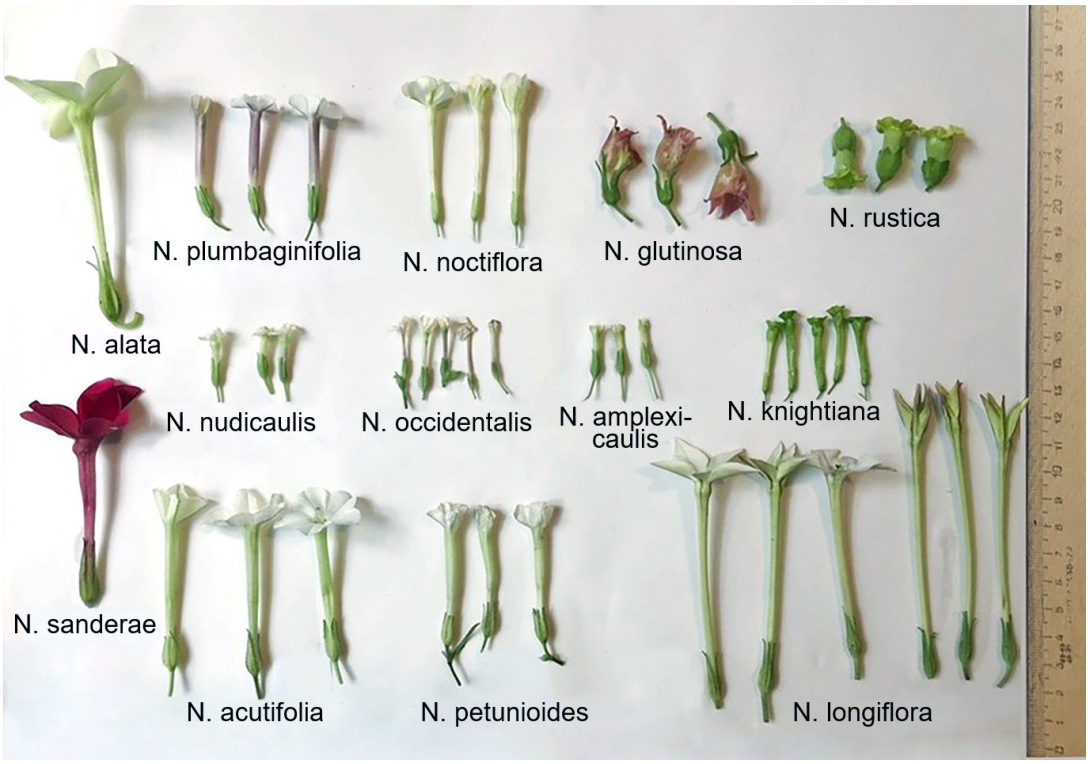


Рис. 1. **Цветки видов рода *Nicotiana* L.**
Fig. 1. **Flowers of *Nicotiana* spp.**

Рис. 2. **Цветки *Nicotiana tabacum* L.**
Fig. 2. **Flowers of *Nicotiana tabacum* L.**

Таблица 3. Характеристика морфобиологических признаков видов *Nicotiana* L. (Краснодар, 2018–2020 гг.)

Table 3. Description of morphobiological characters of *Nicotiana* spp. (Krasnodar, 2018–2020)

Вид	Высота растения, см	Размеры листьев нижнего яруса, см		Количество			Длина цветоноса с цветками, см	Аромат[2]	Окраска венчика	Опушение[3]	
		длина	ширина	стеблей[1], шт.	цветоносов, шт.	цветков на одном цветоносе, шт.				листьев	стеблей
N. acuminata	55	10	3	1	1	10	17	l	зеленоватая, лимб белый	w	y
N. acutifolia	30	5	3,5	1	3	12	18	l	белая	m	y
N. affinis	105	16	9,5	m	7	11	25	l	белая	m	y
N. alata	85	19	12	m	6	17	30	l, f	зеленоватая, лимб белый	m	y
N. alata var. *grandiflora*	95	21,5	13,5	m	9	10	30	l, f	белая	m	y
N. amplexicaulis	85	17	10	m	4-7	20	25	l	белая	d	y
N. attenuata	75	10	3	m	1-2	12	50	l	зеленовато-розоватая, лимб белый	w	y
N. bigelovii var. quadrivalvis	35	6,5	3	n	4	6	7	l	зеленовато-фиолетовая, лимб белый	w	y
N. cavicola	60	7,5	4	1	6	11	20	l	белая	m	y
N. clevelandii	95	12,5	6,5	1	10	8	16	l	белая	m	y
N. debneyi	90	19	7	1	9	40	37	l, s	пурпурная, лимб белый	m	y
N. exscelsior	90	8	5	m	3	35	40	f, l	зеленоватая, лимб белый	no	no
N. forgetiana	85	16	8,5	1	13	11	22	l	светло-зелено-красная, лимб пурпурно-красный	m	y
N. glauca	190	23	17	1	10	40	40	–	ярко-жёлтая, лимб в бутоне зеленый	no	no

Таблица 3. Продолжение

Table 3. Continued

Вид	Высота растения, см	Размеры листьев нижнего яруса, см		Количество			Длина цветоноса с цветками, см	Аромат[2]	Окраска венчика	Опушение[3]	
		длина	ширина	стеблей[1], шт.	цветоносов, шт.	цветков на одном цветоносе, шт.				листьев	стеблей
N. glutinosa	150	13,5	10,5	1	3	25	45	f, s, l	грязно-розовато-жёлтая, лимб розово-красный	d	y
N. gossei	90	11,5	7,5	n	7	14	15	f, l	зеленовато-кремовая, лимб белый	d	y
N. goodspeedii	55	11	5,5	n	15	25	18	l	зеленовато-пурпурная, лимб белый	no	no
N. ingulba	45	6	2,6	m	6	17	15	l	зеленоватая, лимб белый	no	no
N. knightiana	85	12	9	n	1	40	35	s, l	бледно-желтовато-зеленая	m	y
N. langsdorffii	55	9,5	4,8	1	7	8-12	16	l	ярко-желто-зеленая	w	y
N. longiflora	95	22	12	1	4	14	35	f, l	желтовато-лавандовая, лимб белый	w	y
N. maritima	30	13	6	m	3	12-15	18	f, l	пурпуровато-белая	d	y
N. megalosifon	50	15	8	m	5	9-11	30	f	зелёно-пурпурная, лимб белый	w	y
N. noctiflora	100	13	6,5	m	3	17	15	f	белая	no	no
N. nudicaulis	50	12	7,5	n	6	15-18	23	l	зеленовато-пурпурная, лимб белый	w	y
N. occidentalis	60	13	4,5	1	4	11	25	l	белая	w	y
N. palmery	70	9	4,4	n	19	13	18	l, s	бледно-желтоватая, лимб белый	d	y
N. pauciflora	65	11	4,3	m	6	9	25	l, s	зелёновато-серая, лимб белый	m	y

Таблица 3. Окончание

Table 3. The end

Вид	Высота растения, см	Размеры листьев нижнего яруса, см		Количество			Длина цветоноса с цветками, см	Аромат[2]	Окраска венчика	Опушение[3]	
		длина	ширина	стеблей[1], шт.	цветоносов, шт.	цветков на одном цветоносе, шт.				листьев	стеблей
N. petunioides	45	11	7	n	5-6	7-8	12	l	светло-зеленоватая, лимб белый	w	y
N. plumbaginifolia	60	20	9,5	1	1	12	45	l	желтовато-лавандовая, лимб белый	w	y
N. repanda	75	5,4	4,8	m	4	8	22	f, l, s	белая	m	y
N. rustica	105	15	12,5	1	1	12	35	f, l, s	зеленовато-желтая	w	y
N. × sanderae	85	17	11	m	5	18	23	l	красная	m	y
N. suaveolens	80	15	6	n	5	13	14	f, l	кремово-белая	no	no
N. sylvestris	130	30	16,5	1	1	55	23	f, l, s	белоснежная	m	y
N. tabacum	170	35	18	1	1	35	30	f, l	зеленовато-кремовая, лимб белый, розовый, красный	m	y
N. velutina	40	10	5	n	5	15	20	f, l	зеленовато-пурпурная, лимб белый	m	y
среднее	80,6	14,0	7,8		5,4	17,4	25,2	–		–	–
стандартное отклонение	36,1	6,4	4,1		4,0	11,5	10,3	–		–	–
дисперсия	1307,1	41,8	16,6		16,3	134,0	106,1	–		–	–
минимум	30	5	2,6		1	6	7	–		–	–
максимум	190	35	18,0		19	55	50	–		–	–

Примечание: [1] – m – много (до 10–15), n – несколько; [2] – f – аромат цветков, s – стеблей, l – листьев; [3] – y – есть, no – нет, w – слабое, m – среднее, d – густое

Note: [1] – m – many (up to 10–15), n – not many; [2] – f – flavor of flowers, s – stems, l – leaves; [3] – y – yes, no – no, w – weak, m – medium, d – dense

Таблица 4. Характеристика элементов цветка видов *Nicotiana* L. (Краснодар, 2018–2020 гг.)
Table 4. Description of the flower elements in *Nicotiana* spp. (Krasnodar, 2018–2020)

Название вида	Размеры цветка, см				
	диаметр венчика	длина чашечки	длина цветочной трубки	длина цвето-ножки	количество долей венчика, шт.
N. acuminata	1,7	1,5	5,0	0,8	5^2
N. acutifolia	2,8	1,0	6,0	0,9	5^2
N. affinis	5,0	2,0	7,0	1,0	5^1
N. alata	5,3	2,3	7,4	1,2	5^1
N. alata var. *grandiflora*	6,5	2,5	8,0	1,0	5^1
N. amplexicaulis	0,9	0,8	1,9	1,2	5^2
N. attenuata	0,6	0,9	2,5	0,4	5^3
N. bigelovii var. *quadrivalvis*	2,3	1,1	2,2	0,4	5^2
N. cavicola	2,0	1,0	4,0	0,8	5^1
N. clevelandii	1,7	1,3	3,6	0,8	5^2
N. debneyi	0,9	0,5	1,3	0,4	5^1
N. exscelsior	1,4	0,9	2,9	0,3	5^2
N. forgetiana	4,0	2,0	6,0	0,9	5^1
N. glauca	1,0	0,9	3,1	0,5	5^4
N. glutinosa	2,0	1,1	3,0	1,0	5^2
N. gossei	2,8	1,8	5,2	0,7	5^1
N. goodspeedii	0,5	0,6	1,5	0,7	5^2
N. ingulba	1,6	1,1	3,4	0,7	5^2
N. knightiana	0,7	0,7	2,8	0,5	5^2
N. langsdorffii	1,4	0,6	2,0	0,6	5^4
N. longiflora	4,5	2,0	9,5	1,2	5^1
N. maritima	0,8	1,1	2,0	0,6	5^2
N. megalosifon	1,5	1,3	5,0	1,0	5^2
N. noctiflora	3,0	1,1	5,6	0,8	5^2
N. nudicaulis	1,9	1,5	3,5	1,2	5^2
N. occidentalis	1,6	0,7	2,8	0,7	5^3
N. palmery	0,8	0,8	2,0	0,8	5^2
N. pauciflora	3,7	1,3	5,5	1,1	5^1
N. petunioides	1,0	1,0	1,9	0,5	5^2

Таблица 4. Окончание
Table 4. The end

Название вида	Размеры цветка, см				
	диаметр венчика	длина чашечки	длина цветочной трубки	длина цветоножки	количество долей венчика, шт.
N. plumbaginifolia	2,3	1,2	4,5	0,9	5[1]
N. repanda	2,0	1,0	3,7	1,3	5[1]
N. rustica	1,4	1,0	1,5	0,7	5[2]
N. × sanderae	5,0	2,0	6,0	0,9	5[1]
N. suaveolens	2,0	1,1	3,8	0,4	5[1]
N. sylvestris	3,0	1,3	8,0	1,0	5[2]
N. tabacum	1,5	2,0	4,5	1,4	5[4]
N. velutina	1,2	0,8	1,8	0,5	5[2]
среднее	2,2	1,2	4,0	0,8	–
стандартное отклонение	1,5	0,5	2,1	0,3	–
дисперсия	2,21	0,25	4,47	0,08	–
минимум	0,5	0,5	1,3	0,3	–
максимум	6,5	2,5	9,5	1,4	–

Примечание: [1] – глубоко рассеченный венчик, [2] – средне рассеченный венчик; [3] – слабо рассеченный венчик, [4] – спаянный венчик
Note: corolla – [1] deeply dissected, [2] moderately dissected; [3] slightly dissected, [4] fused

По итогам статистической оценки изменчивости элементов цветка установлена однородность, типичность и константность изученных видов. Наибольшая фенотипическая изменчивость у растений одного вида выявлена по диаметру венчика и размерам цветочной трубки; наиболее постоянными были размеры чашечки и цветоножки.

Определено, что периоды цветения и вегетации у разных видов *Nicotiana* имеют различную продолжительность. Сроки цветения варьировали с интервалом в 15–30 суток и в основном зависели от погодных условий.

Например, большинство мелкоцветковых видов (*N. velutina*, *N. ingulba*, *N. cavicola*, *N. maritima*, *N. pauciflora*, *N. palmery*, *N. exscelsior*) обычно завершают цветение в июле; виды *N. acuminata*, *N. acutifolia*, *N. bigelovii*, *N. knightiana*, *N. plumbaginifolia*, *N. suaveolens* – в августе. Виды *N. glutinosa*, *N. glauca*, *N. gossei*, *N. sylvestris*, которые имеют продолжительный период роста, начинают цветение в августе и отнесены к поздноцветущим.

До середины ноября длилось цветение видов *N. alata*, *N. alata* var. *grandiflora*, *N. affinis*, *N. glauca*, *N. gossei*, *N. debneyi*, *N. noctiflora*, *N. nudicaulis*, *N. repanda*, *N. × sanderae*, *N. sylvestris*, гибридов *N. × sanderae* × *N. alata*. Через 40–45 суток после посева семян отмечено начало цветения у видов *N. acuminata*, *N. attenuata*, *N. bigelovii* (var. *bigelovii*, var. *multivalvis*), *N. goodspeedii*, *N. knightiana*, *N. occidentalis*, *N. suaveolens*, *N. rustica* продолжительностью до 45–60 суток. Позже зацветали виды *N. longiflora* – через 50 суток после посева, *N. clevelandii* – через 55–60 суток.

Виды *N. × sanderae*, *N. alata* и их гибриды показали длительное цветение: с началом от 45–55 суток после посева и до заморозков в ноябре.

Средние сроки цветения видов за период последних трех лет определены по фазам и длительности: начало цветения (распускание первых 5–10 цветков в соцветиях), полное цветение (массовое распускание цветков в соцветиях), окончание цветения (присутствие единичных цветков в соцветиях или их отсутствие) (табл. 5).

Самое раннее начало цветения, через 15 суток после высадки в открытый грунт, наблюдали у видов *N. cavicola*, *N. goodspeedii*, *N. ingulba*, *N. occidentalis*; через 20–25 суток после высадки – у видов *N. acuminata*, *N. acutifolia*, *N. attenuata*, *N. bigelovii* var. *quadrivalvis*, *N. exscelsior*, *N. megalosifon*, *N. pauciflora*, *N. petunioides*, *N. rustica*, *N. × sanderae*, *N. velutina* (см. табл. 5).

Позднее начало цветения, через 50–60 суток после высадки в открытый грунт, отмечено у видов *N. amplexicaulis*, *N. glauca*, *N. noctiflora*, *N. nudicaulis*, *N. tabacum*, через 45–50 суток – у видов *N. forgetiana*, *N. glutinosa*, *N. palmery*, *N. repanda*, *N. suaveolens*, *N. sylvestris*.

Наибольшая продолжительность цветения (см. табл. 5), 120–140 суток от посадки и более, установлена у видов *N. glauca* и *N. noctiflora*, а также 95–115 суток – у видов *N. glutinosa*, *N. gossei*, *N. suaveolens*, *N. sylvestris* и 60–85 суток – у видов *N. langsdorffii* и *N. × sanderae*. У од-

Таблица 5. Характеристика цветения видов *Nicotiana* L. (Краснодар, 2018–2020 гг.)
Table 5. Flowering characteristics of *Nicotiana* spp. (Krasnodar, 2018–2020)

Название вида	Начало цветения[1]	Полное цветение[1]	Окончание цветения[1]	Продолжительность цветения, суток
N. acuminata	20	35	55 – 60	35 – 40
N. acutifolia	20	35	55 – 60	35 – 40
N. affinis	30	45	85 – 90	55 – 60
N. alata	30	50	85 – 90	55 – 60
N. alata var. *grandiflora*	35	45	85 – 90	50 – 55
N. amplexicaulis	60	80	95 – 100	35 – 40
N. attenuata	25	40	65 – 70	40 – 45
N. bigelovii var. *quadrivalvis*	20	35	50 – 55	30 – 35
N. cavicola	15 – 20	33	60 – 65	45 – 50
N. clevelandii	30	40	70 – 75	40 – 45
N. debneyi	40	60	85 – 90	40 – 50
N. exscelsior	20	40	70 – 80	50 – 60
N. forgetiana	40 – 45	55	85 – 90	40 – 45
N. glauca[2]	45 – 50	135	180 – 190	130 – 140
N. glutinosa[2]	45	67	130 – 140	85 – 95
N. gossei	40	60	120 – 135	80 – 90
N. goodspeedii	15	35	55 – 60	40 – 45
N. ingulba	15 – 20	35	65 – 70	45 – 50
N. knightiana	25 – 30	40	85 – 90	45 – 50
N. langsdorffii[2]	30	52	105 – 115	75 – 80
N. longiflora	30	43	85 – 90	55 – 60
N. maritima	40	60	85 – 90	45 – 50
N. megalosifon	20	45	70 – 75	45 – 50
N. noctiflora	50	65	170 – 180	120 – 130
N. nudicaulis	50	65	85 – 90	35 – 40
N. occidentalis	15	30	50 – 55	35 – 40
N. palmery	40 – 45	55	85 – 90	45 – 50
N. pauciflora	25	35	60 – 65	35 – 40

Таблица 5. Окончание

Table 5. The end

Название вида	Начало цветения[1]	Полное цветение[1]	Окончание цветения[1]	Продолжительность цветения, суток
N. petunioides	20	35	60 – 65	40 – 45
N. plumbaginifolia	30	47	75 – 80	45 – 50
N. repanda	45	60	90 – 95	45 – 50
N. rustica	25	45	60 – 65	35 – 40
N. × sanderae	25	40	80 – 85	55 – 60
N. suaveolens	45	60	140 – 150	95 – 100
N. sylvestris[2]	45	70	150 – 160	105 – 115
N. tabacum	55	67	95 – 105	40 – 50
N. velutina	20	33	60 – 65	40 – 45
среднее[3]	31,8	49,7	86,0	53,7
стандартное отклонение	12,4	17,5	32,1	24,5
дисперсия	154,6	309,6	1033,5	603,3
минимум	15	30	50	30
максимум	60	120	180	130

Примечание: [1] – суток от высадки рассады в грунт; [2] – *N. glauca*, *N. glutinosa*, *N. langsdorffii*, *N. sylvestris* – высадка в открытый грунт 15 мая; остальные виды – 1-2 мая; [3] – статистическая обработка данных проведена по первым цифрам интервалов варьирования

Note: [1] – days from planting seedlings in the soil; [2] – *N. glauca*, *N. glutinosa*, *N. langsdorffii*, *N. sylvestris* – planting in open ground on May 15; other species – May 1–2; [3] – statistical data processing was carried out according to the first digits of the variation intervals

них видов (*N. glauca* и др.) цветение длилось непрерывно в течение онтогенеза, у других видов – с небольшой паузой (*N. × sanderae* и др.).

Наиболее обильное цветение, по визуальной оценке, отмечено у видов *N. alata*, *N. alata* var. *grandiflora*, *N. forgetiana*, *N. glauca*, *N. gossei*, *N. knightiana*, *N. longiflora*, *N. noctiflora*, *N. × sanderae*, *N. sylvestris*, *N. tabacum* и гибридов *N. alata × N. × sanderae.*

Установлено, что регулярный полив увеличивает продолжительность вегетации и цветения всех и особенно мелкоцветковых видов *Nicotiana* и, соответственно, их декоративность.

Виды *N. alata*, *N. alata* var. *grandiflora*, *N. affinis* и *N. × sanderae* относятся к одной секции, различаются по величине цветков и их количеству в соцветии, но являются сходными по габитусу, строению стеблей, соцветий и цветков и, высаженные без пространственной изоляции, легко переопыляются, создавая многостебельные и многоцветковые гибриды с разнообразной окраской цветков, от зеленовато-белой и светло-сиреневой до фиолетовой и бордово-малиновой. Отобраны многочисленные гибриды *N. × sanderae × N. alata* с разнообразными окраской и размерами цветка: бело-зеленой, розовой, светло-фиолетовой, красно-бордовой, малиновой, фиолетовой и двуцветные (рис. 3), которые могут быть рекомендованы для использования в ландшафтном и садовом дизайне.

Проведен индивидуальный отбор видов по наиболее декоративным признакам, и выделены лучшие виды и гибриды, представляющие интерес для ландшафтного дизайна.

По результатам фенотипической оценки видов в течение онтогенеза установлено, что наиболее оригинальными и эффектными в групповой посадке были виды *N. glutinosa*, *N. plumbaginifolia*, *N. longiflora*, *N. amplexicaulis*, *N. suaveolens*, *N. noctiflora*, а виды *N. glauca*, *N. × sanderae*, *N. alata* и их гибриды декоративны также и в одиночных посадках. Яркая окраска цветков и многоцветковость соцветий отмечены у видов *N. × sanderae*, *N. alata* и их гибридов, а также у *N. glauca*, *N. glutinosa*, *N. noctiflora*.

Выделено 18 оригинальных, наиболее декоративных видов *Nicotiana* с яркими или крупными цветками (с длиной цветочной трубки до 10 см и диаметром венчика до 4,5–6,5 см), продолжительным (35–140 суток) или повторным цветением, относительной устойчивостью к стрессовым погодным условиям: *N. affinis*, *N. alata*, *N. alata* var. *grandiflora*, *N. debneyi*, *N. forgetiana*, *N. glutinosa*, *N. glauca*, *N. gossei*, *N. knightiana*, *N. langsdorffii*, *N. longiflora*, *N. noctiflora*, *N. plumbaginifolia*, *N. repanda*, *N. rustica*, *N. × sanderae*, *N. suaveolens*, *N. sylvestris* (табл. 6).

Рис. 3. **Разнообразие цветков гибридов *Nicotiana × sanderae × N. alata***
Fig. 3. **Variability of flowers of *Nicotiana × sanderae × N. alata* hybrids**

Таблица 6. **Виды *Nicotiana* L., перспективные для ландшафтного дизайна** (Краснодар, 2018–2020 гг.)
Table 6. ***Nicotiana* spp. promising for landscaping** (Krasnodar, 2018–2020)

Название вида	Окраска цветка	Высота растений, см	Количество цветков на одном цветоносе	Диаметр венчика / длина цветочной трубки, см	Аромат цветка	Продолжительность цветения, суток	Степень опушения листьев и стебля
N. affinis	белая	107	11	5,0 / 7,0	слабый, усиливающийся вечером	55 – 60	средняя
N. alata	зеленоватая	85	17	5,3 / 7,4	слабый, усиливающийся вечером	55 – 60	средняя
N. alata var. *grandiflora*	белая	95	10	6,5 / 8,0	слабый, усиливающийся вечером	50 – 55	средняя
N. debneyi	пурпурная	90	40	0,9 / 1,3	слабый	40 – 50	средняя
N. forgetiana	светло-зелено-красная	85	11	4,0 / 6,0	слабый	40 – 45	средняя
N. glauca	ярко-желтая	до 185	до 50	1,0 / 3,1	слабый	130 – 140	отсутствует
N. glutinosa	грязно-розовато-жёлтая	155	27	2,0 / 3,0	средний	85 – 95	сильная
N. gossei	зеленовато-кремовая	90	14	2,8 / 5,2	слабый	80 – 90	сильная

Таблица 6. Окончание
Table 6. The end

Название вида	Окраска цветка	Высота растений, см	Количество цветков на одном цветоносе	Диаметр венчика / длина цветочной трубки, см	Аромат цветка	Продолжительность цветения, суток	Степень опушения листьев и стебля
N. knightiana	бледно-желтовато-зеленая	85	35	0,7 / 2,8	отсутствует	45 – 50	сильная
N. langsdorffii	ярко-желто-зеленая	55	10	1,4 / 2,0	слабый	75 – 85	средняя
N. longiflora	желтовато-лавандовая	95	14	4,5 / 9,5	слабый	55 – 60	средняя
N. noctiflora	белая	до 100	17	3,0 / 5,6	слабый	45 – 50	отсутствует
N. plumbaginifolia	желтовато-лавандовая	60	12	2,3 / 4,5	слабый	45 – 50	средняя
N. repanda	белая	75	8	2,0 / 3,7	средний	45 – 50	сильная
N. rustica	зеленовато-желтая	105	14	1,4 / 1,5	слабый	35 – 40	средняя
N. × sanderae	красная	85	17	5,0 / 6,0	слабый	55 – 60	средняя
N. suaveolens	кремово-белая	95	13	2,0 / 3,8	средний	95 – 100	отсутствует
N. sylvestris	белоснежная	130	до 55	3,0 / 8,0	средний	105 – 115	средняя

Заключение

В результате трехлетнего скрининга коллекции видов рода *Nicotiana* оценен комплекс 18 морфобиологических признаков 37 видов и выделены 14 наиболее значимых декоративно ценных признаков и свойств; по результатам исследования изменчивости основных признаков выделено 18 видов *Nicotiana*, перспективных для ландшафтного и садового дизайна, с разнообразной окраской цветка, оригинальной формой растений, ароматом, продолжительным цветением и устойчивостью к стрессовым погодным условиям. Сформирован фонд перспективных видов, поддержана и сохранена *in vivo* их зародышевая плазма.

Получены новые гибриды *N. × sanderae* × *N. alata*, отобрано 10 лучших многоцветковых гибридов с мелкими (диаметр венчика 2,0–2,5 см) и крупными (диаметр венчика до 6,5 см, длина цветочной трубки до 9–11 см) цветками, светлой и темной окраской сиренево-фиолетового, красно-малинового, розового и белого спектра, перспективных для использования в ландшафтном дизайне.

References / Литература

Baranova E.G., Ivanitskiy K.I., Suchkov V.I. Screening of collection of wild species of the genus *Nicotiana* for landscape design purposes (Skrining kollektsii dikikh vidov roda Nikotsiana dlya tseley landshaftnogo dizayna). *Natural and Technical Sciences*. 2019;9(135):95-98. [in Russian] (Баранова Е.Г., Иваницкий К.И., Сучков В.И. Скрининг коллекции диких видов рода Никотиана для целей ландшафтного дизайна. *Естественные и технические науки*. 2019;9(135):95-98). DOI: 10.25633/ETN.2019.09.15

Baranova E.G., Suchkov V.I. Prospects of using wild species of the genus *Nicotiana* in landscape designing (Perspektivy ispolzovaniya dikikh vidov Nikotsiana v landshaftnom dizayne). *Natural and Technical Sciences*. 2018;9(123):39-43). [in Russian] (Баранова Е.Г., Сучков В.И. Перспективы использования диких видов Никотиана в ландшафтном дизайне. *Естественные и технические науки*. 2018;9(123):39-43).

Burbidge N.T. The Australian species of *Nicotiana* L. (Solanaceae). *Australian Journal of Botany*. 1960;8(3):342-380. DOI: 10.1071/BT9600342

Clausen R.E., Goodspeed T.H. Interspecific hybridization in *Nicotiana*. VIII. The sylvestris-tomentosa-tabacum hybrid triangle and its bearing on the origin of tabacum. *University of California Publications in Botany*. 1928;11:245-256.

Goodspeed T.H. The genus *Nicotiana*. Waltham, MA: Chronica Botanica Co.; 1954.

ITIS: Integrated Taxonomic Information System. Taxon Author Search Results. Solanaceae of North America Update, database (version 2011). Available from: https://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/RefRpt?search_type=source&search_id=source_id&search_id_value=537 [accessed Mar. 26, 2021].

Knapp S., Chase M.W., Clarkson J.J. Nomenclatural changes and a new sectional classification in *Nicotiana* (Solanaceae). *Taxon*. 2004;53(1):73-82. DOI: 10.2307/4135490

Kostov D. Cytogenetics of the genus *Nicotiana*. Sofia; 1941-1943. [in Bulgarian] (Костов Д. Цитогенетика на рода *Nicotiana*. София; 1941-1943).

Larkina N.I. Scientific basis of interspecific hybridization on plasma of *Nicotiana tabacum* Lin. (Nauchnye osnovy mezhvidovoy gibridizatsii na plazme *Nicotiana tabacum* L.) Krasnodar; 2015. [in Russian] (Ларькина Н.И. Научные основы межвидовой гибридизации на плазме *Nicotiana tabacum* L. Краснодар; 2015).

Methodological guidelines for conducting field agrotechnical experiments with tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) (Metodicheskoye rukovodstvo po provedeniyu polevykh agrotekhnicheskikh opytov s tabakom [*Nicotiana tabacum* L.]). Krasnodar; 2011. [in Russian] (Методическое руководство по проведению полевых агротехнических опытов с табаком (*Nicotiana tabacum* L.). Краснодар; 2011).

Methods of breeding and seed production works on tobacco and rustic tobacco (Metodiki selektsionno-semenovodcheskikh rabot po tabaku i makhorke). Krasnodar; 2014. [in Russian] (Методики селекционно-семеноводческих работ по табаку и махорке. Краснодар; 2014).

Psareva E.N. About the genus *Nicotiana*. Practical use of wild species. (O rode Nikotsiana. Prakticheskoye ispolzovaniye dikikh vidov). *Sbornik nauchno-issledovatelskikh rabot VNIITTI = Collection of Scientific Research Works of VNIITTI*. 1963;153:5-126. [in Russian] (Псарёва Е.Н. О роде *Никоциана*. Практическое использование диких видов. *Сборник научно-исследовательских работ ВНИИТТИ*. 1963;153:5-126).

Ternovsky M.F. Creation of immune varieties of tobacco. (Sozdaniye immunnykh sortov tabaka). In: *Issues of Selection and Seed Production of Tobacco and Makhorka. VITIM*. Moscow: Selkhozgiz; 1953. p.18-59. [in Russian] (Терновский М.Ф. Создание иммунных сортов табака. В кн.: *Вопросы селекции и семеноводства табака и махорки. ВИТИМ*. Москва: Сельхозгиз; 1953. С.18-59).

Ternovsky M.F. Creation of new plant forms by interspecific hybridization. (Sozdaniye novykh form rasteniy putyem mezhvidovoy gibridizatsii.). *Soviet Genetics*. 1966;10:125-133. [in Russian] (Терновский М.Ф. Создание новых форм растений путем межвидовой гибридизации. *Генетика*. 1966;10:125-133).

USDA-ARS. GRIN-Global, U.S. National Plant Germplasm System. Version 2.2.1.2. 2021. Available from: https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/site.aspx?id=25 [accessed Mar. 26, 2021].

Информация об авторах

Елена Геннадиевна Баранова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт табака, махорки и табачных изделий, 350072 Россия, Краснодарский край, Краснодар, ул. Московская, 42, onedestiny2@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-3428-1520

Константин Иванович Иваницкий, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующий лабораторией, Всероссийский научно-исследовательский институт табака, махорки и табачных изделий, 350072 Россия, Краснодарский край, Краснодар, ул. Московская, 42, onedestiny@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0001-6647-3976

Валентин Иванович Сучков, старший научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт табака, махорки и табачных изделий, 350072 Россия, Краснодарский край, Краснодар, ул. Московская, 42, biogipnoz@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8236-2798

Information about the authors

Elena G. Baranova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, All-Russian Scientific Research Institute of Tobacco, Makhorka and Tobacco Products, 42 Moskovskaya St., Krasnodar 350072, Russia, onedestiny2@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-3428-1520

Konstantin I. Ivanitsky, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Head of a Laboratory, All-Russian Scientific Research Institute of Tobacco, Makhorka and Tobacco Products, 42 Moskovskaya St., Krasnodar 350072, Russia, onedestiny@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0001-6647-3976

Valentin I. Suchkov, Senior Researcher, All-Russian Scientific Research Institute of Tobacco, Makhorka and Tobacco Products, 42 Moskovskaya St., Krasnodar 350072, Russia, biogipnoz@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8236-2798

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 01.03.2021; одобрена после рецензирования 25.11.2022; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 01.03.2021; approved after reviewing on 25.11.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 581.93
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-174-187

CC BY

Межрегиональные особенности таксономического состава сегетальных флор

О. Г. Баранова[1], А. С. Третьякова[2, 3], Н. Н. Лунева[4], А. А. Зверев[5, 6], П. В. Кондратков[2], Т. А. Терехина[7], Г. Р. Хасанова[8], С. М. Ямалов[9], М. В. Лебедева[9]

[1] Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

[2] Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, Екатеринбург, Россия

[3] Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, Екатеринбург, Россия

[4] Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург, Россия

[5] Национальный исследовательский Томский государственный университет, Томск, Россия

[6] Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, Новосибирск, Россия

[7] Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия

[8] Башкирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия

[9] Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, Уфа, Россия

Автор, ответственный за переписку: Алена Сергеевна Третьякова, alyona.tretyakova@urfu.ru

В статье дан сравнительный анализ таксономической структуры сегетальных флор восьми субъектов Российской Федерации: Ленинградской, Новгородской, Вологодской, Ростовской и Свердловской областей, Удмуртской Республики, Республики Башкортостан и Алтайского края. В состав сегетальных флор включены сорные растения агрофитоценозов зерновых яровых и озимых, технических, пропашных культур, многолетних трав. Сравнение проведено отдельно для аборигенной и чужеродной фракций. Установлено, что богатство аборигенных растений в изученных сегетальных флорах несколько выше, чем чужеродных, и насчитывает 137–209 видов, в то время как чужеродная фракция представлена 99–179 видами. Минимальное число как аборигенных, так и чужеродных видов растений отмечено в составе сегетальной флоры Вологодской области, максимальное число аборигенных видов отмечено в составе сегетальной флоры Удмуртской Республики, а чужеродных – Алтайского края. Семейства Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Caryophyllaceae, Scrophulariaceae входят в состав головного спектра как аборигенной, так и чужеродной фракций. Структура семейственно-видового спектра чужеродной фракции единообразнее по сравнению с таковой аборигенной фракции. При сравнении видового состава аборигенной и чужеродной фракций изученных сегетальных флор, а также сравнении семейственных и родовых спектров этих фракций получены сходные закономерности – географически близкие регионы имеют большее сходство сегетальных флор. При этом уровни сходства в аборигенной фракции ниже, чем в чужеродной. Это говорит о большей вариабельности видового состава аборигенных растений в сравнении с чужеродными.

Ключевые слова: аборигенные растения, археофиты, сегетальные растения, сходство видового состава, таксономический анализ, чужеродные растения

Благодарности: работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (проект № 19-016-00135), средств государственного бюджета (№ 075-03-2022-001), в рамках реализации государственных заданий БИН РАН «Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы» (АААА-А19-119031290052-1) и ЦСБС СО РАН «Растительность Северной Азии: разнообразие, экологические и географические закономерности формирования, функционирование популяций» (АААА-А21-121011290026-9) и программы повышения конкурентоспособности УрФУ (постановление Правительства РФ № 211, контракт № 02. А03.21.0006).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Баранова О.Г., Третьякова А.С., Лунева Н.Н., Зверев А.А., Кондратков П.В., Терехина Т.А., Хасанова Г.Р., Ямалов С.М., Лебедева М.В. Межрегиональные особенности таксономического состава сегетальных флор. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):174-187. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-174-187

© Баранова О.Г., Третьякова А.С., Лунева Н.Н., Зверев А.А., Кондратков П.В., Терехина Т.А., Хасанова Г.Р., Ямалов С.М., Лебедева М.В., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-174-187

Interregional features in the taxonomic composition of the Russian segetal floras

Olga G. Baranova[1], Alyona S. Tretyakova[2, 3], Natalya N. Luneva[4], Andrei A. Zverev[5, 6], Pavel V. Kondratkov[2], Tatyana A. Terekhina[7], Gulnaz R. Khasanova[8], Sergey M. Yamalov[9], Mariya V. Lebedeva[9]

[1] *Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

[2] *Ural Federal University, Yekaterinburg, Russia*

[3] *Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia*

[4] *All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia*

[5] *Tomsk State University, Tomsk, Russia*

[6] *Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia*

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

[8] *Bashkir Research Institute of Agriculture, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia*

[9] *South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, Ufa, Russia*

Corresponding author: Alyona S. Tretyakova, alyona.tretyakova@urfu.ru

The article contains a comparative analysis of the taxonomical structure of the weedy species composition (segetal flora) in eight regions of Russian Federation: Leningrad, Novgorod, Vologda, Rostov and Sverdlovsk Provinces, Udmurt Republic, Republic of Bashkortostan, and Altai Territory. The segetal flora comprised weeds of cereals, root crops and perennial grasses. The comparison was made separately for the native and alien weeds. The number of native species was higher than that of alien species and varied from 137 to 209 species. The number of alien weeds varied from 99 to 179 species. Vologda Province had the lowest diversity of both native and alien plant species. Udmurt Republic had the greatest native species diversity and Altai Territory had the greatest alien species diversity. The Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Caryophyllaceae and Scrophulariaceae families dominated in both the native and alien fractions. The authors compared the compositions of species, families and genera of native and alien weeds. Native and alien weedy species showed the greatest similarity in their composition in geographically close regions: European Russia and the Urals. As for geographically remote regions – Altai Territory and Rostov Province – native and alien weedy species compositions were distant. At the same time, the levels of similarity among the native species were lower than among the alien ones. This attests to greater variability in the species composition among native weeds than among alien ones.

Keywords: alien plants, archaeophyte weeds, native plants, similarity of species composition, taxonomic analysis

Acknowledgments: this work was supported partially by the Russian Foundation for Basic Research (Project 19-016-00135) and state budget funds (075-03-2022-001), as part of the implementation of the State Tasks assigned to the Komarov Botanical Institute of the RAS "Vascular plants of Eurasia: taxonomy, flora, and plant resources" (AAAA-A19-119031290052-1) and the Central Siberian Botanical Garden, SB RAS "Vegetation of Northern Asia: diversity, environmental and geographical patterns of formation, functioning of populations" (AAAA-A21-121011290026-9), and partially by the Competitiveness Improvement Program for the Ural Federal University (Resolution No. 211 of the Government of the Russian Federation, Contract No. 02. A03.21.0006).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Baranova O.G., Tretyakova A.S., Luneva N. N., Zverev A.A., Kondratkov P.V., Terekhina T.A., Khasanova G.R., Yamalov S.M., Lebedeva M.V. Interregional features in the taxonomic composition of the Russian segetal floras. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):174-187. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-174-187

Введение

Роль сорных растений в агрофитоценозах является предметом активных обсуждений в последние годы. На протяжении длительного времени учитывался только ущерб, наносимый сорными растениями, которые рассматривались в качестве вредителей сельскохозяйственных культур. На смену этим представлениям пришло понимание того, что сорные растения являются значимой частью агроэкосистем и оказывают прямое влияние на их функционирование (Naumova et al., 2011; Petit et al., 2011).

Кроме того, сорные растения являются одним из компонентов биологического разнообразия в сельскохозяйственных экосистемах и также нуждаются в сохранении (Holub, Procházka, 2000; Van Elsen, 2000). Интенсификация сельского хозяйства, расширение линейки гербицидов, совершенствование методов обработки почвы, очистки семян и т. п. привели к снижению биоразнообразия сорных растений. В европейской части России в средине XX века исчез ряд специализированных сорняков; этот процесс продолжается и в настоящее время, за последнее десятилетие некоторые виды сорных растений резко сократили свою встречаемость в агрофитоценозах и повсеместно становятся исчезающими или уже исчезли в ряде регионов (Tuganaev, 1970; Palkina, 2011; Khasanova et al., 2017; Tretyakova, Kondratkov, 2018).

Постепенно стали складываться представления о сорном компоненте флоры как не о случайном наборе видов, а исторически сложившейся их совокупности (Tretyakova et al., 2020; Luneva, 2021). Видовой комплекс сорных растений на определенной территории формируется в течение длительного времени под воздействием факторов окружающей среды и человеческой деятельности (Ulyanova, 2005; Lososová et al., 2004; Espinosa-García et al., 2004; Glemnitz et al., 2006; Pal et al., 2013; Luneva, Mysnik, 2014; Luneva et al., 2017; etc.).

На сегодняшний день актуальным является вопрос о сходстве и различии видового состава сорных растений географически отдаленных территорий. В России, при общей высокой изученности видового состава сорных растений в различных регионах, сравнительных исследований относительно немного. В частности, Н. Н. Луневой с соавторами было показано, что уровень видового сходства сорных растений Ленинградской области и Мордовии составляет только 50% (Luneva et al., 2017).

Ранее нами была предпринята попытка сравнить полный видовой состав и таксономическую структуру сегетальных флор далеких в географическом отношении восьми субъектов РФ (Tretyakova et al., 2020). Было показано, что наибольшее сходство видового состава обнаруживают сегетальные флоры географически близко расположенных регионов – европейской части России и Урала (коэффициенты общности видового состава K_j (Jaccard, 1900) – 0,56–0,67). Максимально дистанцированы сегетальные флоры Алтайского края и Ростовской области – уровень видового сходства не превышает 0,4.

Цель настоящей работы – провести сравнительный анализ видового состава и таксономической структуры аборигенной и чужеродной фракций сегетальных флор восьми регионов России и выявить долготно-зональные закономерности в их структуре.

Методика и материалы

В основе работы – данные по сегетальным флорам восьми субъектов РФ. На территории северо-запада (Ленинградская, Новгородская и Вологодская области) и юга (Ростовская область) европейской части России, в Предуралье и на Урале (Удмуртская Республика, Республика Башкортостан и Свердловская область) и в юго-восточной части Западной Сибири (Алтайский край). Широтный градиент охватывает лесную, лесостепную и степную зоны.

Авторами использованы стандартные методы по изучению сорных растений, которые кратко перечислены ниже. Видовой состав сорных растений изучен маршрутным методом. Маршрутами была охвачена вся территория рассматриваемых регионов, где имеются посевные площади. В исследование включены сорные растения агрофитоценозов зерновых яровых и озимых, технических, пропашных культур, многолетних трав. Кроме собственных данных авторов были использованы литературные данные и гербарные материалы, хранящиеся в разных научных и образовательных учреждениях (Всероссийском научно-исследовательском институте защиты растений (HWR), Ботаническом институте им. В.Л. Комарова (LE), Удмуртском государственном университете (UDU), Уральском федеральном университете (UFU), Южно-Уральском ботаническом саду-институте, Алтайском государственном университете (ALTB), Всероссийском институте генетических ресурсов растений (WIR).

Нами исключены из анализа реликтовые сорные растения, в настоящее время не встречающиеся в посевах исследованных регионов, например *Agrostemma githago* L., *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert. и др. Для возможности проведения сравнительного анализа объем семейств принят по системе А. Л. Тахтаджяна (Takhtajan, 1987). Латинские названия приведены в соответствии с Международным указателем научных названий растений (International Plant Name Index…, 2021).

Рассмотрены показатели таксономического богатства сравниваемых сегетальных флор (общее число видов, родов и семейств), состав и последовательность расположения семейств по числу видов, а также родов по числу видов. Сравнение флор проведено отдельно для аборигенных и чужеродных видов. Причем в чужеродную фракцию включены как неофиты, так и археофиты.

Таксономические списки флор были введены в отдельную базу данных в интегрированной ботанической информационной системе IBIS v.7.2. (Zverev, 2007). В ней был проведен дескриптивный таксономический анализ, сгенерированы таксономические спектры флор, выполнен расчет матриц флористического сходства и подготовлены наборы данных для последующей статистической обработки в программе Statistica 12.0. Для оценки сходства видового состава сегетальных флор применен бинарный коэффициент сходства Чекановского / Дайса / Съеренсена (Czekanowski, 1932; Dice, 1945; Sørensen, 1948), далее по тексту – «индекс Sørensen». Выбор в пользу этой известной меры сходства, коэквивалентной популярному коэффициенту Жаккара, продиктован тем, что для сравнения таксономических спектров флор мы использовали ее релятивизированный количественный аналог – индекс Ренконена (Renkonen, 1938), известный также как вторая форма расширения индекса Чекановского – Съеренсена для количественных данных (Pesenko, 1982), далее по тексту – «индекс Renkonen». При оценке подобия флор и их

фракций были использованы полные семейственно-видовые и родовые спектры. При выполнении иерархического агломеративного кластерного анализа для построения всех дендрограмм использован метод связывания WPGMA (Weighted Pair Group Method with Arithmetic Mean – метод взвешенного попарного усреднения).

Результаты и обсуждение

1. Показатели видового богатства сегетальных флор и их сравнение

Ранее нами было показано, что общее число сегетальных растений, отмеченных в восьми сравниваемых сегетальных флорах, составляет 686 видов из 304 родов и 61 семейства. Наименьший показатель флористического богатства отмечен для сегетальной флоры Вологодской области (площадь посевов 3724 км^2), а наибольший – для Алтайского края, где площадь посевов составляет 53943 км^2 (табл. 1). Таким образом, уровень регионального видового разнообразия сегетальной флоры положительно связан с площадью посевов (Tretyakova et al., 2020)

Богатство аборигенных растений в изученных сегетальных флорах несколько выше, чем чужеродных, и насчитывает 137–209 видов, в то время как чужеродная фракция представлена 99–179 видами (см. табл. 1). Минимальное число как аборигенных, так и чужеродных видов растений отмечено в составе сегетальной флоры Вологодской области, так как она в целом беднее по сравнению с остальными флорами, что связано, как с ботанико-географическими особенностями (наиболее северный регион), так и небольшими площадями, занятыми посевами. Максимальное число аборигенных видов отмечено в составе сегетальной флоры Удмуртской Республики, а чужеродных – Алтайского края. При этом доля чужеродных растений в сегетальной флоре изменяется в пределах от 39,6% до 49,2%. Уровень адвентизации сегетальных флор достаточно высок. Сравнительно высокий уровень адвентизации отмечается в сегетальной флоре Республики Башкортостан, Ростовской области и Алтайского края (см. табл. 1). При этом доля археофитов в составе чужеродной фракции колеблется от 44% до 60%, что свидетельствует об их важной роли в сложении видового состава чужеродных фракций сегетальных флор разных регионов.

Таблица 1. Показатели видового богатства и систематического разнообразия сравниваемых сегетальных флор в целом и по отдельным фракциям

Table 1. Indicators of the species richness and systematic diversity in the compared segetal floras: aggregately and for individual fractions

Основные параметры / Major parameters	ЛО / LP	НО / NP	ВО / VP	УР / UR	РБ / RB	СО / SP	РО / RP	АК / AT
Сегетальная флора в целом / Species composition of the segetal flora aggregately								
Число видов / Number of species	297	260	236	346	298	255	315	370
Число родов / Number of genera	169	158	156	214	188	165	194	221
Число семейств / Number of families	36	35	35	48	37	39	44	46
Число/доля одновидовых семейств / Number/percentage of single-species families	5 13,9	8 22,9	12 34,3	17 35,4	13 35,1	13 33,3	10 22,7	10 21,8
Число/доля одновидовых родов / Number/percentage of single-species genera	105 62,1	105 66,5	114 73,1	150 70,1	125 66,5	117 70,9	127 65,5	146 66,1
Среднее количество видов в семействе / Average number of species in a family	8,25	7,43	6,74	7,21	8,05	6,54	7,16	8,04
Среднее количество родов в семействе / Average number of genera in a family	4,69	4,51	4,46	4,46	5,08	4,23	4,41	4,80
Среднее количество видов в роде / Average number of species in a genus	1,76	1,65	1,51	1,62	1,59	1,55	1,62	1,67

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continued

Основные параметры / Major parameters	ЛО / LP	НО / NP	ВО / VP	УР / UR	РБ / RB	СО / SP	РО / RP	АК / AT
Аборигенная фракция / Native fraction								
Число видов / Number of species	173	144	137	209	157	142	160	191
Число родов Number of genera	107	93	96	132	107	97	111	129
Число семейств / Number of families	30	28	28	36	25	29	35	33
Число/доля одновидовых семейств / Number/percentage of single-species families	8 / 26,7	7 / 25,0	11 / 39,3	12 / 33,3	5 / 20,0	11 / 37,9	14 / 40,0	10 / 30,3
Число/доля одновидовых родов / Number/percentage of single-species genera	72 / 67,3	66 / 70,9	77 / 80,2	93 / 70,5	72 / 67,3	70 / 72,1	81 / 72,9	94 / 72,9
Среднее количество видов в семействе / Average number of species in a family	5,77	5,14	4,89	5,81	6,28	4,90	4,57	5,79
Среднее количество родов в семействе / Average number of genera in a family	3,57	3,32	3,43	3,67	4,28	3,34	3,17	3,91
Среднее количество видов в роде / Average number of species in a genus	1,62	1,55	1,43	1,58	1,47	1,46	1,44	1,48
Чужеродная фракция / Alien fraction								
Число видов / Number of species	124	116	99	137	141	113	155	179
Число археофитов/ неофитов / Number of archaeophytes/ neophytes	65/59	68/48	60/39	67/70	68/73	64/49	85/70	79/100
Число родов / Number of genera	86	81	71	102	104	86	103	121
Число семейств / Number of families	26	25	23	31	29	29	31	35
Число/доля одновидовых семейств / Number/percentage of single-species families	10 / 38,5	12 / 48,0	9 / 39,1	15 / 48,4	12 / 41,4	14 / 48,3	14 / 45,2	13 / 37,1
Число/доля одновидовых родов / Number percentage of single-species genera	64 / 74,4	61 / 75,3	53 / 74,7	78 / 76,5	82 / 78,9	67 / 77,9	70 / 67,9	87 / 71,9

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Основные параметры / Major parameters	ЛО / LP	НО / NP	ВО / VP	УР / UR	РБ / RB	СО / SP	РО / RP	АК / AT
Чужеродная фракция / Alien fraction								
Уровень адвентизации, % / Proportion of alien plants, %	41,8	44,6	41,9	39,6	47,3	44,3	49,2	48,4
Среднее количество видов в семействе / Average number of species in a family	4,77	4,64	4,30	4,42	4,86	3,90	5,00	5,11
Среднее количество родов в семействе / Average number of genera in a family	3,31	3,24	3,09	3,29	3,59	2,97	3,32	3,46
Среднее количество видов в роде / Average number of species in a genus	1,44	1,43	1,39	1,34	1,36	1,31	1,50	1,48

Примечание: ЛО – Ленинградская область; НО – Новгородская область; ВО – Вологодская область; УР – Удмуртская Республика; РБ – Республика Башкортостан; СО – Свердловская область; РО – Ростовская область; АК – Алтайский край

Note: LP – Leningrad Province; NP – Novgorod Province; VP – Vologda Province; UR – Udmurt Republic; RB – Republic of Bashkortostan; SP – Sverdlovsk Province; RP – Rostov Province; AT – Altai Territory

Наиболее богатыми по числу родов и семейств как аборигенной, так и чужеродной фракций являются сегетальные флоры Удмуртии, Ростовской области и Алтайского края (см. табл. 1).

Не прослеживается ботанико-географических закономерностей в изменении доли одновидовых семейств и родов в сравниваемых сегетальных флорах. Доля одновидовых семейств в аборигенной фракции составляет от 20% в сегетальной флоре Башкирии до 40% в сегетальной флоре Ростовской области. В чужеродной фракции доля одновидовых семейств изменяется от 37% в сегетальной флоре Алтайского края до 48% в сегетальной флоре Новгородской и Свердловской областей, Удмуртской Республики. Таким образом, в чужеродной фракции больше участие одновидовых семейств. Это отражается на показателе средней видовой насыщенности семейства: видовая насыщенность семейств в среднем в аборигенной фракции выше, чем адвентивной, и составляет 5,4 против 4,6 (см. табл. 1).

В сегетальных флорах систематическое разнообразие видов в родах низко. Примерно две трети родов (57–74%), входящих в состав сравниваемых сегетальных флор, одновидовые (Tretyakova et al., 2020). То же мы наблюдаем и на примере аборигенной и чужеродной фракций сравниваемых флор. Доля одновидовых родов в аборигенной фракции выше в сегетальной флоре Вологодской области – 80%. В других сегетальных флорах она составляет 67–73%. На первом месте по доле одновидовых родов в чужеродной фракции (77–79%) находятся сегетальные флоры Удмуртии, Башкирии и Свердловской области. При этом уровень участия одновидовых родов в аборигенной и чужеродной фракциях практически одинаков и варьирует в пределах 67–80% в аборигенной фракции и 68–79 в чужеродной. Видовая насыщенность рода в среднем в аборигенной фракции составляет 1,5, а в чужеродной – 1,4 (см. табл. 1).

2. Флористические спектры сегетальных флор и их сравнение

Ранее нами было показано, что сегетальные флоры далеких в географическом отношении регионов имеет сходную структуру головной части семейственно-видовых спектров (Tretyakova et al., 2020). В частности, наиболее крупными семействами в большинстве сравниваемых сегетальных флор являются Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Brassicaceae.

По сравнению с общим семейственно-видовым спектром, состав ведущих семейств аборигенной фракции сегетальных флор рассматриваемых регионов достаточно разнороден, так же как и ранг семейств (табл. 2). Большой разброс и в числе видов в семействах (от 4 до 37 видов), вошедших в головную часть флористического спектра в аборигенной фракции сегетальных флор различных регионов. Большинство семейственно-видовых спектров характеризуется южным, аридным Ast–Poa–Fab-типом, или средиземноморско-центральноазиатским по А. П. Хохрякову (Khokhryakov, 2000). К этому типу относятся аборигенные фракции флор Новгородской, Вологодской, Свердловской областей и Удмуртии. В спектре аборигенной фракции сегетальной флоры Алтайского края повышается значимость семейства Fabaceae, которое занимает 2-е место по богатству видами во флоре (Ast–Fab–Poa). В аборигенной фракции Ленинградской области отмечен Ast–Poa–Car-вариант флоры. В спектре аборигенной фракции Ростовской области, расположенной в степной зоне, 3-е место занимает семейство Scrophulariaceae (Ast–Poa–Scr). Более резкие перестановки в спектре ведущих семейств в аборигенной фракции сегетальной флоры Башкирии, который возглавляют Ast–Fab–Lam.

Таблица 2. Ведущие по числу видов семейства в аборигенных фракциях сравниваемых сегетальных флор
Table 2. Families leading in the number of species within the native fractions of the compared segetal floras

Семейство / Families	ЛО / LP	НО / NP	ВО / VP	УР / UR	РБ / RB	СО / SP	РО / RP	АК / AT
Asteraceae Dumort.	28/1	21/1	22/1	32/1	28/1	22/1 – 2	29/1	37/1
Poaceae Barnhart	21/2	20/2	20/2	22/2	11/5–6	22/1–2	21/2	18/3
Caryophyllaceae Juss.	15/3	11/4	11/4	17/4	12/4	10/5	5/8	9/8–9
Fabaceae Lindl.	12/4 – 5	13/3	12/3	19/3	18/2	12/3	11/4	19/2
Scrophulariaceae Juss.	12/4–5	8/6	10/5–6	13/6–7	10/7	6/8–9	20/3	11/5
Polygonaceae Juss.	10/6	10/5	10/5–6	13/6–7	9/8	9/6	8/6	9/8–9
Rosaceae Juss.	9/7	5/8–11	4/(10–12)	14/5	11/5–6	11/4	3/(11–13)	10/6–7
Brassicaceae Burnett	7/8	6/7	4/(10–12)	8/9	7/10	4/10–11	4/9–10	8/10
Apiaceae Lindl.	6/9–10	5/8–11	5/8–9	6/11	8/9	6/8–9	1/(14-16)	7/11
Juncaceae Juss.	6/9–10	4/(12)	1/(14)	3/(13–14)	0/–	1/(13–15)	3/(11–13)	2/(12–15)
Lamiaceae Lindl.	5/11–12	5/8–11	7/7	11/8	13/3	7/7	10/5	13/4
Ranunculaceae Juss.	5/11–12	5/8–11	5/8–9	7/10	3/(11–12)	4/10–11	3/(11–13)	2/(13–15)
Equisetaceae Michx. ex DC.	3/(13–14)	3/(13–14)	4/(10–12)	5/12	2/(13–14)	3/(12)	1/(14–16)	2/(12–15)
Boraginaceae Juss.	3/(13–14)	3/(13–14)	2/(13)	3/(13–14)	3/(11–12)	1/(13–15)	6/7	2/(12–15)
Cyperaceae Juss.	1/(15)	2/(16)	0/–	1/(15)	0/–	1/(13–15)	4/9–10	0/–
Chenopodiaceae Vent.	0/–	0/–	0/–	0/–	2/(13–14)	0/–	1/(14-16)	10/6–7
Всего в 10 ведущих семействах, % / Totally in 10 leading families, %	72,8	72,2	77,4	74,6	80,9	76,8	73,8	75,4

Примечание: в числителе указано абсолютное число видов в семействе, в знаменателе – ранг семейства в спектре

Note: the numerator indicates the absolute number of species in the family; the denominator indicates the rank of the family in the spectrum

Относительная значимость и ранг семейств, замыкающих головную часть сравниваемых семейственно-видовых спектров, в большинстве случаев не совпадают (см. табл. 2). Следует отметить, что наблюдается большее сходство по расположению семейств во флористических спектрах близко расположенных флор, как, например, в северо-западной части европейской России. При этом ранг отдельных семейств резко отличается от остальных сравниваемых флор во флористических спектрах сегетальных флор Алтайского каря и Ростовской области, что вполне закономерно, так как они располагаются южнее, в степной зоне. На наш взгляд, спектры ведущих се-

мейств аборигенной фракции сравниваемых сегетальных флор обнаруживают ботанико-географические различия, связанные с зональным положением их территорий.

Ведущие семейства чужеродной фракции в сегетальных флорах различных регионов представлены 4–34 видами. Структура ведущих семейств по числу видов в чужеродной фракции сравниваемых сегетальных флор единообразнее – состав семейств практически полностью совпадает, а их ранг изменяется незначительно. Положение ведущих семейств в семейственно-видовых спектрах чужеродных фракций более стабильно в сравнении с таковым в аборигенных фракциях (табл. 3). Первые позиции в спектре занимают семейства Asteraceae,

Таблица 3. Ведущие семейства по числу видов чужеродных фракциях сравниваемых сегетальных флор

Table 3. Families leading in the number of species within the alien fractions of the compared segetal floras

Семейство / Families	ЛО / LP	НО / NP	ВО / VP	УР / UR	РБ / RB	СО / SP	РО / RP	АК / AT
Asteraceae Dumort.	20/1	19/2	15/1–3	21/1	26/1	17/2	34/1	28/1
Brassicaceae Burnett	22/2	21/1	15/1–3	19/2	21/2	18/1	16/3	22/2–3
Poaceae Barnhart	10/3	16/3	15/1–3	17/3	18/3	14/3	30/2	22/2–3
Fabaceae Lindl.	9/4–5	6/7	8/4	12/4	9/5	13/4	5/7	16/4
Chenopodiaceae Vent.	9/4–5	9/4	7/5	8/5	15/4	5/6–7	8/6	12/5
Boraginaceae Juss.	7/6–7	8/5	5/7	7/6	7/6	5/6–7	10/4	9/6–7
Lamiaceae Lindl.	7/6–7	7/6	6/6	6/7	6/7	6/5	9/5	9/6–7
Apiaceae Lindl.	5/8–9	3/9–12	2/(12–14)	4/9–12	4/8–10	2/(11–13)	4/8–10	6/8
Caryophyllaceae Juss.	5/8–9	4/8	4/8	4/9–12	4/8–10	4/8–9	1/(13-14)	4/(11-13)
Scrophulariaceae Juss.	4/10	3/9–12	3/9–11	4/9–12	3/9–11	3/10	4/8–10	1/(14–15)
Polygonaceae Juss.	3/(11–13)	3/9–12	3/9–11	5/8	2/(12–15)	4/8–9	1/(13-14)	4/(11-13)
Amaranthaceae Juss.	3/(11–13)	3/9–12	3/9–11	3/(13–14)	4/8–10	1/(14–15)	3/(11–12)	4/(11-13)
Onagraceae Juss.	1/(15)	1/(15)	2/(12–14)	4/9–12	2/(12–15)	1/(14–15)	–	1/(14–15)
Solanaceae Juss.	3/(11–13)	2/(14)	2/(12–14)	3/(13–14)	2/(12–15)	2/(11–13)	4/8–10	5/9–10
Malvaceae Juss.	2/(14)	0/–	0/–	1/(15)	2/(12–15)	2/(11–13)	3/(11–12)	5/9–10
Всего в 10 ведущих семействах, % / Totally in 10 leading families, %	79,0	82,8	81,8	75,2	80,9	78,8	80,0	74,9

Примечание: в числителе указано абсолютное число видов в семействе, в знаменателе – ранг семейства в спектре

Note: the numerator indicates the absolute number of species in the family; the denominator indicates the rank of the family in the spectrum

Brassicaceae и Poaceae. Хотя их ранги могут меняться – например, семейство Brassicaceae занимает 1-е место во флористическом спектре чужеродной фракции сегетальной флоры Новгородской и Свердловской областей, 2-е место в таковом в Ленинградской области, Удмуртии и Башкирии, 3-е место в Ростовской области, и делит 2-3-е место с семейством Poaceae в Алтайском крае.

Последующие 4–е места семейственно-видового спектра занимают семейства Fabaceae, Chenopodiaceae, Boraginaceae и Lamiaceae; их ранги тоже варьируют. Замыкающие семейственно-видовой спектр семейства насчитывают не более пяти чужеродных видов в своем составе. Их расположение очень изменчиво. В большинстве чужеродных фракций изученных сегетальных флор 8–10-е места спектра занимают семейства Apiaceae, Caryophyllaceae и Scrophulariaceae. Среди наиболее значимых отличий можно отметить попадание в число ведущих семейства Onagraceae в чужеродной фракции сегетальной флоры Удмуртии, семейства Solanaceae – в таковых Башкирии и Алтайского края и семейства Malvaceae – в Алтайском крае (см. табл. 3).

Большая часть семейств входит в состав головного спектра как аборигенной, так и чужеродной фракций, например, Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Caryophyllaceae, Scrophulariaceae и др. Другими словами, эти семейства содержат большое число как аборигенных, так и чужеродных видов (см. табл. 2, 3). Только в семейственно-видовом спектре аборигенной фракции представлены семейства Rosaceae, Ranunculaceae, Juncaceae, Rubiaceae, Equisetaceae, Cyperaceae. Специфичными для головной части спектра чужеродной фракции являются семейства Amaranthaceae, Onagraceae, Solanaceae и Malvaceae.

Как в аборигенной, так и в чужеродной фракции на долю десяти ведущих семейств приходится около 70–80% видового состава (см. табл. 2, 3). Флоры антропогенно нарушенных территорий характеризуются высокой долей видов в ведущих семействах. А. И. Толмачев (Tolmachev, 1974) подчеркивал, что в головной части семейственно-видовых спектров в экстремальных условиях, как правило, содержится более 60% видового состава флор.

3. Наиболее крупные по числу видов роды в аборигенной и чужеродной фракциях

Сегетальную флору отличает небольшое число многовидовых родов. Количество многовидовых родов в сравниваемых сегетальных флорах невелико, всего по 4–6 родов содержат от 5 и более видов. Так, в аборигенной фракции сегетальной флоры Удмуртии 5 таких родов, Ленинградской области и Алтайском крае – по 4, Вологодской – 3, Новгородской и Ростовской – по 2, а в Свердловской области и Башкирии – только 1 род.

К самому многовидовому роду в аборигенной фракции можно отнести род *Potentilla* L., который представлен максимальным числом видов в сегетальной флоре Алтайского края (10 видов), 5-6-ю видами в других анализируемых сегетальных флорах, кроме Ростовской области, где данный род полностью отсутствует.

На втором месте располагаются роды *Rumex* L. (сегетальная флора Удмуртии) и *Artemisia* L. (сегетальная флора Алтайского края), представленные 7-ю аборигенными видами.

Роды *Veronica* L., *Poa* L. и *Verbascum* L. насчитывают по 6 видов. Род *Veronica* имеет максимальное число видов в сегетальных флорах Удмуртии и Ростовской области, но его нет в сегетальной флоре Алтайского края. Большим числом аборигенных видов род *Poa* представлен в сегетальных флорах Удмуртии и Вологодской области. Род *Verbascum* является многовидовым лишь в сегетальной флоре Ростовской области.

Еще одна группа включает роды, насчитывающие по 5 видов (*Galium* L., *Persicaria* Mill., *Ranunculus* L. и *Plantago* L.). При этом максимальным числом видов род *Galium* представлен в сегетальной флоре Ленинградской области, род *Persicaria* – Вологодской области, род *Ranunculus* – Удмуртии, а род *Plantago* – в сегетальной флоре Алтайского края.

В чужеродной фракции сравниваемых флор многовидовых родов, включающих 5–9 видов, еще меньше. Самый крупный род – *Chenopodium* L., насчитывающий 9 чужеродных видов в сегетальной флоре Алтайского края, по 5 видов в Вологодской области, Удмуртии и Башкирии. На втором месте род *Vicia* L., максимально представленный 5-ю видами лишь в сегетальной флоре Свердловской области. Составы крупных родов аборигенной и чужеродной фракций не совпадают. Только 1 род – *Veronica* – относится к числу многовидовых в составе как аборигенной, так и чужеродной фракций.

4. Дендрограммы сходства рассматриваемых сегетальных флор по разным параметрам

Проведенное нами ранее сравнение полного видового состава сегетальных флор показало, что наиболее близки сегетальные флоры географически близко расположенных регионов: наибольшее сходство выявлено между сегетальными флорами северо-запада европейской части России (Ленинградской, Новгородской и Вологодской областей, KJ = 0,57–0,67), а также Урала и Предуралья (Удмуртии и Свердловской области, KJ = 0,56). Максимально дистанцированы сегетальные флоры Алтайского края и Ростовской области – коэффициент видового сходства не превышает 0,4 (Tretyakova et al., 2020; рис. 1).

Здесь проведено сравнение всего видового состава как аборигенной, так и чужеродной фракций изученных сегетальных флор (рис. 2), а также нами рассмотрено сходство семейственно-видовых (рис. 3) и родовых (рис. 4) спектров этих фракций. Во всех вариантах сравнения нами получены сходные закономерности.

Видовой состав аборигенных растений обнаруживает большее сходство в сегетальных флорах Ленинградской, Новгородской, Вологодской, Свердловской областей и Удмуртской Республики (см. рис. 2а, 3а, 4а). При этом уровень их видового и родового сходства высокий и изменяется от 0,65 до 0,83 и 0,66–0,82 соответственно. Уровень сходства семейственных спектров ожидаемо существенно выше – 0,85–0,90. На наш взгляд, высокое сходство аборигенной фракции данных сегетальных флор можно объяснить их зональным положением – они расположены в бореальной зоне европейской части России и Урала.

Аборигенные фракции в сегетальных флорах Республики Башкортостан, Алтайского края и Ростовской области являются менее сходными с остальными флорами (см. рис. 2а, 3а, 4а). Например, коэффициент видового сходства аборигенной фракции сегетальной флоры Республики Башкортостан не превышает 0,60, Ростовской области – 0,55, Алтайского края – 0,48. Отличия в составе аборигенной фракции рассматриваемых сегетальных флор прослеживаются и на уровне родовых и семейственных спектров. Очевидно, что эти отличия также определяются географическим положением перечисленных сегетальных флор. Они расположены в лесостепной

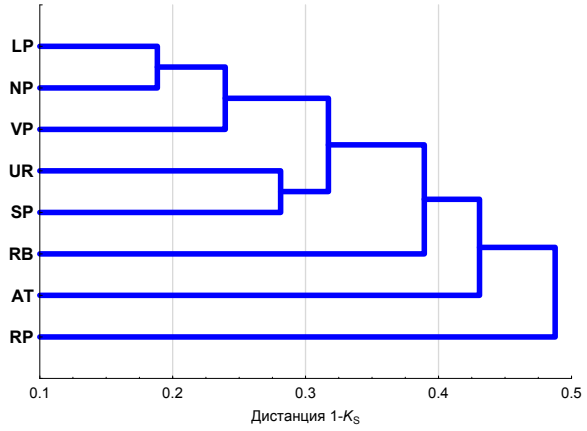
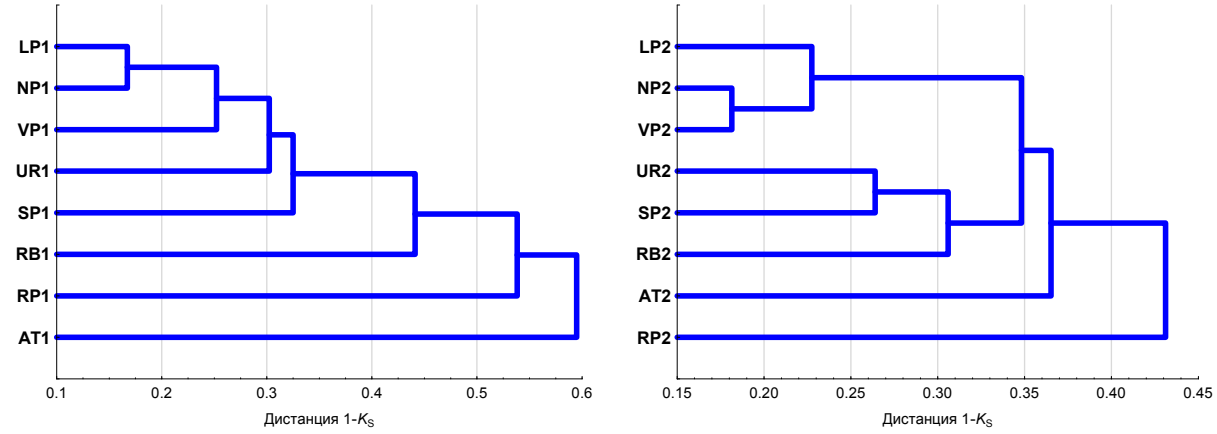
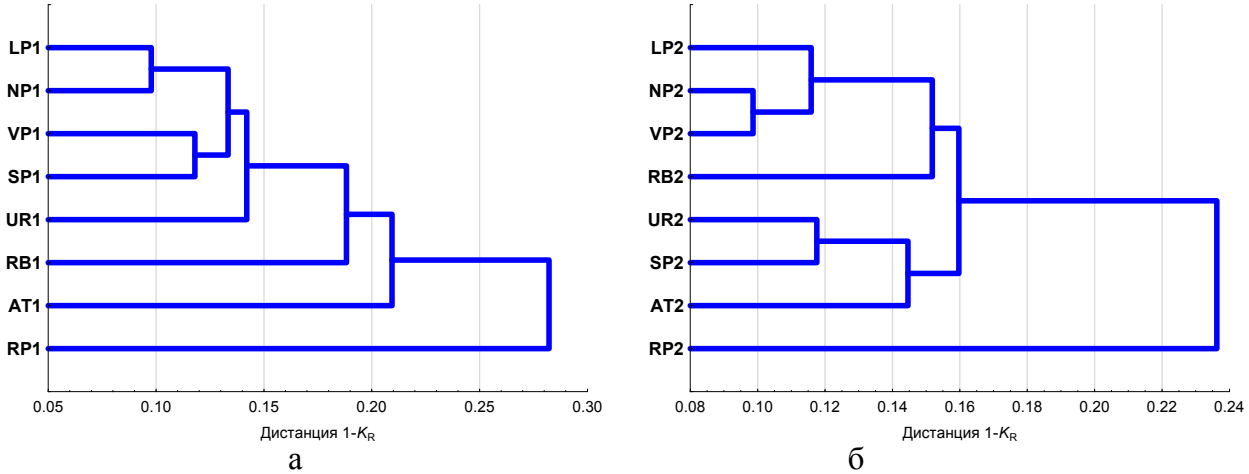


Рис. 1. Дендрограмма сходства видового состава сравниваемых сегетальных флор (индекс Sørensen, K_S)
Figure 1. Dendrogram of similarity in the species composition of the compared segetal floras (Sørensen index, K_S)



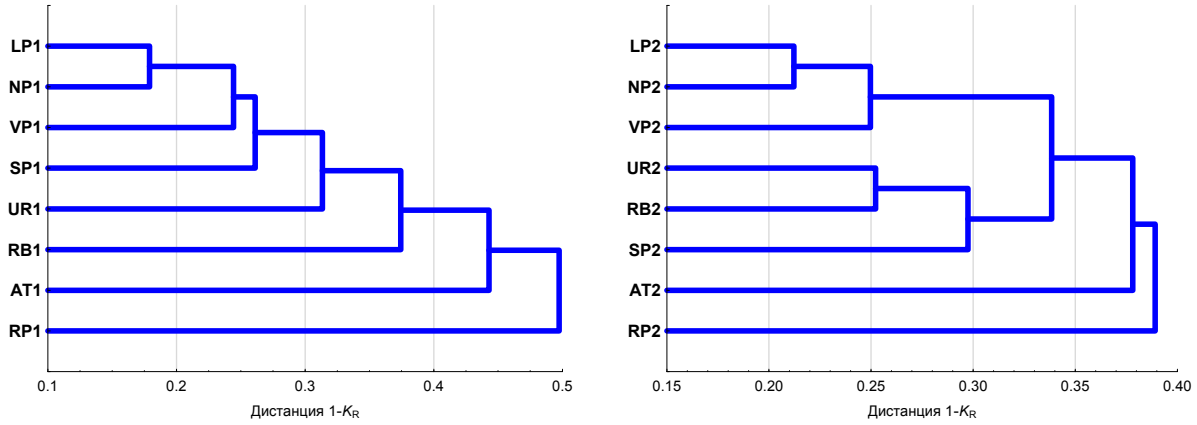
а б

Рис. 2. Дендрограммы сходства видового состава аборигенной (а) и чужеродной (б) фракций сравниваемых сегетальных флор (индекс Sørensen, K_S)
Figure 2. Dendrograms of similarity in the species composition of the native (a) and alien (б) fractions of the compared segetal floras (Sørensen index, K_S)



а б

Рис. 3. Дендрограммы сходства аборигенной (а) и чужеродной (б) фракций сравниваемых сегетальных флор по семейственно-видовым спектрам (индекс Renkonen, K_R)
Figure 3. Dendrograms of similarity in the species composition of the native (a) and alien (б) fractions of the compared segetal floras according to family–species spectra (Renkonen index, K_R)



а б

Рис. 4. Дендрограммы сходства аборигенной (а) и чужеродной (б) фракций сравниваемых сегетальных флор по родовым спектрам (индекс Renkonen, K_R)

Figure 4. Dendrograms of similarity in the genus composition of the native (a) and alien (б) fractions of the compared segetal floras (Renkonen index, K_R)

и степной зонах на юге европейской части РФ, на Урале и в юго-восточной части Западной Сибири.

По сходству видового состава чужеродной фракции сравниваемые сегетальные флоры разделяются на два кластера (см. рис. 2б). Первый включает более северные европейские сегетальные флоры Ленинградской, Новгородской и Вологодской областей. Второй кластер образуют флоры, расположенные на Урале и в Приуралье (Свердловской области, Удмуртской Республике и Республике Башкортостан). К ним, с невысоким уровнем сходства, примыкает флора Алтайского края и, с еще меньшим уровнем сходства, флора Ростовской области (см. рис. 2б). Те же закономерности сохраняются при рассмотрении родовых спектров (см. рис. 4б). По составу семейств чужеродные фракции сегетальных флор обнаруживают высокий уровень сходства друг с другом (0.70–0.90). В то же время сохраняется дистанцированность чужеродной фракции сегетальной флоры Ростовской области (см. рис. 3б).

При этом уровни сходства в аборигенной фракции несколько ниже, чем в чужеродной – 0,58 против 0,65. Это говорит о большей вариабельности видового состава аборигенных растений в сравнении с чужеродными.

Заключение

Таким образом, богатство аборигенных растений в изученных сегетальных флорах несколько выше, чем чужеродных, и насчитывает 137–209 видов, в то время как чужеродная фракция представлена 99–179 видами. Минимальное число как аборигенных, так и чужеродных видов растений отмечено в составе сегетальной флоры Вологодской области, максимальное число аборигенных видов отмечено в составе сегетальной флоры Удмуртской Республики, а чужеродных – Алтайского края. Семейства Asteraceae, Poaceae, Brassicaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Caryophyllaceae, Scrophulariaceae входят в состав головного спектра как аборигенной, так и чужеродной фракций. Структура семейственно-видового спектра чужеродной фракции единообразнее по сравнению с таковой аборигенной фракции.

При сравнении видового состава аборигенной и чужеродной фракций изученных сегетальных флор различных регионов России, а также сравнении семейственных и родовых спектров этих фракций получены сходные закономерности – географически близкие регионы имеют большее сходство сегетальных флор. На наш взгляд, это подтверждает отмеченную ранее зональность в распространении видов сорных растений (Maltsev, 1962; Nikitin, 1983).

Повышение видового сходства чужеродных видов объясняется общей историей развития сельского хозяйства в сравниваемых регионах. Наиболее длительную историю имеет развитие сельского хозяйства Ростовской, Новгородской и Вологодской областей, Башкирии и Удмуртии – здесь земледелие известно с эпохи бронзы, наиболее активно начинает развиваться со средневековья IX–X вв. (Poluektov, 1994; Bakhtizin et al., 2007; Tuganaev V.V., Tuganaev A.V., 2009). Сегетальная флора Свердловской и Ленинградской областей, Алтайского края складывалась с XVII–XVIII вв. (Shadursky, 1991; The history of the Urals…, 2002; Sushkov, Bruleva, 2006; The history of Altai…, 2019). По мнению Е. Н. Синской (Sinskaya, 1969), территории данных регионов (Русская равнина, Западная Сибирь) являются областью влияния Древнего Средиземноморья. Этим можно объяснить высокое сходство основных возделываемых культур – пшеница, просо, гречиха, озимая рожь, а также ячмень, овес. Основное влияние на развитие сельского хозяйства оказало русское население. На начальных этапах русские переселенцы использовали привозной посевной материал (Shadursky, 1991), что способствовало расселению вместе с культурными растениями и сорняков.

Изучение аборигенной и чужеродной фракций сегетальных региональных флор способствует более глубокому пониманию формирования сегетальной флоры в целом и ее связи как с местной флорой данного региона, так и с видами растений из флор отдаленных регионов, пополнение которыми происходило и происходит в результате заноса диаспор с посевным материалом и иными путями.

Выявленные отличия в видовом составе и структуре двух фракций сегетальных флор разных регионов обусловливают необходимость дифференцированного подхода к разработке региональных систем защиты культурных растений, значительно повышая роль фитосанитарного мониторинга и охрану отдельных сегетальных растений.

References / Литература

Bakhtizin N.R., Minniakhmetov I.S., Shcherbakov B.T., Yanguzin R.Z. Agriculture (Zemledeliye). In: *Bashkir Encyclopedia*. *Vol. 3*. Ufa; 2007. p.57-59. [in Russian] (Бахтизин Н.Р., Минниахметов И.С., Щербаков Б.Т., Янгузин Р.З. Земледелие. В кн.: *Башкирская энциклопедия*. *Т. 3*. Уфа; 2007. С.57-59).

Czekanowski J. "Coefficient of racial likeness" und "durchschnittliche Differenz". *Anthropologischer Anzeiger*. 1932;9(3-4):227-249. [in German]

Dice L.R. Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology*. 1945;26(3):297-302. DOI: 10.2307/1932409

Espinosa-García F.J., Villaseñor J.L., Vibrans H. Geographical patterns in native and exotic weeds of Mexico. *Weed Technology*. 2004;18(1):1552-1558. DOI: 10.1614/0890-037X(2004)018[1552:GPINAE]2.0.CO;2

Glemnitz M., Radics I., Hoffmann J., Czimber G. Weed species richness and species composition of different arable field types – A comparative analysis along a climate gradient from south to north Europe. *Journal of Plant Diseases and Protection*. 2006;special issue:577-586.

Holub J., Procházká F. Red list of vascular plants of the Czech Republic – 2000. *Preslia*. 2000;72(2):187-230.

International Plant Names Index (IPNI). The Royal Botanic Gardens, Kew; Harvard University Herbaria; Libraries and Australian National Botanic Gardens; 2021. Available from: http://www.ipni.org [accessed Sept. 30,2021].

Jaccard P. Contribution au problème de l'immigration postglaciaire de la flore Alpine. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles*. 1900;36(136):87-130. DOI: 10.5169/seals-266069 [in French]

Khasanova G.R., Lebedeva M.V., Mirkin B.M., Naumova L.G. Consequences of advances in agricultural technologies for the distribution of segetal plant communities and species in the Republic of Bashkortostan *Russian Journal of Ecology*. 2017;48(5):491-494. DOI: 10.1134/S106741361705006X

Khokhryakov A.P. Taxonomic spectra and their role in comparative floristry (Taksonomicheskiye spektry i ikh rol v sravnitelnoy floristike). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2000;85(5):1-11. [in Russian] (Хохряков А.П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике. *Ботанический журнал*. 2000;85(5):1-11).

Lososová Z., Chytrý M., Cimalová S., Kropáč Z., Otýpková Z., Pyšek P., Tichý L . Weed vegetation of arable land in Central Europe: Gradients of diversity and species composition. *Journal of Vegetation Science*. 2004;15(3):415-422. DOI: 10.1111/j.1654-1103.2004.tb02279.x

Luneva N.N. Weeds and weed flora as the basis for phytosanitary zoning (a review). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(2):139-150. [In Russian] (Лунева Н.Н. Сорные растения и сорная флора как основа фитосанитарного районирования (обзор). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(2):139-150). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-139-150

Luneva N.N., Bochkarev D.V., Nikolskiy A.N. Distribution of weed plants in regions (in Republic of Mordovia and Leningrad region as examples). *Plant Protection News*. 2017;1(91):33-38. [in Russian] (Лунева Н.Н., Бочкарев Д.В., Никольский А.Н. Распространение сорных растений в регионах (на примере Республики Мордовия и Ленинградской области). *Вестник защиты растений*. 2017;1(91):33-38).

Luneva N.N., Mysnik E.N. Ecological and geographical approach in predicting the species composition of weeds. *Journal of Plant Protection and Quarantine*. 2014;(8):20-23. [in Russian] (Лунева Н.Н., Мысник Е.Н. Эколого-географический подход в прогнозировании видового состава сорных растений. *Защита и карантин растений*. 2014;(8):20-23).

Maltsev A.I. Weedy vegetation in the USSR and measures to combat it (Sornaya rastitelnost SSSR i mery borby s ney). Moscow; Leningrad: Selkhozgiz; 1962. [in Russian] (Мальцев А.И. Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. Москва; Ленинград: Сельхозгиз; 1962).

Naumova L.G., Mirkin B.M., Muldashev A.A., Martynenko V.B., Yamalov S.M. Flora and vegetation of Bashkortostan (Flora i rastitelnost Bashkortostana). Ufa: Bashkir State Pedagogical University; 2011. [in Russian] (Наумова Л.Г., Миркин Б.М., Мулдашев А.А., Мартыненко В.Б., Ямалов С.М. Флора и растительность Башкортостана. Уфа: Башкирский государственный педагогический университет; 2011).

Nikitin V.V. Weedy species in the flora of the USSR (Sornye rasteniya flory SSSR). Leningrad: Nauka; 1983. [in Russian] (Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Ленинград: Наука; 1983).

Pal R.W., Pinke G., Botta-Dukát Z., Campetella G., Bartha S., Kalocsai R. et al. Can management intensity be more important than environmental factors? A case study along an extreme elevation gradient from central Italian cereal fields. *Plant Biosystems*. 2013;147(2):343-353. DOI: 10.1080/11263504.2012.753485

Palkina T.A. Tendencies of dynamics of segetal flora of the Ryazan region. *Herald of Ryazan State Agrotechnological University named after P.A. Kostychev*. 2011;4(12):15-19. [in Russian] (Палкина Т.А. Тенденции динамики сегетальной флоры Рязанской области. *Вестник Рязанского государственного агротехнологического университета им. П.А. Костычева*. 2011;4(12):15-19).

Pesenko Yu.A. Principles and methods of quantitative analysis in faunal research (Printsipy i metody kolichestvennogo analiza v faunisticheskikh issledovaniyakh). Moscow: Nauka; 1982. [in Russian] (Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. Москва: Наука; 1982).

Petit S., Boursault A., Le Guilloux M., Munier-Jolain N., Reboud X. Weeds in agricultural landscapes. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 2011;31(2):309-317. DOI: 10.1051/agro/2010020

Poluektov E.V. From the history of agriculture on the Don (Iz istorii zemledeliya na Donu). Novocherkassk; 1994. [in Russian] (Полуэктов Е.В. Из истории земледелия на Дону. Новочеркасск; 1994).

Renkonen O. Statistisch-ökologische Untersuchungen über die terrestrische Käferwelt der finnischen Bruchmoore. *Annales Botanici Societatis Zoologicae-Botanicae Fennicae Vanamo*. 1938;6(1):1-231. [in German]

Shadursky V.I. Folk experience in agriculture of the Trans-Urals in the 17th – early 18th century (Narodny opyt zemledeliya Zauralya v XVII – nachale XVIII veka). Sverdlovsk; 1991. [in Russian] (Шадурский В.И. Народный опыт земледелия Зауралья в XVII – начале XVIII века. Свердловск; 1991).

Sinskaya E.N. Historical geography of cultivated flora. (Istoricheskaya geografiya kulturnoy flory). Lenin-

grad: Kolos; 1969. [in Russian] (Синская Е.Н. Историческая география культурной флоры. Ленинград: Колос; 1969).

Sørensen T. A new method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish commons. *Biologiske Skrifter / Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab*. 1948;5(4):1-34.

Sushkov S.F., Bruleva M.V. Agrarian development in Saint Petersburg region in the XIX century. *Izvestia: Herzen University Journal of Humanities and Sciences*. 2006;6(16):163-179. [in Russian] (Сушков С.Ф., Брулева М.В. Аграрное развитие Санкт-Петербургской губернии в XIX веке. *Известия Российского государственного педагогического университета им. А.И. Герцена*. 2006;6(16):163-179).

Takhtajan A.L. Magnoliofite system (Sistema magnoliofitov). Leningrad: Nauka; 1987. [In Russian] (Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Ленинград: Наука; 1987).

The history of Altai: in 3 volumes. Vol. 2: Altai at the end of the 17th – beginning of the 20th century (Istoriya Altaya: v 3-kh t. T. 2. Altay v kontse XVII – nachale XX v.). Barnaul: Altai University; Belgorod: Constanta; 2019. [in Russian] (История Алтая: в 3-х т. Т. 2: Алтай в конце XVII – начале XX в. Барнаул: Алтайский университет; Белгород: Константа; 2019).

The history of the Urals from ancient times to the end of the 19th century (Istoriya Urala s drevneyshikh vremen do kontsa XIX mю). Yekaterinburg: Ural University; 2002. [in Russian] (История Урала с древнейших времен до кона XIX в. Екатеринбург: Уральский университет; 2002).

Tolmachev A.I. Introduction to the geography of plants (Vvedeniye v geografiyu rasteniy). Leningrad: Leningrad State University; 1974. [in Russian] (Толмачев А.И. Введение в географию растений. Ленинград: Ленинградский государственный университет; 1974).

Tretyakova A.S., Baranova O.G., Luneva N.N., Terekhina T.A., Yamalov S.M., Lebedeva M.V., Khasanova G.R., Grudanov N.Yu. Segetal flora of some regions of Russia: characteristics of the taxonomic structure. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(2):123-133. [in Russian] (Третьякова А.С., Баранова О.Г., Лунева Н.Н., Терехина Т.А., Ямалов С.М., Лебедева М.В., Хасанова Г.Р., Груданов Н.Ю. Сегетальная флора некоторых регионов России: характеристика таксономической структуры. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(2):123-133). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-2-123-133

Tretyakova A.S., Kondratkov P.V. Dynamics of the segetal species composition in the Sverdlovsk region. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2018;103(12):1607-1622. [In Russian] (Третьякова А.С., Кондратков П.В. Изменения видового состава сегетальных растений Свердловской области. *Ботанический журнал*. 2018;103(12):1607-1622). DOI: 10.1134/S0006813618120086

Tuganaev V.V. Changes in the composition of the most common weed components of agrophytocenoses in Tatarstan over the past 40–50 years (Izmeneniye sostava naiboleye rasprostranennykh sornykh komponentov agrofitotsenozov Tatarii za posledniye 40–50 let). *Botanicheskii zhurnal = Botanical journal*. 1970;55(12):1820-1822. [in Russian] (Туганаев В.В. Изменение состава наиболее распространенных сорных компонентов агрофитоценозов Татарии за последние 40–50 лет. *Ботанический журнал*. 1970;55(12):1820-1822).

Tuganaev V.V., Tuganaev A.V. Agroecosystems of the Ante-Urals and the Middle Volga: from the beginning of agriculture to the present (Agroekosistemy Preduralya i Srednego Povolzhya: ot nachala zemledeliya do sovremennosti). *Byulleten botanicheskogo sada Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of the Botanical Garden of Saratov State University*. 2009;(8):25-46. [in Russian] (Туганаев В.В., Туганаев А.В. Агроэкосистемы Предуралья и Среднего Поволжья: от начала земледелия до современности. *Бюллетень ботанического сада Саратовского государственного университета*. 2009;(8):25-46).

Ulyanova T.N. Weeds in the flora of Russia and neighboring states (Sornye rasteniya vo flore Rossii i sopredelnykh gosudarstv). Barnaul: Azbuka; 2005. [in Russian] (Ульянова Т.Н. Сорные растения во флоре России и сопредельных государств. Барнаул: Азбука; 2005).

Van Elsen T. Species diversity as a task for organic agriculture in Europe. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2000;77(1):101-109. DOI: DOI:10.1016/S0167-8809(99)00096-1

Zverev A.A. Information technologies in the studies of vegetation (Informatsionnye tekhnologii v issledovaniyakh rastitelnogo pokrova). Tomsk: TML-Press; 2007. [in Russian] (Зверев А.А. Информационные технологии в исследованиях растительного покрова: Томск: ТМЛ-пресс; 2007).

Информация об авторах

Ольга Германовна Баранова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2, OBaranova@binran.ru, https://orcid.org/0000-0002-2964-0832

Алена Сергеевна Третьякова, доктор биологических наук, профессор, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, 620003 Россия, Екатеринбург, ул. Мира, 19, Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук, 620144 Россия, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а, alyona.tretyakova@urfu.ru, https://orcid.org/ 0000-0001-8735-4482

Наталья Николаевна Лунева, кандидат биологических наук, руководитель сектора, Всероссийский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, natalja.luneva2010@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-7972-6362

Андрей Анатольевич Зверев, кандидат биологических наук, доцент, Национальный исследовательский Томский государственный университет, 634050 Россия, Томск, пр. Ленина, 36, старший научный сотрудник, Центральный сибир-

ский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук, 630090 Россия, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, ibiss@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-4394-4605

Павел Вячеславович Кондратков, кандидат биологических наук, ассистент департамента, Уральский федеральный университет имени первого Президента России Б.Н. Ельцина, 620003 Россия, Екатеринбург, ул. Мира, 19, pavel.kondratkov@urfu.ru, https://orcid.org/0000-0001-6472-5455

Татьяна Александровна Терехина, доктор биологических наук, профессор, Алтайский государственный университет, 656049 Россия, Барнаул, ул. Ленина, 61, kafbotasu@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0807-1551

Гульназ Римовна Хасанова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Башкирский научно-исследовательский институт сельского хозяйства Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, 450059 Россия, Уфа, ул. Рихарда Зорге, 19, gulnazrim@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-5971-9680

Сергей Маратович Ямалов, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, 450080 Россия, Уфа, ул. Менделеева, 195/3, yamalovsm@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7052-522X

Мария Владимировна Лебедева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Южно-Уральский ботанический сад-институт Уфимского федерального исследовательского центра Российской академии наук, 450080 Россия, Уфа, ул. Менделеева, 195/3, lebedevamv@mail.ru, https://orcid.org/ 0000-0002-5020-527X

Information about the authors

Olga G. Baranova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, OBaranova@binran.ru, https://orcid.org/0000-0002-2964-0832

Alyona S. Tretyakova, Dr. Sci. (Biology), Professor, Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, 19 Mira St., Yekaterinburg 620003, Russia, Botanical Garden, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202a 8 Marta St., Yekaterinburg 620144, Russia, alyona.tretyakova@urfu.ru, https://orcid.org/ 0000-0001-8735-4482

Natalya N. Luneva, Cand. Sci. (Biology), Head of a Sector, All-Russian Research Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Highway, Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, natalja.luneva2010@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-7972-6362

Andrey A. Zverev, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor Tomsk State University, 36 Lenina Ave, Tomsk 634050, Russia, Senior Researcher Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 101 Zolotodolinskaya St., Novosibirsk 630090, Russia, ibiss@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-4394-4605

Pavel V. Kondratkov, Cand. Sci. (Biology), Department Assistant, Ural Federal University named after the first President of Russia B.N. Yeltsin, 19 Mira St., Yekaterinburg 620003, Russia, pavel.kondratkov@urfu.ru, https://orcid.org/0000-0001-6472-5455

Tatyana A. Terekhina, Dr. Sci. (Biology), Professor, Altai State University, 61 Lenina ST., Barnaul 656049, Russia, kafbotasu@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0807-1551

Gulnaz R. Khasanova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Bashkir Research Institute of Agriculture, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, 19 Rikharda Zorge St., Ufa 450059, Russia, gulnazrim@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-5971-9680

Sergey M. Yamalov, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendeleeva St., Ufa 450080, Russia, yamalovsm@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7052-522X

Mariya V. Lebedeva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, South-Ural Botanical Garden-Institute, Ufa Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, 195/3 Mendeleeva St., Ufa 450080, Russia, lebedevamv@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-5020-527X

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 06.09.2021; одобрена после рецензирования 14.02.2022; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 06.09.2021; approved after reviewing on 14.02.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 634.723.1:581.162. 41:631.526.325
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-188-198

CC BY

Пыльца представителей рода *Pterocarya* (Juglandaceae), произрастающих в естественных местообитаниях и в условиях Санкт-Петербурга

О. А. Гаврилова, Г. А. Фирсов, Д. А. Горнов, А. Н. Семенов, А. В. Волчанская

Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия,

Автор, ответственный за переписку: Ольга Анатольевна Гаврилова, gavrilova@binran.ru

Актуальность. Сравнительно-палиноморфологическое исследование естественно произрастающих и интродуцированных представителей лапин позволит выявить таксономическое значение морфологических признаков пыльцы рода и особенности пыльцы культивируемых растений. Охарактеризованы качество пыльцевого материала и интродукционный потенциал растений из Ботанического сада БИН РАН.
Материалы и методы. Пыльцевые зерна изучены с помощью светового, конфокального лазерного сканирующего и сканирующего электронного микроскопов. Фертильность определяли стандартным ацетокарминовым методом.
Результаты. Впервые проведено сравнение морфологии пыльцы культивируемых и обитающих в естественных условиях растений этого рода. Фертильность пыльцевых зерен у всех изученных образцов, за исключением *Pterocarya fraxinifolia* (Lam.) Spach, очень высокая, в основном более 90%. Фертильность зерен *P. fraxinifolia* в разные годы варьирует от 28 до 73%, что является низким или средним показателем качества пыльцы. В результате изучения 12 образцов выявлено, что пыльцевые зерна пяти таксонов сплющенные, средних размеров, 21–45 мкм в диаметре, 4–8-поровые, поры расположены вблизи экватора. Скульптура микрошипиковатая. У *P. fraxinifolia* обнаружены мелкие пыльцевые зерна, а также зерна с бугорчатой поверхностью, в нераспавшихся тетрадах и диадах. Приведены данные об интродукции рода в Санкт-Петербурге.
Заключение. Палинономофологическая характеристика является диагностической для рода *Pterocarya* Kunth. Пыльца птерокарий хорошо отличима от других ветроопыляемых таксонов, однако точные определения видов по пыльце с целью спорово-пыльцевого анализа невозможны. Морфологически наиболее разнообразны зерна низкофертильного образца *P. fraxinifolia*. Ограниченная возможность семенного размножения *P. fraxinifolia*, вероятно, связана с низкой фертильностью пыльцы у интродуцированного экземпляра. Качество пыльцы произрастающих в культуре *P. rhoifolia* Siebold et Zucc. и *P. stenoptera* DC. высокое.

Ключевые слова: спородерма, фертильность, лапина, репродукция, интродукция

Благодарности: работа выполнена с использованием дендроколлекции Ботанического сада Петра Великого БИН РАН и на оборудовании ЦКП «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках государственного задания № АААА-А18-118031690084-9 и № АААА-А18-118032890141-4 БИН РАН.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Гаврилова О.А., Фирсов Г.А., Горнов Д.А., Семенов А.Н., Волчанская А.В. Пыльца представителей рода *Pterocarya* (Juglandaceae), произрастающих в естественных местообитаниях и в условиях Санкт-Петербурга. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):188-198. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-188-198

© Гаврилова О.А., Фирсов Г.А., Горнов Д.А., Семенов А.Н., Волчанская А.В., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-188-198

Pollen of *Pterocarya* (Juglandaceae) representatives from natural habitats and St. Petersburg environments

Olga A. Gavrilova, Gennady A. Firsov, Daniil A. Gornov, Andrey N. Semenov, Alexandra V. Volchanskaya

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Olga A. Gavrilova, gavrilova@binran.ru

Background. Comparative palynomorphological studies of naturally occurring and introduced *Pterocarya* Kunth representatives reveal the taxonomic significance of pollen morphological features and pollen characters of cultivated plants. The quality of pollen material and the potential of the plants from the Botanical Garden of BIN RAS for introduction are characterized.
Materials and methods. Pollen grains were investigated using light, confocal laser scanning and scanning electron microscopes. Fertility was assessed using the standard acetocarmine method.
Results. Comparison of pollen morphology in cultivated and naturally growing plants of this genus was made for the first time. Pollen fertility of two cultivated species (*Pterocarya rhoifolia* Siebold et Zucc., and *P. stenoptera* DC.) was very high, generally over 90%. Fertility of *P. fraxinifolia* (Lam.) Spach grains varied from 28 to 73% in different years, which is a low or medium level of pollen quality.
Morphologically, pollen grains of all 12 specimens from five taxa are flattened, medium sized, 21–45 μm in diameter, with 4–8 pores; pores are located mainly at or near the equator. The pores are round or oval, with a limbus. Exine is three-layered, thickened near the pore. The sculpture is microechinate. The low-fertile *P. fraxinifolia* specimen contains small pollen grains, as well as grains in tetrads and dyads. The data on the introduction of the genus in St. Petersburg are presented.
Conclusion. The palynonomophological description is diagnostic for the genus *Pterocarya*. The *Pterocarya* pollen is well distinguishable from other wind-pollinated taxa; however, species identification by pollen for spore-pollen analysis is not practicable. Morphologically, the most diverse are the grains of the low fertile specimen *P. fraxinifolia*. The limited possibility of seed propagation of *P. fraxinifolia* is probably explained by low pollen fertility. The pollen quality of the introduced *P. rhoifolia* and *P. stenoptera* is high.

Keywords: sporoderm, fertility, reproduction, introduction

Acknowledgements: the study was carried out on the equipment of the Core Resource Center "Cellular and molecular technique for plant and fungi investigation" of BIN RAS, using the dendrocollection of the Botanical Garden of Peter the Great, BIN RAS, within the framework of State Task No. AAA-A18-118031690084-9 of the Komarov Botanical Institute of the RAS.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Gavrilova O.A., Firsov G.A., Gornov Д.A., Semenov A.N., Volchanskaya A.V. Pollen of *Pterocarya* (Juglandaceae) representatives from natural habitats and St. Petersburg environments.*Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):188-198. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-188-198

Введение

Небольшой род лапина (*Pterocarya* Kunth) входит в трибу Juglandeae Rchb. подсемейства Juglandoideae Eaton семейства Juglandaceae DC. ex Perleb (Kudryashova, Tatanov, 2012), которое является реликтом мелового периода. *Pterocarya* – род листопадных быстрорастущих деревьев с бороздчатой корой, средних или крупных размеров, до 35–40 м высотой.

Мужские и женские соцветия лапин раздельные. Сережки – 15–45 см длиной, иногда достигают 50–60 см, с 20–80 плодами. Плод – двукрылый орешек, разделенный на 4 части (Kozlowski et al., 2018). Размножение осуществляется преимущественно семенами, но для селекционных клонов не обойтись без вегетативного размножения. Некоторые виды можно размножать летними полуодревесневшими черенками при использовании гормонов роста (Grimshaw, Bayton, 2009), для других возможно размножение отводками и отпрысками.

По разным оценкам, число видов лапин варьирует от шести (Rix, 2007; Kozlowski et al., 2018) до десяти (Manning, 1978). Деление внутри рода на секции очень сильно различалось у разных авторов, но к 50-м годам XX века уже было принято деление рода на основании строения соцветий, что позволило выделить две секции: *Eupterocarya* Rehder & E.H. Wilson (*P. pterocarpa* (Michx.) Kunth, *P. hupehensis* Skan, *P. stenoptera* DC., *P tonkinensis* Dode, *P. serrata* C.K. Schneider) и *Chlaenopterocarya* Rehder & E.H. Wilson (*P. rhoifolia* Siebold et Zucc., *P. insignis* Rehder & E.H. Wilson, *P. forrestii* W.W. Smith, *P. delavayi* Franch., *P. macroptera* Batalin) (Iljinskaya, 1953).

На сегодняшний день род подразделяют на шесть видов, которые входят в две секции: *Pterocarya* DC (*P. fraxinifolia* (Lam.) Spach, *P. stenoptera*, *P. hupehensis*) и *Platyptera* Nagel (*P. macroptera*, *P. rhoifolia* и *P. tonkinensis* (Franch.) Dode.) (Rix, 2007; Kudryashova, Tatanov, 2012; Kozlowski et al., 2018; Nakano, Sakio, 2020).

Род имеет разорванный ареал: пять видов встречаются в Восточной Азии, а один вид произрастает в Западной Азии. Наибольшее распространение рода отмечено в Китае (4-5 видов, из них 2 эндемика: *P. hupehensis* и *P. macroptera*). Самый большой ареал имеет *P. stenoptera*: от юга Китая, Вьетнама и Тайваня до Корейского полуострова. *P. tonkinensis* встречается в южной части китайской провинции Юньнань, в Лаосе и Вьетнаме, а *P. rhoifolia* растет исключительно в Японии, доходя до Хоккайдо на севере. *Pterocarya fraxinifolia* – единственный вид, встречающийся в Западной Евразии (Закавказье), спорадически представленный в Турции, Грузии, Азербайджане и Иране.

Северная широта распространения рода достигается *P. fraxinifolia* (около 43,5° с. ш.), а южная – *P. tonkinensis* (около 17° с. ш.) (Rix, 2007; Kozlowski et al., 2018). Самые древние плоды представителей рода датируются ранним олигоценом (34–28 млн лет) Северной Америки (Manos et al., 2007). Найденные хорошо задокументированные ископаемые остатки свидетельствуют, что в прошлом представители этого таксона были распространены (значительно) шире. Изучение пыльцы таких представителей представляет особый интерес для палеогеографии и палеоэкологии, поскольку часто пыльцевые зерна оказываются единственными остатками растений в отложениях. Используя в том числе и палинологические данные, Y. G. Song et al., (2021) привели карты широкого распространения лапин в различные климатические периоды прошлого и смоделировали подходящую для *P. fraxinifolia* область распространения в будущем (2070 г.) Аэробиологические исследования также невозможны без морфологических описаний пыльцы широко распространяемых таксонов.

В Восточной Азии виды лапин являются типичными представителями влажных прибрежных лесов, растущих вдоль берегов рек и ручьев; также они встречаются и на высотах до 3500 м н. у. м. *Pterocarya tonkinensis* оказывается самым термофильным представителем рода. Ареалы других видов так или иначе заходят в зоны с неустойчивым снежным покровом (*P. macroptera* и *P. hupehensis*) или в зоны с ежегодным устойчивым зимним снежным покровом (*P. fraxinifolia*, *P. stenoptera*, *P. rhoifolia*). *Pterocarya rhoifolia* произрастает в прохладно-умеренных прибрежных лесах Японии, в основном на высотах 600–1600 м н. у. м. Этот вид выдерживает высокий и продолжительный снежный покров. В Закавказье и Иране *P. fraxinifolia* обитает вдоль водотоков и оврагов, в лесах, поднимаясь вдоль горных ручьев до высоты 1200 м н. у. м. (Rix, 2007; Kozlowski et al., 2018). Также представители вида встречаются и на территории России: в Краснодарском крае и Дагестане (вид включен в Красную книгу Российской Федерации).

Четыре вида хорошо освоены в культуре. Наиболее известны в Европе *P. fraxinifolia* с Кавказа и *P. stenoptera* из Китая (Grimshaw, Bayton, 2009). Их гибрид *P.* × *rehderiana* C.K. Schneid. тоже часто встречается и образует великолепное дерево (хотя недостатком при этом является обилие отпрысков). В европейских странах с подходящим климатом *P. fraxinifolia* образует роскошные деревья. По мнению W.J. Bean (1976), ни одно дерево с перистыми листьями не может сравниться с лапиной по своей величественности и красоте. *Pterocarya hupehensis* и *P. rhoifolia* менее известны, но достаточно подробно описаны в работах W. J. Bean (1976) и G. Krussmann (1986). Оставшиеся виды, а это *P. macroptera* (с тремя разновидностями) и *P. tonkinensis*, охарактеризованы в работе J. Grimshaw и R. Bayton (2009), посвященной результатам интродукции новых видов деревьев в европейскую культуру в последние годы. Виды рода широко культивируются в Европе и Азии в качестве декоративного элемента при озеленении территорий.

Cyclocarya paliurus (Batal.) Iljinsk. раньше относилась к роду лапина (*P. paliurus* Batal.). Этот таксон отличается от других видов птерокарий круглыми плодами и некоторыми другими морфологическими особенностями, в том числе особенностями строения трех-четырех-поровых пыльцевых зерен (Iljinskaya, 1953). Эти деревья высотой до 27 м происходят из Центрального и Южного Китая. В Ботаническом саду БИН РАН вид испытания не проходил.

Пыльцу представителей рода *Pterocarya* изучали в основном в 50–60-х гг. XX в. с применением светового микроскопа (СМ): G. Erdtman (1952), И. А. Ильинская (Iljinskaya 1953), Л. А. Куприянова (Kupriyanova 1965), A. Stachurska (1961), D. R. Whitehead (1965). Обработка материала проводилась разными методами: щелочным фон Поста (Iljinskaya, 1953; Whitehead, 1965), ацетолизным (Erdtman, 1952; Kupriyanova, 1965; Stachurska, 1961). Размеры ископаемых пыльцевых зерен зависят от отложений, в которых они были захоронены, и от выбранной методики обработки материала (Iljinskaya, 1953). С помощью сканирующего микроскопа (СЭМ) пыльца была изучена J. A. Bos и W. Punt (1991).

Пыльцевые зерна ореховых отличимы от пыльцы представителей других таксонов, они хорошо сохраняются в осадках разного генеза, а их встречаемость в спо-

рово-пыльцевых спектрах имеет огромное значение в стратиграфических и палеогеографических исследованиях. Пыльцевые зерна птерокарий поровые, среднего размера, поры расположены в основном по экватору; более всего похожи на зерна представителей рода *Juglans* L. Пыльца этих таксонов отличается друг от друга размерами, числом пор, наличием гетерополярности (Whitehead, 1965). D. R. Whitehead (1965) указывал, что адекватную оценку пыльцы необходимо проводить, основываясь на большом количестве материала, отобранном как из коллекций (гербариев), так и из живой природы для минимизации влияния нестандартных климатических ситуаций на результаты исследования. Также необходимо учитывать флюктуации различных климатических параметров.

Нами изучены пыльцевые зерна 12 образцов, относящихся к четырем видам, и внутрисекционного гибрида. *Целью данной работы* являлось сравнительно-палиноморфологическое изучение и определение качества пыльцевого материала представителей рода *Pterocarya*, произрастающих на территории Ботанического сада Петра Великого Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН) и представляющих интерес для озеленения городских территорий. Описаны возможности и результаты интродукции рода в Санкт-Петербурге. Палиноморфологические исследования проведены и на гербарном материале, полученном из естественных условий произрастания рода и хранящемся в Гербарии БИН РАН (LE) и в гербарии г. Киото (Япония) (KYO).

Материалы и методы

Морфологию пыльцы изучали в лаборатории палинологии БИН РАН. Для исследования с помощью СМ пыльцевые зерна обрабатывали по стандартному ацетолизному методу (Erdtman, 1952). Исследования на конфокальном лазерном сканирующем (КЛСМ) LSM-780 и СЭМ JEOL JSM- 6390 микроскопах проводили в Центре коллективного пользования БИН РАН; микроскопические исследования – в лаборатории палинологии БИН РАН с помощью СМ Микмед-6 при увеличениях 20 × 10, 40 × 10 и 100 × 10. При исследовании на КЛСМ использовали методику О. А. Гавриловой (Gavrilova et al, 2018). Измерения и статистическая обработка проводились по светооптическим изображениям не менее 20 пыльцевых зерен каждого образца с помощью компьютерной программы ImajeJ. Процентное содержание зерен с разным количеством пор у каждого вида считали по оптическим препаратам, наблюдая не менее 50 пыльцевых зерен на образец.

Фертильность пыльцевых зерен изучали с помощью традиционного ацетокарминового метода. Для определения процента фертильных и стерильных пыльцевых зерен проводили подсчет числа зерен не менее чем в 10 полях зрения (Pausheva, 1988).

Для оценки интродукционного потенциала оценивали всхожесть семян (%) и размеры сеянцев первого года жизни.

Исследования качества и морфологии зерен проводили на шести экземплярах из коллекции нативного материала представителей рода, произрастающих на территории Ботанического сада БИН РАН. Сбор пыльцевого материала производили в период активной фазы цветения во второй половине мая – начале июня. Качество пыльцы на *P. rhoifolia* (участок 82, питомник) и *P. fraxinifolia* (участок 52) исследовалось в течение трех лет, с 2018 по 2020 г. Фертильность других образцов определяли в 2019 г.

Для сравнения морфологических параметров зерен были изучены еще шесть образцов: три образца из гербария БИН РАН (LE) и три образца из гербария Университета г. Киото (Япония) (KYO). Итого для исследования были использованы следующие 12 образцов: **Секция *Pterocarya***: ***P. fraxinifolia*** (syn. *P. caucasica* C.A. Mey, *P. pterocarpa* Kunth ex I. Iljinsk.): 1) *P. fraxinifolia* (Ботанический сад БИН РАН, участок 52); 2) *P. caucasica* Herb Fisher, 1948, det. I. Iljinskaya (LE); 3) *P. caucasica* (*P. pterocarpa*) Persia, Herb Fisher, 1918 (LE); ***P. stenoptera***: 4) *P. stenoptera* (Ботанический сад БИН РАН, участок 9); 5) *P. stenoptera*: Japan, Loc. Honshu, Pref. Hyogo: Tsurukabuto, Nada-ku, Kobe City, N. Fukuoka, 18.04.1978, N 9531 (KYO); ***P. × rehderiana***: 6) *P. × rehderiana* Абхазская АССР, Сухумский бот. сад, И. А. Ильинская, 07.04.1947 (LE); **Секция *Platyptera***: ***P. rhoifolia***: 7) *P. rhoifolia* (Ботанический сад БИН РАН, участок 82, питомник); 8) *P. rhoifolia* (Ботанический сад БИН РАН, участок 85); 9) *P. rhoifolia* (Ботанический сад БИН РАН, участок 145); 10) *P. rhoifolia* (Ботанический сад БИН РАН, участок 94); 11) *P. rhoifolia*: Japan, Loc. Honshu, Pref. Kyoto: NW foot of the Mt. Tokin, Yukutani, Koyaoka-cho, Ayabe shi, S. Tsugaru & T. Takahashi, 17.05.1993, N 17820 (KYO); ***P. macroptera***: 12) *P. macroptera*: Japan, N 4 (KYO).

Результаты

Фертильность пыльцевых зерен лапин, произрастающих в Ботаническом саду Петра Великого БИН РАН, колеблется от низкой у *P. fraxinifolia* (рис 1, c, d) в отдельные годы до высокой у *P. rhoifolia* (рис. 1, a, b). Результаты исследования изученных экземпляров представлены в таблице 1.

Фертильными считаем окрашенные пыльцевые зерна (рис. 1, a–d), заполненные клеточным содержимым.

Из таблицы 1 следует, что у образцов обнаружен в основном очень высокий процент фертильных зерен (более 90%.). Только у одного образца *P. rhoifolia* с участка 94 фертильность чуть ниже, почти 80%. Выделяется низкой фертильностью *P. fraxinifolia*, в 2018 и 2020 г. фертильность составила 28–30%, но в 2019 г. количественные показатели были средние – 73%. Зерна образца *P. fraxinifolia* также несколько отличаются по морфологическому строению и показывают наибольший разброс размеров пыльцы (рис. 1, g).

По образцам *P. rhoifolia* и *P. fraxinifolia* проведено сравнение фертильности пыльцы в верхней, средней и нижней третях соцветий во время активной фазы цветения. Исследование показало, что существенная разница в содержании фертильных зерен в разных частях соцветия (в верхней трети, в середине и в нижней трети) отсутствует, как и какие-либо особенности морфологического строения.

Общее описание пыльцевых зерен рода *Pterocarya* (рис. 1–3). Пыльцевые зерна представителей рода *Pterocarya* сплющенные, поровые, число пор обычно 6 (рис. 2, b; рис. 3, a, j) или 7 (рис. 2, c; рис. 3, b–d, i), однако встречаются редко 4- (рис. 2, a), 5- (рис. 3, a, e) или 8-поровые зерна; в очертании с полюса 4-5-6-7-угольно-округлые, с куполовидными апертурами; с экватора широкоовальные; среднего размера, полярная ось варьирует от 21 до 34 мкм, экваториальный диаметр – 26–45 мкм. Поры расположены в основном на экваторе, иногда одна пора более или менее сдвинута в сторону полюса или

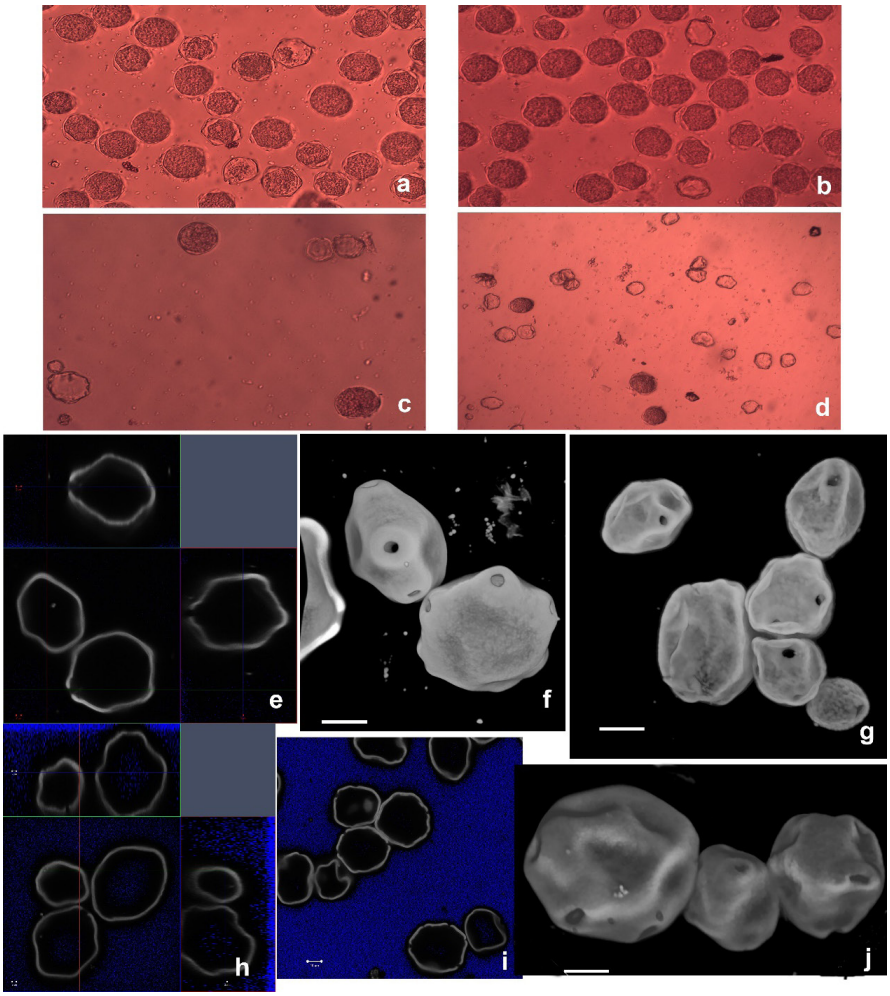


Рис. 1. Пыльцевые зерна видов рода *Pterocarya* Kunth из Ботанического сада БИН РАН:
a, b, e, f – *P. rhoifolia*; **c, d, g, h** – *P. fraxinifolia*; **i, j** – *P. stenoptera*; **a–d** – окрашенные ацетокармином фертильные и неокрашенные стерильные пыльцевые зерна в четырех полях зрения, СМ, 1-3 × 400, 4 × 200; КЛСМ: **f, g, j** – общий вид групп реконструированных пыльцевых зерен, **e, h** – "ortho"-режим (проекция трехмерных объектов на двумерную поверхность), показывающие оптический срез и две его проекции;
i – оптический срез через оболочку пыльцевого зерна.
Масштабная линейка: **e, h** – 2 мкм; **f, g, i, j** – 10 мкм

Fig. 1. Pollen grains of *Pterocarya* Kunth species from the Botanical Garden of BIN RAN:
a, **b**, **e**, **f** – *P. rhoifolia*; **c**, **d**, **g**, **h** – *P. fraxinifolia*; **i**, **j** – *P. stenoptera*; **a–d** – acetocarmine-stained fertile and unstained sterile pollen grains in four fields of vision, LM, 1-3 × 400, 4 × 200; CLSM: **f**, **g**, **j** – general view of groups of reconstructed pollen grains, **e**, **h** – "ortho" mode (projection of three-dimensional objects onto a two-dimensional surface), showing an optical section and two projections; **i** – optical section of pollen grains.
Scale bar: **e, h** – 2 μm; **f, g, i, j** – 10 μm

Таблица 1. Фертильность пыльцевых зерен образцов рода лапина (*Pterocarya* Kunth) из Ботанического сада БИН РАН

Table 1. Pollen grain fertility of the *Pterocarya* Kunth specimens from the Botanical Garden of BIN RAS

Образец/год исследования / Specimen/year of study	Общее количество подсчитанных пыльцевых зерен, штук / Total number of counted pollen grains, pcs	Процент фертильных пыльцевых зерен, % / Percentage of fertile pollen grains, %
P. rhoifolia (участок 82, питомник)/2018	260	94.6
- " - /2019	260	92.3
- " - /2020	200	98.0
P. rhoifolia (участок 85)/2019	260	95.0
P. rhoifolia (участок 145)/2019	260	94.6

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Образец/год исследования / Specimen/year of study	Общее количество подсчитанных пыльцевых зерен, штук / Total number of counted pollen grains, pcs	Процент фертильных пыльцевых зерен, % / Percentage of fertile pollen grains, %
P. rhoifolia (участок 94)/2019	260	79.2
P. fraxinifolia (участок 52)/*2018*	260	30.3
- " - /2019	260	73.0
- " - /2020	210	28.2
P. stenoptera (участок 9)/*2019*	260	93.5

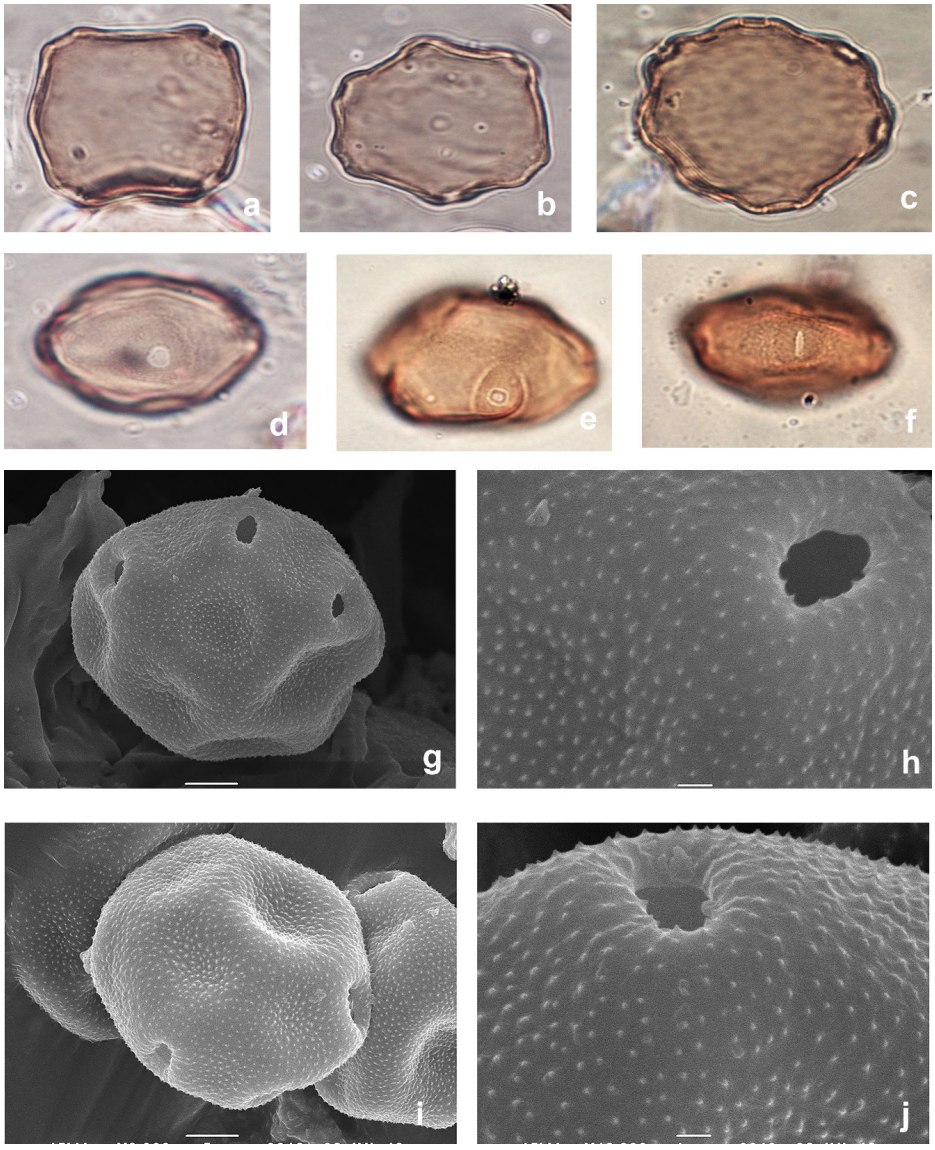


Рис. 2. **Пыльцевые зерна видов рода *Pterocarya* Kunth из Ботанического сада БИН РАН:**
a, **b**, **d**, **i**, **g** – *P. rhoifolia*; **c**, **e**, **g**, **h** – *P. fraxinifolia*; **f** – *P. stenoptera*; **a–c** – вид с полюса (СМ), **d–f** – вид с экватора (СМ), **g**, **i** – общий вид, сканирующий электронный микроскоп (СЭМ), **h**, **j** – поверхность пыльцевого зерна с порой (СЭМ). Масштабная линейка: **a–d** – 10 мкм; **g**, **i** – 5 мкм, **h**, **j** – 1 мкм

Fig. 2. **Pollen grains of *Pterocarya* Kunth species from the Botanical Garden of BIN RAN:**
a, **b**, **d**, **i**, **g** – *P. rhoifolia*; **c**, **e**, **g**, **h** – *P. fraxinifolia*; **f** – *P. stenoptera*; **a–c** – polar view (LM), **d–f** – equatorial view (LM), **g**, **i** – general view, scanning electron microscope (SEM), **h**, **j** – pollen ornamentation and pores (SEM). Scale bar: **a–d** – 10 μm; **g**, **i** – 5 μm; **h**, **j** – 1 μm

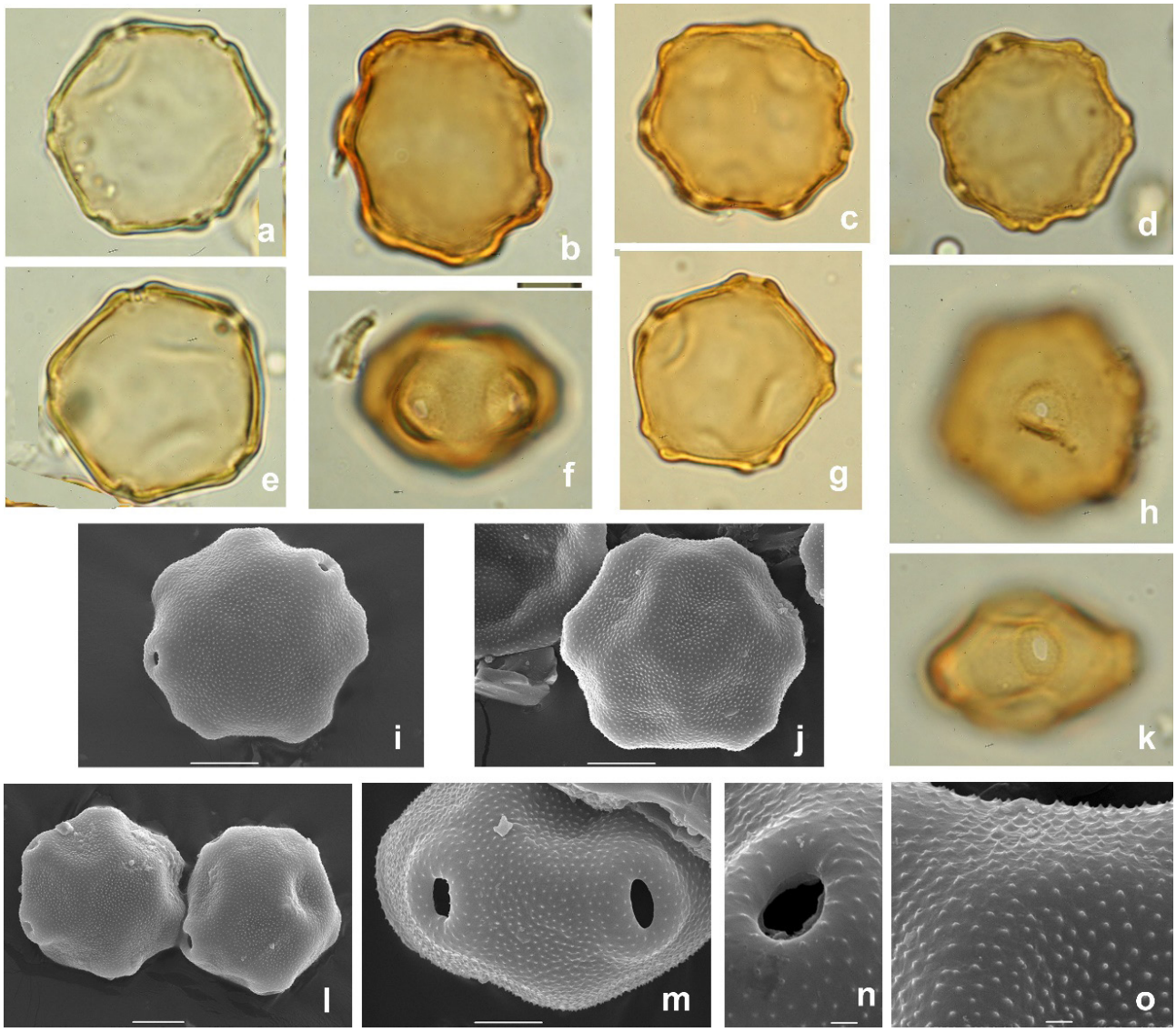


Рис. 3. Пыльцевые зерна видов рода *Pterocarya* Kunth:
a, **e**, **m** – *P. stenoptera*; **b**, **f**, **i** – *P. rehderiana*; **c**, **g**, **l**, **n** – *P. fraxinifolia*; ***d***, ***h***, **j**, **k**, **o** – *P. macroptera*;
a–e, **g–h** – вид с полюса (СМ); **f**, **k** – вид с экватора (СМ); **i, j**, **l** – вид с полюса (СЭМ); **m** – вид с экватора (СЭМ);
n, **o** – поверхность пыльцевого зерна с порой (СЭМ).
Масштабная линейка: **a–l** – 10 мкм; **m** – 5 мкм, **n**, **o** – 1 мкм

Fig. 3. Pollen grains of *Pterocarya* Kunth species:
a, **e**, **m** – *P. stenoptera*; **b, f, i** – *P. rehderiana*; **c**, **g**, **l**, **n** – *P. fraxinifolia*; **d**, **h**, **j**, **k**, **o** – *P. macroptera*; **a–e**, **g–h** – polar view (LM);
f, **k** – equatorial view (LM); **i**, **j**, **l** – polar view (SEM); **m** – equatorial view (SEM);
n, **o** – pollen ornamentation and pores (SEM).
Scale bar: **a–l** – 10 μm; **m** – 5 μm: **n, o** – 1 μm

даже занимает полярное положение (см. рис. 3, h). Поры с ободком, округлые (см. рис. 1, f; рис. 2, d, e; рис. 3, h), или овальные, чуть удлиненные по полярной оси (см. рис. 2, f; рис. 3, k, m). Диаметр отверстия пор варьирует от 1,3 до 3,0, редко до 5,0 мкм. Экзина трехслойная, 0,9–2,0 мкм толщиной, на мезопориумах, у поры несколько утолщается, может достигать до 2,7 мкм толщиной (см. рис. 1, e, h, i). Скульптура неясная или мелкогранулярная. При исследовании в СЭМ выявляется микрошипиковатая поверхность экзины (см. рис. 2, h, i; рис. 3, i–j, m–o). Заостренные микрошипики, высотой и в основании около 0,2 мкм, регулярно расположены на всей поверхности на расстоянии 0,3–0,8 мкм друг от друга. Плотность шипиков – 4–6 на 1 мкм^2. Морфологические особенности исследованных видов и образцов пыльцевых зерен представлены в таблице 2.

Таблица 2. **Морфологические особенности пыльцевых зерен видов рода *Pterocarya***
Table 2. **Morphological features of *Pterocarya* spp. pollen grains**

Вид / Species	Полярная ось, мкм / Polar axis, μm min–max	Экваториальный диаметр, мкм / Equatorial diameter, μm min–max	Количество пор / Number of pores	Форма пор / Pore outline	Иные особенности / Other features
P. fraxinifolia (рис. 1, c, d, g, h; рис. 2, c, e, g, h; рис. 3, c, g, l, n)	23, 2–32,1 ± 3,9	29,2–42,8 ± 3,6	6 (47%), 5 (31%), 7 (15%), 4 (5%), 8 (2%)	округлые, реже овальные.	В образце из Бот. сада наблюдаются отдельные мелкие зерна, тетрады, диады, очень редко зерна со слабо бугорчатой поверхностью
P. stenoptera (рис. 1, i, j; рис. 2, f; рис. 3, a, e, m)	21,4–30,0 ± 2,0	26,1–39,0 ± 3,4	6 (42%), 7 (29%), 5 (16%), 4 (5%), 8 (8%)	овальные, удлиненные по полярной оси	В образце из Бот. сада наблюдаются отдельные мелкие зерна 10–15 мкм в диаметре
P. x *rehderiana* (рис. 3, b, f, i)	27,1–32,9 ± 1,8	34,0–41,8 ± 2,8	6 (49%), 7 (51%)	овальные, удлиненные по полярной оси	–
P. rhoifolia (рис. 1, a, b, e, f; рис. 2, a, b, d, e, i, j)	23,5–34,0 ± 2,9	30,9–45,0 ± 3,8	6 (45-50%), 5 (28-38%), 7 (12-25%), 4 (4-8%), 8 (1-2%)	овальные, удлиненные по полярной оси	–
P. macroptera (рис. 3, j, o)	24,0 – 32,3 ± 2.1	34,0 – 42,8 ± 2,9	7 (76%), 6 (24%)	округлые или овальные	–

Обсуждение результатов

По нашим данным, все образцы пыльцы лапин очень похожи по своему морфологическому строению, определить конкретный вид по единичным пыльцевым зернам в спорово-пыльцевых спектрах практически не представляется возможным. В основном до 50% зерен оказываются 6-поровыми (только у *P. macroptera* обычно 7-поровыми), от 12 до 38% пыльцы представлено 5- или 7-поровыми зернами, 4- или 8-поровые зерна составляют не более 8%. По литературным данным, число пор у представителей *Pterocarya* варьирует шире, у отдельных видов обнаруживаются от трех до девяти пор, отмечены даже 10-поровые зерна (Stachurska, 1961; Whitehead, 1965; Moon et al., 2015), однако процентное соотношение зерен с разным количеством пор в этих работах не указано. Следует признать, что, возможно, число пор у лапин имеет еще больший разброс и могут обнаруживаться и 3-, и 9-10-поровые единичные зерна.

Размеры зерен в образцах перекрываются. Однако можно отметить, что у *P. stenoptera* пыльца в среднем чуть меньше, чем у других представителей. Что касается сравнения с литературными данными, то тут обнаруживается значительно больший разброс значений морфометрических параметров. Установленные J. F. Bos, W. Punt (1991) размеры зерен, заключенных в глицерин-желатиновую среду, соответствуют нашим, зерна в силиконовом масле меньше. По данным A. Stachurska (1961) и Hye-Kyoung Moon et al. (2015), экваториальный диаметр ацетолизированных пыльцевых зерен птерокарий больше 30 мкм, а у И. А. Ильинской (1953) наибольший диаметр необработанной пыльцы не достигает или чуть превышает 30 мкм. Эта разница скорее связана с особенностями обработки и хранения: наши результаты измерений экваториального диаметра ацетолизированных, заключенных в глицерин-желатиновую среду пыльцевых зерен больше соответствуют данным A. Stachurska (1961) и Hye-Kyoung Moon et al. (2015).

У *P. rhoifolia* пыльцевые зерна всех образцов морфологически хорошо выполненные, со сходными морфометрическими данными, в строении зерен нет различий между интродуцируемыми экземплярами и образцом из Японии. Пыльца *P. stenoptera* в среднем чуть меньше, чем у других представителей рода, образец из сада отличается большим разбросом размеров зерен, в поле зрения светового микроскопа наблюдаются отдельные мелкие зерна 10–15 мкм в диаметре. Также дополнительной характеристикой пыльцы *P. stenoptera* является форма пор – поры удлиненные. Интродуцированный экземпляр *P. fraxinifolia* отличается наибольшим разбросом размеров зерен, в поле зрения светового микроскопа наблюдаются отдельные мелкие зерна 10–15 мкм в диаметре, тетрады, диады, очень редко зерна со слабо бугорчатой поверхностью (см. рис. 1, g). Разноразмерные зерна, а также зерна в диадах, тетрадах и с измененной структурой экзины ранее были выявлены авторами у некоторых гибридных таксонов из других семейств покрытосеменных (Gavrilova, Tikhonova, 2017; Shishova et al., 2019; Ti-

khonova et al., 2020). Возможно, следует более подробно молекулярно-генетическими методами изучить интродуцируемый экземпляр *P. fraxinifolia*. Однако известно, что очень малое число гибридов имеют отклоняющиеся от образующих таксонов пыльцевые зерна. Так, в случае с лапинами, у гибридного таксона *P. × rehderiana* пыльца характерна для всего рода.

Две секции рода отличаются по времени заложения тычиночных цветков (Iljinskaya, 1953). У представителей первой секции, включающей *P. fraxinifolia*, *P. stenoptera* и их гибрид *P. × rehderiana*, закладка происходит осенью года, предшествующего цветению, и почки не имеют почечных чешуй. У изученных интродуцентов этой секции фертильность пыльцы в основном ниже, составляет 28,2–93,5%. У представителей второй секции «…тычиночные цветки закладываются весной непосредственно перед цветением, почки снабжены крупными почечными чешуями…» (Iljinskaya, 1953, p. 12). Изученные интродуценты *P. rhoifolia* из последней секции имеют в основном более 92% фертильной пыльцы, только у одного экземпляра обнаружено 79% фертильных зерен, что тоже является высоким показателем. По нашим данным, представители второй секции имеют лучшее качество пыльцы и потенциал интродукции. Однако в целом секции по морфологии пыльцы не различаются.

Пыльца лапин отличается от пыльцы видов рода *Juglans* размерами (у лапин крупнее), количеством пор и изополярностью (поры находятся в экваториальной области). У птерокарий нами выявлено не более 9% пыльцевых зерен с порой на полюсе, тогда как у видов рода *Juglans* поры расположены по всей поверхности. Одинаковыми с видами *Juglans* особенностями пыльцы являются элементы строения пор, а именно: наличие ободка вокруг пор и утолщения экзины в приапертурной области.

Род лапина в Санкт-Петербурге. *Pterocarya fraxinifolia* в Ботаническом саду Петра Великого известна с 1870 г. (Firsov et al., 2015), раньше всех других видов этого рода. В современной коллекции – с 1947 г. (Svyazeva, 2005). С первого десятилетия XXI в. лапина этого вида стала регулярно плодоносить. На питомнике БИН РАН выращиваются растения ее семенного потомства второго поколения. Из местных семян урожая 2008 г., собранных на участке 133, всходы получены в 2009 г. Очевидно, это тот год, когда впервые было получено семенное потомство этого вида в условиях Санкт-Петербурга. При посеве семян на участке 133, собранных 21.10.2014 с того же дерева, и посеве на гряду питомника, грунтовая всхожесть составила 6%. В парке БИН РАН в настоящее время произрастает шесть экземпляров на участках 18, 52, 133. Нами изучена пыльца самого крупного экземпляра (участок 52): 18 м высотой и диаметром ствола 29 см. Растение обмерзает в суровые зимы. Деревья образуют отпрыски, что позволяет размножать этот вид вегетативным способом, но является недостатком для озеленения. Ранее, в середине XX в., в Санкт-Петербурге в условиях более холодного климата отмечалась слабая зимостойкость *P. fraxinifolia* (Iljinskaya, 1953). Впервые наличие плодоношения этого вида в Санкт-Петербурге отметили Н. Е. Булыгин и Г. А. Фирсов (Bulygin, Firsov, 1990) по наблюдениям в коллекции Лесотехнической академии. В условиях потепления климата (Firsov, 2014) уровень адаптации *P. fraxinifolia* заметно повысился. Однако качество семян и пыльцы до последнего времени оставалось неизвестным. Целесообразен отбор экземпляров на зимостойкость в семенных поколениях, на что обращал внимание также А. Т. Федорук (Fedoruk, 1985) в условиях Белоруссии. Дерево считается быстрорастущим. Вид имеет научное значение как реликт тургайской флоры (Fedoruk, 1985). Более широкое введение в культуру лапины ясенелистной как охраняемого вида Красной книги Российской Федерации будет способствовать сохранению биоразнообразия *ex situ.* Для этого вида важно его непрерывное сохранение в коллекции сада и получение семенного потомства следующих поколений. Необходимы дальнейшие исследования его генеративной сферы для массового размножения семенами местной репродукции.

Pterocarya rhoifolia в саду БИН РАН появилась до 1935 г. на питомнике (участок 82), в 1938 г. росла в парке на участке 85 и достигала 2 м высотой; этот экземпляр произрастает до настоящего времени (Svyazeva, 2005). На участке 145 самосев с питомника БИН РАН посажен в сентябре 1986 г. Деревья плодоносят регулярно и ежегодно, образуют обильный самосев. Самый крупный экземпляр: 24,0 м высотой, 75 см в диаметре (участок 82). Зимостойкий вид. Сейчас самым старым деревьям приблизительно 90 лет – это самые долгоживущие представители этого рода в коллекции. Лапина сумахолистная в Санкт-Петербурге образует самые долговечные и зимостойкие деревья самых крупных размеров из испытанных видов лапин. При определенных условиях этот вид может стать инвазионным, за ним необходимо наблюдать, особенно при выращивании в неконтролируемых условиях, например в загородной среде и в лесных культурах. Как в европейских садах и парках, так и в России *P. rhoifolia* гораздо реже встречается в культуре, чем предыдущий вид, несмотря на высокие адаптационные возможности, быстрый рост и декоративность.

Pterocarya stenoptera в саду БИН РАН известна с 1881 г., но в те времена быстро вымерзла (Svyazeva, 2005). В парке произрастают два экземпляра – 1) на участке 9: семена из Северной Кореи, ботанический сад Пхеньян, всх. 1988 г., пос. 29.04.1996, и 2) на участке 85: растение из оранжереи № 6 БИН (семена из Германии, ботанический сад г. Франкфурт-на-Майне), посадка 2006 г. Лучший экземпляр произрастает на участке 9, его высота 8,0 м., а диаметр ствола 14 см; пыльца этого экземпляра и была изучена. Второй экземпляр на участке 85 в условиях последних теплых зим (с 2013 г.) из кустовидной формы роста превратился в трехствольное деревце. В мягкие зимы обмерзание отсутствует, но в целом этот вид менее зимостоек по сравнению с *P. rhoifolia*, подвержен морозобойным трещинам. Первое плодоношение на участке 9 отмечено в 2011 г. Из урожая плодов сбора 05.10.2014 и посева 21.10.2014 весной 2015 г. получено первое семенное потомство. Всходы появились в конце мая 2015 г., грунтовая всхожесть 14%, к осени лучшие сеянцы достигли 12–15 см высоты. Саженцы в возрасте четырех лет представляют собой двуствольное деревце 95 см высотой с широкой кроной 0,8 × 1,0 м. Лапина узкокрылая – очень декоративный вид, но практически неизвестный в культуре на северо-западе России. Вид становится более перспективным на фоне потепления климата, с 2015 г. производит семенное потомство. В Санкт-Петербурге достигает меньших размеров по сравнению с двумя предыдущими видами. С началом вступления экземпляра Лапины узкокрылой в репродуктивное состояние появилась возможность размножения и получения устойчивого потомства.

Заключение

Пыльцевые зерна всех изученных представителей таксонов из рода *Pterocarya* сплющенные, среднего размера, от 21 до 45 мкм в диаметре, обычно 6-7-поровые, редко обнаруживаются 4-5- или 8-поровые зерна. По числу апертур (пор) все представители рода полиморфны. Округлые или овальные поры расположены в основном на экваторе. Экзина трехслойная, от 0,9 до 2,7 мкм толщиной. Поверхность микрошипиковатая. Виды лапин по пыльце для целей споро-пыльцевого анализа достоверно не различимы, однако хорошо отличаются от родственных родов, в том числе орехов. Систематическое значение морфологических признаков пыльцы выявлено на уровне рода.

Пыльца всех трех изученных культивируемых экземпляров лапины фертильна и жизнеспособна. У *P. rhoifolia* и *P. stenoptera* выявлена фертильность пыльцы выше 90% – это очень высокий показатель состояния мужской генеративной сферы для интродуцируемых таксонов. У *P. fraxinifolia* в 2018 и 2020 г. отмечена низкая фертильность пыльцевых зерен (28,0–30,3%). Обнаружено много мелких пыльцевых зерен, а также зерен с бугорчатой поверхностью в нераспавшихся тетрадах и диадах. Морфологические параметры пыльцевых зерен культивируемых и произрастающих в естественных условиях растений единообразны. Наиболее разнообразны по размерам зерна низкофертильного образца *P. fraxinifolia*. Вполне вероятно, что ограниченная возможность семенного размножения *P. fraxinifolia* связана в том числе с довольно низкой фертильностью пыльцы у интродуцируемого экземпляра в БИН РАН.

Pterocarya rhoifolia имеет отличные возможности культивирования в Санкт-Петербурге, у *P. stenoptera* и *P. fraxinifolia* интродукционный потенциал ниже.

References / Литература

Bean W.J. Trees and shrubs hardy in the British Isles. G. Taylor, D.L. Clarke (eds). London: John Murray; 1976.

Bos J.A.A., Punt W. The Northwest European pollen flora. 47. Juglandaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 1991;69:79-95.

Bulygin N.E., Firsov G.A. Woody plants from the Red Book of the USSR in Leningrad (Drevesnye rasteniya "Krasnoi Knigi SSSR"). *Bulletin Main Botanical Garden*. 1990;(157):9-15. [in Russian] (Булыгин Н.Е., Фирсов Г.А. Древесные растения «Красной книги СССР» в Ленинграде. *Бюллетень Главного ботанического сада*. 1990;(157):9-15).

Erdtman G. Pollen morphology and plant taxonomy – Angiosperms. Stockholm: Almqvist & Wiksell; 1952.

Fedoruk A.T. Experiment on introduction of arboreal deciduous plants in Byelorussia (Opyt introduktsii drevesnykh listvennykh rasteniy v Belorussii). Minsk: Universitetskoye; 1985. [in Russian] (Федорук А.Т. Опыт интродукции древесных лиственных растений в Белоруссии. Минск: Университетское; 1985).

Firsov G.A. Woody plants of Peter the Great Botanic Garden (18th–21st centuries) and the climate of Saint-Petersburg. In: D.V. Geltman (ed.). *Botany: history, theory, and practice (to the 300th anniversary of the founding of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences): Proceedings of the International Scientific Conference (Botanika: istoriya, teoriya, praktika (k 300-letiyu osnovaniya Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova Rossiyskoy akademii nauk): Trudy mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii)*. St. Petersburg: LETI: 2014. p.208-215. [in Russian] (Фирсов Г.А. Древесные растения ботанического сада Петра Великого (XVIII-XXI вв.) и климат Санкт-Петербурга. В сб.: *Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук): Труды международной научной конференции* / под ред. Д.В. Гельтмана. Санкт-Петербург: ЛЭТИ; 2014. С.208-215).

Firsov G.A., Vasiljev N.P., Fedorova N.E. Species of Juglandaceae at Peter the Great Botanic Garden at Apothecaries Island. *Hortus botanicus*. 2015;10:175-188. [in Russian] (Фирсов Г.А., Васильев Н.П., Фёдорова Н.Э. Семейство Juglandaceae в коллекции Ботанического сада Петра Великого на Аптекарском острове. *Hortus botanicus*. 2015;10:175-188). DOI: 10.15393/j4.art.2015.2681

Gavrilova O., Zavialova N., Tekleva M., Karasev E. Potential of CLSM in studying some modern and fossil palynological objects. *Journal of Microscopy*. 2018;269(3):291-309. DOI: 10.1111/jmi.12639

Gavrilova O.A., Tikhonova O.A. On reproductive biology of distant hybrids in the Grossulariaceae family. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(4):106-123. [in Russian] (Гаврилова О.А., Тихонова О.А. К репродуктивной биологии отдаленных гибридов в семействе Grossulariaceae. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(4):106-123). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-100-118

Grimshaw J., Bayton R. New trees: Recent introductions to cultivation. Kew: Royal Botanic Gardens; 2009.

Iljinskaya I.A. Monograph of the genus *Pterocarya* Kunth. (Monografiya roda *Pterocarya* Kunth.) *Trudy Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova AN SSSR = Proceedings of the V.L. Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences*. 1953;1(10):7-123. [in Russian] (Ильинская И.А. Монография рода *Pterocarya* Kunth. *Труды Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР*. 1953;1(10):7-123).

Kozlowski G., Bétrisey S., Song Y. Wingnuts (*Pterocarya*) and walnut family. Relict trees: linking the past, present and future. Fribourg: Natural History Museum; 2018.

Krussmann G. Manual of cultivated broad-leaved trees and shrubs. Vol. III, PRU-Z. Portland: Timber Press; 1986.

Kudryashova G.l., Tatanov I.V. (eds). Caucasian flora conspectus: in 3 volumes. Vol. 3(2). St. Petersburg; Moscow: КМК; 2012. [in Russian] (Конспект флоры Кавказа: В 3 томах. Т. 3, ч. 2 / под ред. Г.Л. Кудряшовой, И.В. Татанова. Санкт-Петербург; Москва: КМК; 2012).

Kupriyanova L.A. Palynology of catkins (Amentiferae) (Palinologiya serezhkotsvetnykh [Amentiferae]). Moscow; Leningrad; 1965. [in Russian] (Куприянова Л.А. Палинология сережкоцветных (Amentiferae). Москва; Ленинград; 1965).

Manning W.E. The Classification within the Juglandaceae. *Annals of the Missouri Botanical Garden.* 1978;65(4):1058-1087. DOI: 10.2307/2398782

Manos P.S., Soltis P.S., Soltis D.E., Manchester S.R., Oh S.H., Bell C.D. et al. Phylogeny of extant and fossil Juglandaceae inferred from the integration of molecular and morphological data sets. *Systematic Biology*. 2007;56(3):412–430. DOI: 10.1080/10635150701408523

Moon H.K., Kong M.J., Song J.H., Kim S.Y., Kim J.S., Jung E.H. et al. Morphological characteristics of major airborne pollen in Korea peninsula. *Journal of Species Research*. 2015;4(2):159-168. DOI: 10.12651/JSR.20154.2.159

Nakano Y., Sakio H. *Pterocarya rhoifolia*. In: Sakio H. (ed.) *Long-Term Ecosystem Changes in Riparian Forests. Ecological Research Monographs*. Singapore: Springer; 2020. DOI: 10.1007/978-981-15-3009-8_3

Pausheva Z.P. Workshop on plant cytology (Praktikum po tsitologii rasteniy). Moscow: Agropromizdat. 1988. [in Russian] (Паушева З.А. Практикум по цитологии растений. Москва: Агропромиздат; 1988).

Rix M. *Pterocarya macroptera* var. *insignis*, Juglandaceae. *Curtis's Botanical Magazine*. 2007;24(3):180-185.

Shishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov Sh., Demchenko K., Yemelyanov V. et al. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile. *Metabolites.* 2019; *9*(2):24. DOI: 10.3390/metabo9020024

Song YG., Walas Ł., Pietras M., Sâm H.V., Yousefzadeh H., Ok T. et al. Past, present and future suitable areas for the relict tree *Pterocarya fraxinifolia* (Juglandaceae): Integrating fossil records, niche modeling, and phylogeography for conservation. *European Journal of Forest Research*. 2021;140(6):1323-1339. DOI: 10.1007/s10342-021-01397-6

Stachurska A. Morphology of pollen grains of the Juglandaceae. *Monographiae Botanicae*. 1961;12:121-143. DOI: 10.5586/mb.1961.005

Svyazeva O.A. Trees, shrubs and vines of the park of the Botanical Garden at the Komarov Botanical Institute (to the history of introduction into cultivation) (Derevya, kustarniki i liany parka Botanicheskogo sada Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova [k istorii vvedeniya v kulturu]). St. Petersburg: Rostok; 2011. [in Russian] (Связева О.А. Деревья, кустарники и лианы парка Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова (к истории введения в культуру). Санкт-Петербург: Росток; 2005).

Tikhonova O.A., Gavrilova O.A., Radchenko E.A., Verzhuk V.G., Pavlov A.V. Viability of black currant pollen before and after cryopreservation in liquid nitrogen, and its morphological features. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(3):110-119. [in Russian] (Тихонова О.А., Гаврилова О.А., Радченко Е.А., Вержук В.Г., Павлов А.В. Жизнеспособность пыльцы черной смородины до и после криоконсервирования в жидком азоте и особенности ее морфологии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(3):110-119). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-110-119

Whitehead D.R. Pollen morphology in the Juglandaceae, II: Survey of the family. *Journal of the Arnold Arboretum*. 1965;46(4):369-410.

Информация об авторах

Ольга Анатольевна Гаврилова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2, gavrilova@binran.ru, https://orcid.org/0000-0003-2640-9659

Геннадий Афанасьевич Фирсов, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2, gennady_firsov@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-6611-5199

Даниил Андреевич Горнов, аспирант, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2, gornovdaniil@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-2573-6500

Андрей Николаевич Семенов, соискатель, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2, undreu@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-5763-5523

Александра Владимировна Волчанская, агроном, Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. профессора Попова, 2, sandalet@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-6611-5199

Information about the authors,

Olga A. Gavrilova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, , gavrilova@binran.ru, https://orcid.org/0000-0003-2640-9659

Gennady A. Firsov, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, gennady_firsov@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-6611-5199

Daniil A. Gornov, postgraduate student, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, gornovdaniil@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-2573-6500

Andrey N. Semenov, postgraduate applicant, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, undreu@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-5763-5523

Alexandra V. Volchanskaya, agronomist, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, sandalet@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-6611-5199

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 28.08.2021; одобрена после рецензирования 14.02.2022; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 28.08.2021; approved after reviewing on 14.02.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.11.1
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-199-207

CC BY

Выполненность соломины как важный фактор защиты пшеницы от хлебного пилильщика (*Cephus pygmaeus* L.) на Алтае

С. Б. Лепехов, В. А. Петин, М. В. Чебатарева

Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий, Барнаул, Россия

Автор, ответственный за переписку: Сергей Борисович Лепехов, sergei.lepehov@yandex.ru

Актуальность. Стеблевой хлебный пилильщик *Cephus pygmaeus* L. относится к серьезным вредителям пшеницы в Алтайском крае. Устойчивость растений-хозяев к этому насекомому основана на выполненности соломины. Влияние данного признака на заселенность стеблей личинками пилильщика и морфобиологические признаки яровой мягкой пшеницы в условиях Алтайского края не изучено.
Материалы и методы. Исследование проведено на опытном поле ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий» в 2019–2021 гг. Индекс выполненности соломины оценен по 20-балльной шкале. Взаимосвязь выполненности соломины с заселенностью стеблей пшеницы личинками хлебного пилильщика изучена на 12 генотипах. Влияние выполненности соломины на морфобиологические признаки исследовано на шести парах сестринских линий. По индексу выполненности соломины изучено 100 сортов, по устойчивости к хлебному пилильщику – 184 сорта.
Результаты. Коэффициент корреляции Спирмена между индексом выполненности соломины и заселенностью стеблей личинками хлебного пилильщика составил –0,77 в 2019 г. и –0,80 в 2020 г. Линии с выполненной соломиной в среднем за два года характеризовались меньшей высотой растения (–5 см), меньшей озерненностью одного колоска (–0,11 штук), массой 1000 зёрен (–1,7 г) и продуктивностью главного колоса (–0,08 г), но большей массой зерна побегов кущения (+0,11 г). Отрицательного влияния выполненности соломины на урожайность и качество зерна не выявлено. Обнаружено 11 сортов с индексом выполненности соломины > 15 баллов: ‘Ершовская 33’, ‘Изера’, ‘Квинтус’, ‘КВС Аквилон’, ‘Тибальт’, ‘Cunningham’, ‘KW 240-3-13’, ‘КВС 3.13’, ‘Lillian’, ‘Sparrow’, ‘WW-4’.
Заключение. Выполненность соломины существенно снижает вред, наносимый стеблевым хлебным пилильщиком, и не сказывается отрицательно на урожайности и показателях качества зерна. Рекомендуется использовать выделенные сорта с выполненной соломиной в селекции пшеницы на устойчивость к хлебному пилильщику.

Ключевые слова: урожайность, качество зерна, вредитель, устойчивость, селекция

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания Федерального Алтайского научного центра агробиотехнологий 0534-2021-0003 «Использование молекулярно-генетических и биотехнологических методов исследований в селекции растений».
Авторы выражают признательность бывшему младшему научному сотруднику молекулярно-генетической лаборатории ФГБНУ ФАНЦА Касаткиной Елизавете Сергеевне за значительный вклад при работе с растительным материалом. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Лепехов С.Б., Петин В.А., Чебатарева М.В. Выполненность соломины как важный фактор защиты пшеницы от хлебного пилильщика (*Cephus pygmaeus* L.) на Алтае. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):199-207. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-199-207

© Лепехов С.Б., Петин В.А., Чебатарева М.В., 2022

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-199-207

Stem solidness as an important factor for wheat protection from European wheat stem sawfly (*Cephus pygmaeus* L.) in Altai

Sergey B. Lepekhov, Vadim A. Petin, Maria V. Chebatareva

Federal Altai Scientific Centre of Agro-BioTechnologies, Barnaul, Russia

Corresponding author: Sergey B. Lepekhov, sergei.lepehov@yandex.ru

Background. European wheat stem sawfly (*Cephus pygmaeus* L.) is the main pest of wheat in Altai Territory, Russia. Resistance of host plants to this insect is based on a solid stem. The effect of a solid stem on the infestation of wheat stem sawfly larvae and on agronomic traits of spring bread wheat under the conditions of Altai Territory has not been studied.
Materials and methods. The study was conducted on the experimental field of the Federal Altai Scientific Centre of Agro-BioTechnologies, Barnaul, Russia, in 2019–2021. The index of stem solidness was assessed according to a 20 point scale. The interplay between stem solidness and wheat stem sawfly larvae infestation of wheat plants was studied on 12 genotypes. The effect of stem solidness on agronomic traits was studied on 6 pairs of sister lines. One hundred cultivars were studied for the stem solidness index and 184 cultivars were tested for their resistance to wheat stem sawfly.
Results. Stem solidness negatively correlated with wheat stem sawfly infestation (Spearman's rank correlation coefficient was $r_s = -0.77$ in 2019 and $r_s = -0.80$ in 2020). Sister lines with a solid stem had significantly shorter plant height (–5 cm), less kernels per spikelet (–0.11 kernels), 1000 grain weight (–1.7 g) and grain weight per spike (–0.08 g), but higher grain weight per tiller spike (+0.11 g), compared to sister lines with a hollow stem averaged over two years. Stem solidness had no negative effect on yield or grain quality. Eleven cultivars with a solid stem index higher than 15 points were identified ('Ershovskaya 33', 'Izera', 'Kvintus', 'KWS Akvilon', 'Tybalt', 'Cunningham', 'KW 240-3-13', 'KWS 3.13', 'Lillian', 'Sparrow', 'WW-4').
Conclusion. Stem solidness significantly decreases the damage from wheat stem sawfly and has no negative effect on yield or gluten and protein content in grain. The abovementioned cultivars with a solid stem are recommended for use in breeding for resistance to wheat stem sawfly.

Keywords: yield; grain quality, pest, resistance, breeding

Acknowledgments: the work was implemented within the framework of the Federal Altai Scientific Centre of Agro-BioTechnologies 0534-2021-0003 "The use of molecular genetics and biotechnological research methods in plant breeding".
The authors are grateful to Elizaveta S. Kasatkina, former Associate Research Scientist at the Molecular Genetics Laboratory of FASCA, for her significant contribution to the work with plant material.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Lepekhov S.B., Petin V.A., Chebatareva M.V. Stem solidness as the important factor for wheat protection from stem sawfly (*Cephus pygmaeus* L.) in Altai. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):199-207. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-199-207

Введение

Стеблевые пилильщики из семейства Cephidae относятся к вредителям злаков. В Евразии широко распространен вид *Cephus pygmaeus* L., а в Северной Америке – *Cephus cinctus* Norton. Начиная с 2007 г. стеблевой хлебный пилильщик (*C. pygmaeus*) стал экономически значимым вредителем яровой пшеницы в Алтайском крае. Он встречается во всех почвенно-климатических зонах региона. Главная особенность вредителя сибирской популяции состоит в его питании на яровой пшенице, а не на озимой, как в европейской части России (Dolmatova, 2016).

Негативное воздействие пилильщика на урожайность сводится к физиологическому и физическому влиянию. Личинка, развивающаяся внутри стебля, снижает продуктивность колоса на 11–22%, содержание белка на 0,6–1,2%, повреждая сосудисто-волокнистые пучки, уменьшая приток ассимилятов и воды в зерновки (Holmes, 1977). Физическое воздействие заметно визуально и наиболее губительно. Личинка подгрызает стебель изнутри у основания, вызывая его падение. Упавшие стебли с колосом уже не могут быть убраны. Потери зерна, вызванные подпиливанием, оцениваются в 0,8–1,6 т/га (Farstad, Jacobson, 1945).

Несмотря на контроль за распространением стеблевого хлебного пилильщика с помощью агротехнических, химических и биологических приемов, только устойчивость растений-хозяев, основанная на выполненности соломины, оказалась эффективной (Beres et al., 2011). Паренхима внутри стебля препятствует перемещению личинки в корневую часть растения, что предотвращает подпиливание стеблей и ведет к гибели личинки. Сорта с выполненной соломиной существенно меньше повреждены личинками пилильщика, и этот эффект заметнее, когда заселено более 15% растений (Szczepaniec et al., 2015). У первого канадского сорта пшеницы с выполненной соломиной ‘Rescue’ потери стеблестоя в 1947 г. в Монтане не превышали 5%, а у сортов с полой соломиной составили 95% (Platt et al., 1948). К сожалению, урожайность этого сорта была ниже на 8–15%, чем у других сортов (Stoa, 1947).

Главный фактор широкого использования выполненности соломины в селекции пшеницы заключается в простоте отбора по данному признаку (Varella et al., 2015). Выполненность соломины в подавляющем большинстве случаев контролируется локусом *Qss.msub-3BL*, который на 76% определяет изменчивость данного признака (Cook et al., 2004). Выявлен также локус *Qss.msub-3DL*, который в другой картирующей популяции определял 31% изменчивости выполненности соломины (Lanning et al., 2006).

В исследованиях последних десяти лет негативное влияние выполненности соломины на другие агрономические признаки, включая урожайность и качество зерна, не обнаружено (Sherman et al., 2015; Cook et al., 2019). Однако в ранних работах такое влияние обнаруживалось, что, вероятно, было обусловлено наличием генов с отрицательными эффектами, переданных от первоначальных источников – S-615, а затем и сорт ‘Rescue’ (Hayat et al., 1995).

В России первым сортом яровой мягкой пшеницы с выполненной соломиной стал сорт ‘Ершовская 33’, созданный в 2004 г. С 2008 г. данный сорт вовлекался в гибридизацию в ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий». После скрининга коллекции в 2013 г. лабораторией селекции мягкой пшеницы были привлечены в гибридизацию европейские генотипы, обладающие выполненной соломиной. В результате этой работы создан селекционный материал, характеризующийся устойчивостью к стеблевому хлебному пилильщику.

Цель исследования: а) оценить влияние выполненности соломины на заселенность стеблей яровой мягкой пшеницы личинками хлебного пилильщика и на морфобиологические признаки растений; б) изучить коллекцию яровой мягкой пшеницы и выделить сорта с выполненной соломиной.

Материалы и методы

Исследование проведено на опытном поле ФГБНУ «Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий» в 2019–2021 гг. Для оценки влияния выполненности соломины на заселенность стеблей яровой мягкой пшеницы личинками хлебного пилильщика использовали 12 сортов и линий конкурсного испытания в 2019 и 2020 гг. с различной степенью выполненности соломины: ‘Алтайская 70’, ‘Спикер’, ‘SK-9’ (среднеранние); ‘Алтайская жница’, ‘Алтайская 75’, ‘Юнион’, ‘Лютесценс 360/15’, Лютесценс 1188’ (среднеспелые); ‘Степная нива’, ‘Лидер 80’, ‘Гонец’ и ‘Тобольская’ (среднепоздние).

Посев проведен сеялкой ССФК-7 в I декаде мая по паровому предшественнику. Повторность четырехкратная. Площадь делянки – 25 м^2. Норма высева – 500 всхожих зерен на 1 м^2. В период полной спелости убирали учетные снопы, состоящие приблизительно из 100 стеблей. Для каждого стебля определяли индекс выполненности соломины по методике В. А. Крупнова и В. И. Касатова (Krupnov, Kasatov, 1977). Заполненность каждого из четырех междоузлий паренхимой оценивается по 5-балльной шкале. Сумма этих оценок дает индекс выполненности соломины, который варьирует от 4 (соломина полая) до 20 (соломина выполненная). Затем каждый стебель разрезали вдоль для определения заселенности его личинкой пилильщика. Все обследованные растения делили на две группы: заселенные и незаселенные личинкой пилильщика. Данные группы изучены по высоте растений, длине колоса, количеству колосков в колосе, озерненности колоса, массе зерна колоса и массе 1000 зерен по общепринятым методикам (Methods of state variety trials…, 1985).

Для оценки влияния выполненности соломины на морфобиологические признаки растений в 2019 г. по индексу выполненности соломины был обследован контрольный питомник и селекционный питомник второго года лаборатории селекции мягкой пшеницы (более 1000 генотипов). В результате выделены шесть пар сестринских линий с одинаковой длительностью периода «всходы – колошение», морфологически похожие друг на друга, но контрастные по выполненности соломины в пределах одной комбинации скрещивания. Данные сестринские линии принадлежали к следующим комбинациям скрещиваний: Тибальт × Ершовская 33, Степная волна × Тибальт, Степная волна × Гамлет, Рикс × Штру 380/27, отбор из сорта ‘Лидер 80’, Лютесценс 1085 × Штру 380/27. В 2020 и 2021 г. линии высевали в I декаде мая по паровому предшественнику ручной сеялкой СР-1М на делянках площадью 1,26 м^2 в трех повторностях. Норма высева – 400 зерен на 1 м^2. Изучали выживаемость растений, количество растений и стеблей на 1 м^2, коэффициент продуктивной кустистости, био-

массу и высоту растений, количество колосков и стерильных колосков в колосе, озерненность главного колоса и колоска, массу зерна главного колоса, массу зерна побега кущения, массу 1000 зерен, коэффициент хозяйственного использования фотосинтеза (доля зерна в биомассе растений) – $К_{хоз}$, урожайность по общепринятым методикам. Содержание белка и клейковины в зерне определяли при помощи инфракрасного анализатора «ИнфраЛЮМ ФТ-10» (Россия).

Оценили степень выполненности соломины в двух выборках образцов пшеницы. Первый набор (2019 г.) включал 100 образцов, где были представлены преимущественно российские сорта. Второй набор (2020 и 2021 г.) состоял из 184 сортов, в основном иностранной селекции. Первый набор изучен по индексу выполненности соломины. Второй набор сортов оценивали по устойчивости к пилильщику с последующей проверкой индекса выполненности соломины у устойчивых генотипов. Устойчивым считали сорт, у которого за два года исследования к моменту уборки ни одно растение не упало в результате подпиливания личинкой пилильщика.

Полученные данные обрабатывали с использованием дисперсионного анализа. Сопряженность выполненности соломины и заселенности стеблей пшеницы личинками хлебного пилильщика оценивали с помощью коэффициента корреляции Спирмена.

Результаты

Средняя заселенность стеблей сортов пшеницы личинками хлебного пилильщика в 2019 г. составила 37%, а в 2020 – 26% и варьировала от 16% (‘Лютесценс 1188’) до 68% (‘Алтайская 70’) в 2019 г. и от 1% (‘Юнион’) до 65% (‘Алтайская жница’) в 2020 г. По выполненности соломины сорта распределились на две группы: до 5 баллов и более 11 баллов. Рисунки 1 и 2 демонстрируют зависимость между выполненностью соломины и долей заселенных личинками пилильщика стеблей. Коэффициент корреляции Спирмена между данными признаками в 2019 г. составил –0,77, в 2020 г. – –0,80.

В оба года исследования заселенность стеблей личинками пилильщика у сортов пшеницы с полой соломиной находилась примерно на одном уровне (41–68%), а у сортов с выполненной соломиной в 2020 г. снизилась до 1–16% в сравнении с 2019 (16–36%).

Для того чтобы выявить влияние пилильщика на морфобиологические признаки растений, мы провели трехфакторный дисперсионный анализ у сортов с полой соломиной (‘Алтайская 70’, ‘Алтайская жница’, ‘Алтайская 75’, ‘Степная нива’ и ‘Тобольская’) за два года исследований. Данные сорта взяты, поскольку группы с заселенными и незаселенными стеблями у этих генотипов были представлены примерно одинаковым количеством растений.

Незаселенные личинками пилильщика растения пшеницы в среднем характеризовались главным колосом меньшей длины (–0,4 см), меньшим числом зерен (–1,4 штуки), но большей массой 1000 зерен (+2,4 г). По высоте растения, числу колосков в колосе и массе зерна колоса главного рассматриваемые группы достоверно не различались (табл. 1).

Сравнение сестринских линий яровой мягкой пшеницы, контрастных по выполненности соломины, показало, что они различаются по ряду признаков (табл. 2). Линии с выполненной соломиной в среднем за два года характеризовались меньшей высотой растения (–5 см), меньшей озерненностью одного колоска (–0,11 штук), массой 1000 зерен (–1,7 г) и продуктивностью главного колоса (–0,08 г), но большей массой зерна побегов кущения (+0,11 г). По урожайности данные группы линий значимо не различались. Выполненность соломины не влияет на содержание белка и клейковины в зерне.

Скрининг коллекции, состоящей из 100 сортов, по выполненности соломины в 2019 г. позволил выделить следующие шесть сортов: ‘Ершовская 33’, ‘Изера’, ‘Квинтус’, ‘КВС Аквилон’, ‘Тибальт’, ‘WW-4’ (индекс выполненности соломины > 15 баллов).

В коллекции из 184 сортов, изученных в 2020 и 2021 г., выявлено десять образцов, устойчивых к стеблевому хлебному пилильщику: ‘Cunningham’, ‘KW 240-3-13’, ‘КВС 3.13’, ‘Lillian’, ‘Sparrow’ (индекс выполненности соломины > 15 баллов) и ‘Calingiri’, ‘Cara’, ‘Darter’, ‘Lankao Aizhao 8’, ‘Lillimur’ (индекс выполненности соломины 6,0–7,9 балла).

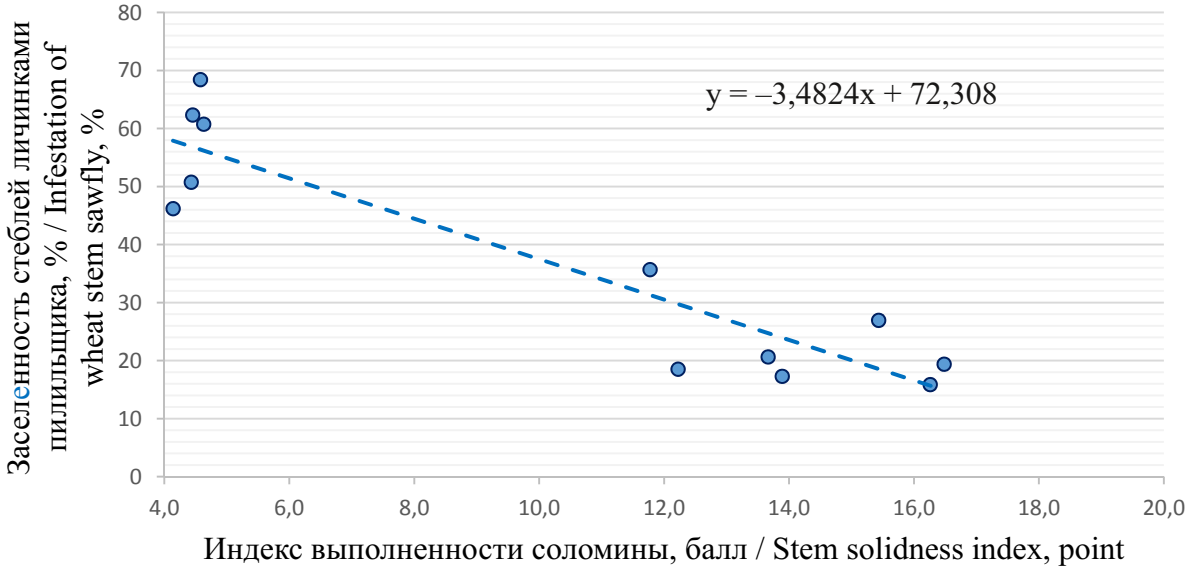


Рис. 1. Взаимосвязь выполненности соломины пшеницы с заселенностью стеблей хлебным пилильщиком, 2019 г.

Fig. 1. The interplay between stem solidness and wheat stem sawfly infestation, 2019

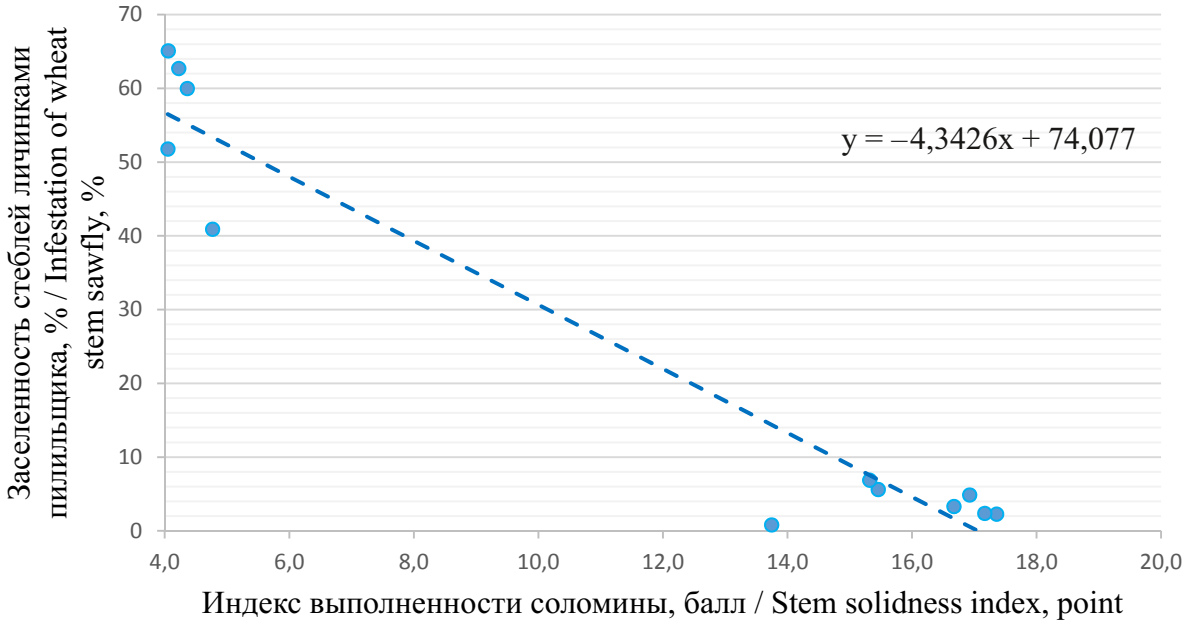


Рис. 2. Взаимосвязь выполненности соломины пшеницы с заселенностью стеблей хлебным пилильщиком, 2020 г.

Fig. 2. The interplay between stem solidness and wheat stem sawfly infestation, 2020

Таблица 1. Средние значения морфобиологических признаков для групп растений, заселенных и незаселенных личинками пилильщика, у 5 сортов яровой мягкой пшеницы в 2019 и 2020 г.

Table 1. Agronomic characters of infested and noninfested plants of 5 spring bread wheat cultivars averaged for 2019 and 2020

Признак / Character	Группа растений / Group of plants		Разность / Difference
	незаселенные пилильщиком / not infested by wheat stem sawfly	заселенные пилильщиком / infested by wheat stem sawfly	
высота растения, см / plant height, cm	92,6	93,1	–0,5
длина колоса, см / spike length , cm	7,6	8,0	–0,4*
число колосков в колосе, штук / number of spikelets per spike, pcs	15,1	15,3	–0,2
озерненность колоса, штук / number of grains per spike, pcs	25,6	27,0	–1,4*
масса 1000 зерен, г / 1000 grain weight, g	38,7	36,3	2,4*
масса зерна колоса, г / grain weight per spike, g	1,00	0,98	0,02

Примечание: * – различия между группами значимы при $p > 0,95$

Note: * – differences are significant at $p > 0,95$

Таблица 2. Средние значения морфобиологических признаков для двух групп сестринских линий яровой мягкой пшеницы, различающихся по выполненности соломины, 2020–2021 гг.

Table 2. Agronomic characters in two groups of sister lines of spring bread wheat differing in stem solidness, averaged for 2020–2021

Признак / Trait	Группа выполненности соломины / Group of stem solidness		Разность / Difference
	Выполненная / solid	Полая / hollow	
выживаемость растений, % / survival rate, %	89	88	1
количество растений, штук/м^2 / number of plants per m^2, pcs	277	280	–3
количество стеблей, штук/м^2 / number of stems per m^2, pcs	422	412	10
коэффициент продуктивной кустистости / coefficient of productive tillering	1,59	1,52	0,07
биомасса растения, г / plant biomass, g	3,79	3,77	0,02
высота растения, см / plant height, cm	73	78	–5*
число колосков в колосе, штук / number of spikelets per spike, pcs	13,8	13,5	0,3
число стерильных колосков, штук / number of fertile spikelets per spike, pcs	1,4	1,6	–0,2
озерненность главного колоса, штук / number of grains per spike, pcs	28,5	29,2	–0,7
озерненность одного колоска, штук / number of grains per spikelet, pcs	2,06	2,17	–0,11*
масса зерна главного колоса, г / grain weight per spike, g	1,03	1,11	–0,08*
масса зерна побегов кущения, г / grain weight per tiller spike, g	0,47	0,36	0,11*
масса 1000 зерен, г / 1000 grain weight, g	35,7	37,4	–1,7*
Кхоз, % / harvest index, %	38,5	39,1	–0,6
урожайность, г/м^2 / yield, g/m^2	405	406	–1
содержание белка в зерне, % / protein content in grain, %	13,5	13,3	0,2
содержание клейковины в зерне, % / gluten content in grain, %	26,6	26,8	–0,2

Примечание: * – различия между группами значимы при $p > 0,95$

Note: * – differences are significant at $p > 0,95$

Обсуждение

Средняя за 2019 и 2020 г. заселенность стеблей пшеницы личинками пилильщика в конкурсном сортоиспытании яровой мягкой пшеницы (31%) находилась примерно на том же уровне (28%), что и в более ранних исследованиях (Stetsov, Dolmatova, 2013). Однако в наших экспериментах, в отличие от выполненных ранее, 7 из 12 генотипов обладали выполненной соломиной, а заселенность только по сортам с полой соломиной составила 57%, что практически вдвое выше, чем в более ранних исследованиях (Stetsov, Dolmatova, 2013).

Выявленные нами существенные отрицательные значения коэффициента корреляции Спирмена между индексом выполненности соломины и заселенностью стеблей пшеницы согласуются с общеизвестной закономерностью (Sherman et al., 2010).

Исследователи практически сразу обратили внимание на то, что условия года влияют на выраженность признака «выполненность соломины» (Platt, 1941). В недавних работах были обнаружены сорта пшеницы со стабильно высоким индексом выполненности соломины при испытании их в различных экологических точках (Subedi et al., 2021).

«Вклад» личинки пилильщика в снижение продуктивности заселенного растения варьирует от исследования к исследованию, поскольку замаскирован выбором самки хорошо развитого растения-хозяина с длинным стеблем (Buteler et al., 2009). Так, Г. Я. Стецов и Л. С. Долматова (Stetsov, Dolmatova, 2013) установили, что заселенные пилильщиком растения в среднем более высокорослы (+0,5…+7,1 см), с крупным (+0,3…+1,3 см, +0,4…+2,5 колосков) и озерненным (+0,8…+7,4 зерна) колосом, но меньшей массой 1000 зерен (–0,9…3,9 г). Наши результаты демонстрируют ту же закономерность, за исключением высоты растений и числа колосков в колосе.

Отсутствие негативного влияния выполненности соломины на урожайность и содержание белка и клейковины в зерне свидетельствует о перспективности включения данного признака в селекционные программы пшеницы. Снижение массы 1000 зерен и продуктивности главного колоса у линий с выполненной соломиной компенсировалось большей продуктивностью побегов кущения. Однако прибавка урожайности у линий с выполненной соломиной ни в один год исследования не выявлена, хотя опыт проводился на фоне естественной высокой численности насекомых.

Сорта с выполненной соломиной зачастую не получают широкого распространения, потому что обладают низким потенциалом урожайности и их использование дает преимущество только в годы с сильным повреждением растений пилильщиком (Szczepaniec et al., 2015). Стагнация в селекции на урожайность у сортов с выполненной соломиной, по сравнению с ростом, достигнутым у сортов с полой соломиной, в совокупности с внедрением приемов, снижающих потери зерна при уборке, замедлили распространение устойчивых к пилильщику сортов в Северной Америке (Weiss, Morrill, 1992).

Выполненность соломины – не единственная причина устойчивости растений к пилильщику. Даже сорта с полой соломиной в наших исследованиях различались более чем на 20% по количеству заселенных стеблей. Позднеспелые линии не заселяются пилильщиком, потому что в период откладки яиц их стебли еще недостаточно сформированы (Varella et al., 2015). По этой причине в исследованиях обнаружена ассоциация устойчивости с генами развития *Vrn* и *Ppd* (Sherman et al., 2010). Все устойчивые сорта с низким индексом выполненности соломины, выявленные нами в 2020 и 2021 г., выколашивались на 3–11-й дней позднее среднепозднего стандарта. Однако задержка колошения и позднеспелость непрактична по агрономическим причинам.

Механизмы устойчивости сводятся как к антиксенозу, когда насекомое отвергает устойчивое растение для откладки яиц, так и к антибиозу, когда происходит гибель личинки внутри растения. В исследовании A. S. Varella et al. (2017) 204 образца из 1409 демонстрировали устойчивость к пилильщику, причем половина из них сочетала антиксеноз и антибиоз, 19,6% образцов проявляли антиксеноз и 26,5% – антибиоз. Лишь у 41% устойчивых сортов была выполненная или частично выполненная соломина. Исследователи неоднократно обнаруживали устойчивые сорта с полой соломиной (Beres et al., 2013) и пытались выявить другой механизм устойчивости, не связанный с внутренней структурой соломины. В результате были идентифицированы участки хромосом, ассоциированные с низкой заселенностью стеблей пилильщиком (Varella et al., 2015).

Помимо устойчивости к пилильщику, сорта с выполненной соломиной содержат больше водорастворимых углеводов в стебле, что повышает их засухоустойчивость (Saint Pierre et al., 2010). Такие сорта эффективнее образуют каллус и дают больший выход зеленых растений при андрогенезе *in vitro* (Weigt et al., 2016). Эти особенности сортов с выполненной соломиной также могут быть использованы в селекции.

Заключение

Между выполненностью соломины и заселенностью стеблей пшеницы личинками пилильщика существует сильная отрицательная связь (r_s = –0,77…–0,80). Выполненность соломины не сказывается отрицательно на урожайности и содержании белка и клейковины в зерне. В качестве источников признака «выполненная соломина» рекомендуется использовать следующие сорта: ‘Ершовская 33’, ‘Изера’, ‘Квинтус’, ‘КВС Аквилон’, ‘КВС 3.13’, ‘Тибальт’, ‘WW-4’, ‘Cunningham’, ‘KW 240-3-1’3, ‘Lillian’, ‘Sparrow’.

References / Литература

Beres B.L., Cárcamo H.A., Byers J.R., Clarke F.R., Pozniak C.J., Basu S.K. et al. Host plant interactions between wheat germplasm source and wheat stem sawfly *Cephus cinctus* Norton (Hymenoptera: Cephidae) I. Commercial cultivars. *Canadian Journal of Plant Science*. 2013;93(4):607-617. DOI: 10.4141/cjps2012-088

Beres B.L., Cárcamo H.A., Weaver D.K., Dosdall L.M., Evenden M.L., Hill B.D. et al. Integrating the building blocks of agronomy and biocontrol into an IPM strategy for wheat stem sawfly. *Prairie Soils and Crops Journal*. 2011;(4):54-65.

Buteler M., Weaver D.K., Peterson R.K.D. Oviposition behavior of the wheat stem sawfly when encountering plants infested with cryptic conspecifics. *Environmental Entomology*. 2009;38(6):1707-1715. DOI: 10.1603/022.038.0624

Cook J.P., Weaver D.K., Varella A.C., Sherman J.D., Hofland M.L., Heo H.-Y. et al. Comparison of three alleles at a major solid stem QTL for wheat stem sawfly resistance and agronomic performance in hexaploid wheat.

Crop Science. 2019;59(4):1639-1647. DOI: 10.2135/cropsci2019.01.0009

Cook J.P., Wichman D.M., Martin J.M., Bruckner P.L., Talbert L.E. Identification of microsatellite markers associated with a stem solidness locus in wheat. *Crop Science*. 2004;44(4):1397-1402.

Dolmatova L.S. Biological peculiarities of pedicellate corn sawfly (*Cephus pygmaeus* L.) in the conditions of Altai Ob region. *Vladimirskiy zemledelets = Vladimir Agriculturist*. 2016;4(78):38-41. [in Russian] (Долматова Л.С. Биологические особенности стеблевого хлебного пилильщика (*Cephus pygmaeus* L.) в условиях Алтайского Приобья. *Владимирский земледелец*. 2016;4(78):38-41).

Farstad C.W., Jacobson L.A. Manual for sawfly control workers in Alberta. Dominion Department of Agriculture – Science Service. Division of Entomology. Mimeographed Contribution 16. Ottawa: Dominion Department of Agriculture; 1945.

Hayat M.A., Martin J.M., Lanning S.P., McGuire C.F., Talbert L.E. Variation for stem solidness and its association with agronomic traits in spring wheat. *Canadian Journal of Plant Science*. 1995;75(4):775-780. DOI: 10.4141/cjps95-131

Holmes N.D. The effect of the wheat stem sawfly, *Cephus cinctus* (Hymenoptera: Cephidae) on the yield and quality of wheat. *The Canadian Entomologist*. 1977;109(12):1591-1598. DOI: 10.4039/Ent1091591-12

Krupnov V.A., Kasatov V.I. Methods of identification of wheat varieties with resistance to stem sawfly (Metody vyyavleniya form pshenitsy, ustoychivykh k khlebnomu pililshchiku). *Selektsiya i semenovodstvo = Plant Breeding and Seed Production*. 1977;6:59-60. [in Russian] (Крупнов В.А., Касатов В.И. Методы выявления форм пшеницы, устойчивых к хлебному пилильщику. *Селекция и семеноводство*. 1977;6:59-60).

Lanning S.P., Fox P.D., Elser J., Martin J.M., Blake N.K., Talbert L.E. Microsatellite markers associated with a secondary stem solidness locus in wheat. *Crop Science*. 2006;46(4):1701-1703. DOI: 10.2135/cropsci2005.10-0379

Methods of state variety trials for agricultural crops (Metodika gosudarstvennogo sortoispytaniya selskokhozyaystvennykh kultur). Moscow: Kolos; 1985. [in Russian] (Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Москва: Колос; 1985).

Platt A.W. The influence of some environmental factors on the expression of the solid stem character in certain wheat varieties. *Scientific Agriculture*. 1941;22(3):139-151. DOI: 10.4141/sa-1941-0072

Platt A.W., Farstad C.W., Callenbach J.A. The reaction of Rescue wheat to sawfly damage. *Scientific Agriculture*. 1948;28(4):154-161. DOI: 10.4141/sa-1948-0026

Saint Pierre C., Trethowan R., Reynolds M. Stem solidness and its relationship to water-soluble carbohydrates: association with wheat yield under water deficit. *Functional Plant Biology*. 2010;37(2):166-174. DOI: 10.1071/FP09174

Sherman J.D., Blake N.K., Martin J.M., Kephart K.D., Smith J., Clark D.R. et al. Agronomic impact of a stem solidness gene in near-isogenic lines of wheat. *Crop Science*. 2015;55(2):514-520. DOI: 10.2135/cropsci2014.05.0403

Sherman J.D., Weaver D.K., Hofl M.L., Sing S.E., Buteler M., Lanning S.P. et al. Identification of novel QTL for sawfly resistance in wheat. *Crop Science*. 2010;50(1):73-86. DOI: 10.2135/cropsci2009.03.0145

Stetsov G.Ya., Dolmatova L.S. Biology and harmfulness of wheat stem sawfly in the Altai Priobye (the Ob river area). *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2013;5(103):063-066. [in Russian] (Стецов Г.Я., Долматова Л.С. Биология и вредоносность стеблевого хлебного пилильщика в условиях Приобья Алтайского края. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2013;5(103):063-066).

Stoa T.E. Rescue wheat. *North Dakota Agricultural Experiment Station Bimonthly Bulletin*. 1947;10(2):43-45.

Subedi M., Cárcamo H.A., Knodel J.J., Weaver D.K., Cuthbert R.D., Pozniak C.J. et al. Stability analysis of stem solidness, grain yield, and grain protein concentration in spring wheat. *Canadian Journal of Plant Science*. 2021;101(4):456-475. DOI: 10.1139/cjps-2020-0089

Szczepaniec A., Glover K.D., Berzonsky W. Impact of solid and hollow varieties of winter and spring wheat on severity of wheat stem sawfly (Hymenoptera: Cephidae) infestations and yield and quality of grain. *Journal of Economic Entomology*. 2015;108(5):2316-2323. DOI: 10.1093/jee/tov207

Varella A.C., Weaver D.K., Cook J.P. Blake N.K., Hofland M.L., Lamb P.F. et al. Characterization of resistance to the wheat stem sawfly in spring wheat landrace accessions from targeted geographic regions of the world. *Euphytica*. 2017;213(7):153. DOI: 10.1007/s10681-017-1945-x

Varella A.C., Weaver D.K., Sherman J.D., Blake N.K., Heo H.Y., Kalous J.R. et al. Association analysis of stem solidness and wheat stem sawfly resistance in a panel of North American spring wheat germplasm. *Crop Science*. 2015;55(5):2046-2055. DOI: 10.2135/cropsci2014.12.0852

Weigt D., Kiel A., Nawracała J., Pluta M., Łacka A. Solid-stemmed spring wheat cultivars give better androgenic response than hollow-stemmed cultivars in anther culture. *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 2016;52(6):619-625. DOI: 10.1007/s11627-016-9793-2

Weiss M.J., Morrill W.L. Wheat stem sawfly (Hymenoptera: Cephidae) revisited. *American Entomologist*. 1992;38(4):241-245. DOI: 10.1093/ae/38.4.241

Информация об авторах

Сергей Борисович Лепехов, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий, 656910 Россия, Барнаул, Научный городок, 35, sergei.lepehov@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-1561-6345

Вадим Андреевич Петин, младший научный сотрудник, Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий, 656910 Россия, Барнаул, Научный городок, 35, 999.source.z@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-6175-9510

Мария Васильевна Чебатарева, младший научный сотрудник, Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий», 656910 Россия, Барнаул, Научный городок, 35, masha.vorotintseva@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-8799-0681

Information about the authors

Sergey B. Lepekhov, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Federal Altai Scientific Centre of Agro-BioTechnologies, 35 Nauchny Gorodok, Barnaul 656910, Russia, sergei.lepehov@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-1561-6345

Vadim A. Petin, Associate Researcher, Federal Altai Scientific Centre of Agro-BioTechnologies, 35 Nauchny Gorodok, Barnaul 656910, Russia, 999.source.z@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-6175-9510

Maria V. Chebatareva, Associate Researcher, Federal Altai Scientific Centre of Agro-BioTechnologies, 35 Nauchny Gorodok, Barnaul 656910, Russia, masha.vorotintseva@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-8799-0681

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 13.12.2021; одобрена после рецензирования 28.01.2022; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 13.12.2021; approved after reviewing on 28.01.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Научная статья
УДК 634.75:577.2:632.4
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-208-213

CC BY

Анализ наследования маркера SCAR-R1A, сцепленного с геном *Rpf1* устойчивости к фитофторозной корневой гнили, в гибридном потомстве земляники

А. С. Лыжин, И. В. Лукъянчук

Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, Мичуринск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Александр Сергеевич Лыжин, Ranenburzhetc@yandex.ru

Актуальность. Устойчивость к патогенам – важный селекционный признак сорта. Опасным заболеванием земляники является фитофторозная корневая гниль (*Phytophthora fragariae* var. *fragariae* Hickman). Выявление закономерностей наследования генетических детерминант устойчивости и идентификация перспективных генотипов является важным этапом селекционной работы по созданию устойчивых к фитофторозу сортов. Цель исследования – выявление закономерностей наследования маркера SCAR-R1A, сцепленного с геном *Rpf1* устойчивости к фитофторозной корневой гнили, в гибридном потомстве земляники.
Материалы и методы. Объектами исследования служили сорта земляники 'Былинная', 'Олимпийская надежда', 'Привлекательная', 'Фейерверк', а также гибридные сеянцы комбинаций скрещивания Былинная × Олимпийская надежда, Былинная × Фейерверк, Олимпийская надежда × Былинная, Привлекательная × Былинная, Фейерверк × Былинная. Для идентификации гена *Rpf1* использовали доминантный маркер SCAR-R1A.
Результаты и выводы. В гибридной комбинации Былинная × Олимпийская надежда количество сеянцев с предполагаемым аллелем резистентности *Rpf1* (маркер SCAR-R1A присутствует) составило 33,3% от общего количества форм, в комбинации Былинная × Фейерверк – 37,2%, комбинации Олимпийская надежда × Былинная – 39,4%, комбинации Привлекательная × Былинная – 39,6%, комбинации Фейерверк × Былинная – 36,2%. Среднее количество сеянцев с аллелем *Rpf1* по изучаемым комбинациям скрещивания составило 37,1%. Оценка соответствия фактического расщепления теоретическому по критерию χ^2 подтвердила моногенный характер наследования изучаемого признака и соотношение частот наследования маркерных фрагментов гена *Rpf1* как 1 : 1, следовательно все идентифицированные сеянцы с предполагаемым аллелем *Rpf1* характеризуются гетерозиготным генотипом (*Rpf1rpf1*). Выявлены перспективные для вовлечения в селекционный процесс гибридные сеянцы земляники: 62-41 (Былинная × Фейерверк), 65-17, 65-24 (Олимпийская надежда × Былинная), 69-29 (Фейерверк × Былинная).

Ключевые слова: молекулярные маркеры, маркер-опосредованная селекция, генотип, гены устойчивости

Благодарности: работа выполнена в рамках Государственного задания согласно тематическому плану ФНЦ имени И.В. Мичурина по проекту № 0646-2019-0001 «Провести мобилизацию новых генотипов из других регионов произрастания, комплексную оценку генофонда плодовых, ягодных, нетрадиционных, цветочных культур по важнейшим селекционно-значимым признакам и геномный анализ гибридных сеянцев при интрогрессивной гибридизации с целью выделения перспективных генотипов для дальнейшего селекционного использования».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Анализ наследования маркера SCAR-R1A, сцепленного с геном *Rpf1* устойчивости к фитофторозной корневой гнили, в гибридном потомстве земляники. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022; 183(1):208-213. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-208-213

© Лыжин А.С., Лукъянчук И.В., 2022

BRIEF REPORTS

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-208-213

Analysis of the inheritance of the marker SCAR-R1A, linked to the *Rpf1* red stele root rot resistance gene, in strawberry hybrid progeny

Alexander S. Lyzhin, Irina V. Luk'yanchuk

I.V. Michurin Federal Science Center, Michurinsk, Russia

Corresponding author: Alexander S. Lyzhin, Ranenburzhetc@yandex.ru

Background. Resistance to pathogens is an important breeding trait of a cultivar. Red stele root rot (*Phytophthora fragariae* var. *fragariae* Hickman) is a dangerous root disease. Revealing the patterns of resistance inheritance and identifying promising genotypes is an important stage in the development of strawberry cultivars resistant to red stele root rot. The purpose of the study was to identify patterns of inheritance for the SCAR-R1A marker, linked to the *Rpf1* red stele root rot resistance gene, in the strawberry hybrid combinations.
Materials and methods. The target materials were the strawberry cultivars 'Bylinnaya', 'Olimpiyskaya Nadezhda', 'Privlekatelnaya' and 'Feyyerverk', and hybrid seedlings of the cross combinations Bylinnaya × Olimpiyskaya Nadezhda, Bylinnaya × Feyyerverk, Olimpiyskaya Nadezhda × Bylinnaya, Privlekatelnaya × Bylinnaya, and Feyyerverk × Bylinnaya. The *Rpf1* gene was identified with the marker SCAR-R1A.
Results and conclusion. For the hybrid combination Bylinnaya × Olimpiyskaya Nadezhda, the percentage of seedlings with an *Rpf1* resistance allele was 33.3%. For the combination Bylinnaya × Feyyerverk, their percentage was 37.2%; for Olimpiyskaya Nadezhda × Bylinnaya, 39.4%; for Privlekatelnaya × Bylinnaya, 39.6%; and for Feyyerverk × Bylinnaya, 36.2%. The average percentage of seedlings with an *Rpf1* allele for the studied combinations was 37.1%. Assessment of the compliance between the observed segregation and theoretical one according to the χ^2 criterion confirmed the monogenic character of the studied trait and the Mendelian ratio of inheritance frequencies for the marker fragments of the *Rpf1* gene as 1 : 1. Therefore, all identified seedlings with an *Rpf1* allele are characterized by a heterozygous genotype. Strawberry hybrids promising for breeding were identified: 62-41 (Bylinnaya × Feyyerverk), 65-17, 65-24 (Olimpiyskaya Nadezhda × Bylinnaya), and 69-29 (Feyyerverk × Bylinnaya).

Keywords: molecular markers, marker-assisted selection, genotype, resistance genes

Acknowledgments: the research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of the I.V. Michurin FSC, Project No. 0646-2019-0001 "To conduct mobilization of new genotypes from other growing regions, complex assessment of the gene pools of fruit, berry, non-traditional and flower crops for the most important traits of breeding value, and genomic analysis of hybrid seedlings during introgressive hybridization in order to identify promising genotypes for further breeding".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Analysis of the inheritance of the marker SCAR-R1A, linked to *the Rpf1* red stele root rot resistance gene, in strawberry hybrid progeny. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):208-213. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-208-213

Введение

Устойчивость к грибным патогенам – одна из важнейших характеристик любого сорта растений. Земляника садовая (*Fragaria × ananassa* Duch.) восприимчива ко многим заболеваниям, поражающим все органы растений: листья, корни, цветки, плоды. Одними из наиболее опасных заболеваний растений земляники являются заболевания корневой системы. К их числу относится фитофторозная корневая гниль, возбудителем которой является облигатный фитопатоген из отдела *Oomycota* – *Phytophthora fragariae* var. *fragariae* Hickman (Adams et al., 2020; Xiao et al., 2021). Согласно перечню Европейско-средиземноморской организации по защите растений (EPPO) *P. fragariae* var. *fragariae* относится к карантинным патогенам класса A2 (Hughes et al., 2000).

У пораженных фитофторозом растений земляники происходит отмирание придаточных корней, более крупные (проводящие) корни оголяются, иссушаясь книзу («крысиный хвост»). Центральный цилиндр таких корней на продольном срезе имеет красный цвет, что является характерным диагностическим признаком заражения земляники *P. fragariae* var. *fragariae*. В пораженных тканях корня образуются ооспоры патогена. Наблюдается угнетение ростовых процессов и увядание растений (Sasnauskas et al., 2007; Newton et al., 2010).

Устойчивость к фитофторозной корневой гнили у сортов и гибридов земляники обусловлена наличием в геноме генов расоспецифической устойчивости, комплементарных генам авирулентности патогена (Van de Weg, 1997). В настоящее время считается, что у земляники существует не менее 11 генов устойчивости к *P. fragariae* var. *fragariae* (Adams et al., 2020), из которых наибольший вклад в формирование устойчивости вносят три гена: *Rpf1*, *Rpf2* и *Rpf3* (Whitaker, 2011).

Идентификация генетических детерминант устойчивости земляники к *P. fragariae* var. *fragariae* позволяет вести целенаправленный скрининг перспективных генотипов с использованием диагностических ДНК-маркеров. ДНК-маркеры позволяют не только с высокой эффективностью и надежностью идентифицировать локусы хозяйственно ценных признаков у исходных родительских форм, но и предсказать их наследование в гибридном потомстве (Rugienius et al., 2006; Oh et al., 2019). Для идентификации гена *Rpf1* устойчивости земляники к фитофторозному увяданию в рамках маркер-опосредованной селекции растений наиболее широко используется маркер SCAR-R1A, который был разработан на основании анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей ампликонов RAPD-маркера OPO-16C у устойчивых (форма Md683) и восприимчивых (сорт 'Senga Sengana') к фитофторозному увяданию генотипов земляники. Маркер SCAR-R1A локализован на расстоянии 3,0 сМ от гена *Rpf1* и характеризуется доминантным типом наследования. На электрофореграмме маркер SCAR-R1A представлен фрагментом размером 285 пн. У генотипов с рецессивным гомозиготным состоянием гена *Rpf1* (*rpf1rpf1*) данный продукт не амплифицируется (Haymes et al., 2000).

Целью исследования являлся молекулярно-генетический анализ гибридных комбинаций земляники по гену *Rpf1* устойчивости к фитофторозной корневой гнили для выявления закономерностей наследования и идентификации перспективных генотипов.

Материалы и методы

Исследования проведены в 2020–2021 гг. В качестве биологических объектов использованы исходные родительские формы земляники 'Былинная', 'Олимпийская надежда', 'Привлекательная', 'Фейерверк', а также гибридные сеянцы комбинаций скрещивания Былинная × Олимпийская надежда, Былинная × Фейерверк, Олимпийская надежда × Былинная, Привлекательная × Былинная, Фейерверк × Былинная общим количеством 183 генотипа. Скрещивание проводили методом искусственного опыления предварительно кастрированных цветков материнских растений пыльцой отцовских форм.

Экстракция тотальной ДНК генотипов земляники осуществлялась с использованием модифицированного CTAB-метода (Luk'yanchuk et al., 2018).

Для идентификации в гибридном потомстве земляники сеянцев с геном *Rpf1* устойчивости к фитофторозной корневой гнили использовали диагностический ДНК-маркер SCAR-R1A (For 5'-TGCATCATTAATGTAGAAGTCTTT-3, Rev 5'-TGATGCGACATACAAAAATATTAG-3) (Haymes et al., 2000).

Реакционная смесь общим объемом 15 мкл содержала 1,5 мМ Taq-буфера, 2,0 мМ смеси дезоксинуклеозидтрифосфатов, 2,5 мМ хлорида магния, 0,2 U Taq-полимеразы, 0,2 мкМ каждого праймера и 20 нг геномной ДНК. Все компоненты произведены фирмой Thermo Fisher Scientific (США).

Полимеразную цепную реакцию проводили в амплификаторе T100 (Bio-Rad, США) по следующей программе: начальная денатурация – 3 мин при 94°C, далее 25 циклов: 30 с при 94°C, 45 с при 60°C, 60 с при 72°C; далее финальная элонгация – 7 мин при 72°C.

Разделение продуктов амплификации проводили электрофоретическим методом в 2-процентном агарозном геле (буферная система – 1 × TBE). Определение размера ампликонов поводили с использованием Gene Ruler 100 bp DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific, США).

Результаты и обсуждение

В анализируемых комбинациях скрещивания донором аллеля резистентности гена *Rpf1* является сорт 'Былинная', который, согласно проведенным ранее исследованиям, характеризуется гетерозиготным генотипом (*Rpf1rpf1*). Сорта 'Олимпийская надежда', 'Привлекательная' и 'Фейерверк' имеют рецессивный гомозиготный генотип по гену *Rpf1* (*rpf1rpf1*) (Lyzhin, Luk'yanchuk, 2020). В связи с этим гибридные комбинации Былинная × Олимпийская надежда, Былинная × Фейерверк, Олимпийская надежда × Былинная, Привлекательная × Былинная, Фейерверк × Былинная соответствуют анализирующему типу скрещивания (Aa × aa) и теоретический выход сеянцев с аллелем резистентности *Rpf1* в генотипе должен составлять около 50%.

Результаты молекулярного скрининга показали, что в комбинации скрещивания Былинная × Олимпийская надежда количество сеянцев с маркером SCAR-R1A (сцеплен с аллелем резистентности *Rpf1*) составило 33,3% от общего количества форм, в комбинации Былинная × Фейерверк – 37,2%, комбинации Олимпийская надежда × Былинная – 39,4%, комбинации Привлекательная × Былинная – 39,6%, комбинации Фейерверк × Былинная – 36,2%. Пример идентификации приведен на рисунках 1, 2, результаты – в таблице.

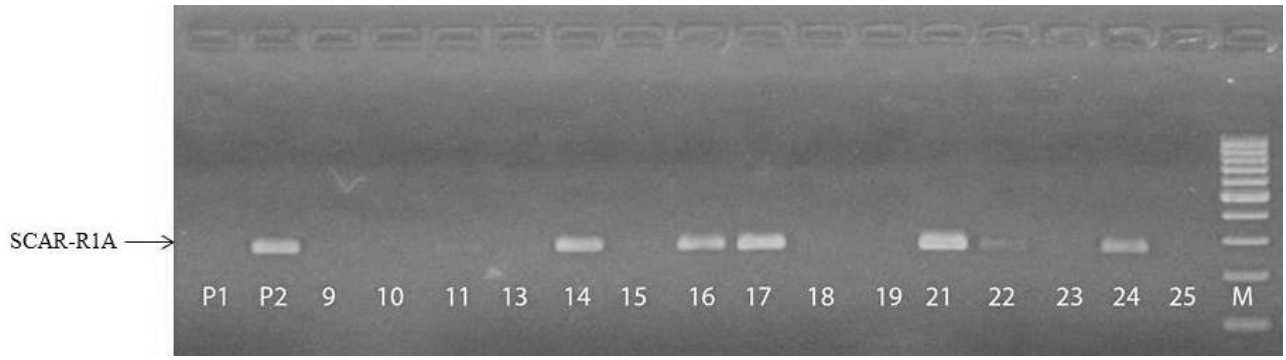


Рис. 1. Электрофоретический профиль маркера SCAR-R1A гибридных сеянцев земляники (комбинация скрещивания Олимпийская надежда × Былинная): P1 – 'Олимпийская надежда', **P2** – 'Былинная', **9–25** – гибридные сеянцы; **M** – маркер молекулярного веса ДНК

Fig. 1. Electrophoretic profile of the SCAR-R1A marker of strawberry hybrid seedlings (cross combination Olimpiyskaya Nadezhda × Bylinnaya): P1 – 'Olimpiyskaya Nadezhda', **P2** – 'Bylinnaya', **9–25** – hybrid seedlings; **M** – DNA molecular weight marker

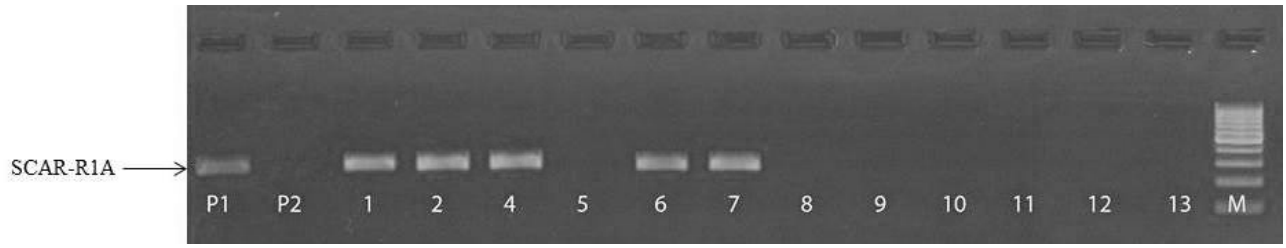


Рис. 2. Электрофоретический профиль маркера SCAR-R1A гибридных сеянцев земляники (комбинация скрещивания Былинная × Фейерверк): P1 – 'Былинная', **P2** – 'Фейерверк', **1–13** – гибридные сеянцы; **M** – маркер молекулярного веса

Fig. 2. Electrophoretic profile of the SCAR-R1A marker of strawberry hybrid seedlings (cross combination Bylinnaya × Feyyerverk): P1 – 'Bylinnaya', **P2** – 'Feyyerverk', **1–13** – hybrid seedlings; **M** – molecular weight marker

Таблица. Результаты анализа наследования маркерных фрагментов гена *Rpf1* в гибридных комбинациях земляники

Table. Results of the analysis of inheritance of marker fragments of the *Rpf1* gene in hybrid combinations of strawberry

Комбинация скрещивания / Cross combination	Количество сеянцев / Number of seedlings					χ^2 1 : 1
	Всего / Total	Предполагаемый генотип *Rpf1rpf1* / Putative genotype *Rpf1rpf1*		Предполагаемый генотип *rpf1rpf1* / Putative genotype *rpf1rpf1*		
	шт. / pc.	шт. / pc.	%	шт. / pc.	%	
Былинная × Фейерверк	43	16	37,2	27	62,8	2,813
Олимпийская надежда × Былинная	33	13	39,4	20	60,6	1,484
Привлекательная × Былинная	48	19	39,6	29	60,4	2,083
Фейерверк × Былинная	47	17	36,2	30	63,8	3,596

Наибольшее количество гибридных сеянцев с предполагаемым геном *Rpf1* идентифицировано в комбинации скрещивания Привлекательная × Былинная (39,6%), наименьшее – в комбинации скрещивания Былинная × Олимпийская надежда (33,3%). Среднее количество сеянцев с идентифицированным маркерным фрагментом аллеля резистентности *Rpf1* в геноме по изучаемым комбинациям скрещивания составило 37,1%. При этом необходимо отметить, что максимальное отклонение от среднего в большую сторону составило 6,7%, в меньшую – 10,3%, что свидетельствует о стабильности наследования данного признака.

Оценка соответствия фактического расщепления теоретическому по критерию χ^2 подтвердила моногенный характер наследования маркерных фрагментов гена *Rpf1* и соотношение частот встречаемости аллелей маркера SCAR-R1A как 1 : 1 при уровне значимости 0,05. Так как комбинация скрещивания Былинная × Олимпийская надежда представлена 12 генотипами, то расчетное значение критерия χ^2 (1,332) является приблизительным вследствие малого количества гибридных сеянцев.

Полученные результаты подтверждают данные молекулярно-генетического анализа о предполагаемом гетерозиготном состоянии гена *Rpf1* у сорта 'Былинная' и рецессивном гомозиготном – у сортов 'Олимпийская надежда', 'Привлекательная' и 'Фейерверк'.

Использование сорта 'Былинная' (донор аллеля *Rpf1*) в качестве материнской или отцовской формы существенного влияния на выход сеянцев с геном *Rpf1* не оказало. При использовании сорта 'Былинная' в качестве материнской формы среднее количество сеянцев с маркером SCAR-R1A, сцепленным с геном *Rpf1*, составило 35,2%; при использовании сорта 'Былинная' в качестве опылителя – 38,4%.

Среди идентифицированных сеянцев с предполагаемым аллелем резистентности *Rpf1* наибольший интерес представляют формы, дополнительно характеризующиеся комплексом других хозяйственно ценных признаков. К числу таких форм относятся отборные сеянцы 62-41 (Былинная × Фейерверк), 65-17, 65-24 (Олимпийская надежда × Былинная), 69-29 (Фейерверк × Былинная), обладающие высоким уровнем адаптации к абиотическим (неблагоприятные факторы осенне-зимнего периода, высокие температуры и недостаток влаги в период вегетации) и биотическим стрессорам (мучнистая роса, белая и бурая пятнистости листьев), высокой продуктивностью, ценными товарно-потребительскими качествами и улучшенным биохимическим составом плодов (Lyzhin, Luk'yanchuk, 2020, 2021).

Так как расщепление в изучаемых гибридных комбинациях соответствовало математической модели 1 : 1, то можно предположить, что все идентифицированные сеянцы с аллелем резистентности *Rpf1* имеют гетерозиготный генотип (*Rpf1rpf1*). При этом актуальной задачей является получение форм земляники с доминантным гомозиготным генотипом (*Rpf1Rpf1*), что позволит при использовании их в гибридизации получать до 100% устойчивых сеянцев. Как отмечает Isabelle O. Baumgartner et al. (2015), использование в скрещивании гомозиготных форм теоретически позволит избежать необходимости проведения фенотипического или генотипического анализа гибридного потомства по селектируемому признаку, тем самым сократив время анализа, трудовые и финансовые затраты. Для получения форм земляники с доминантным гомозиготным генотипом будут проведены гибридизация гетерозиготных по гену *Rpf1* генотипов и последующий скрининг гибридного потомства с помощью маркера SCAR-R1A.

Заключение

Таким образом, проанализировано наследование в гибридном потомстве земляники садовой гена *Rpf1* устойчивости к фитофторозной корневой гнили. В среднем по изучаемым комбинациям скрещивания количество сеянцев с аллелем резистентности *Rpf1* в геноме составило 37,1%. Максимальное количество выявлено в комбинации скрещивания Привлекательная × Былинная (39,6%), минимальное – в комбинации скрещивания Былинная × Олимпийская надежда (33,3%).

Идентифицированы перспективные для вовлечения в селекционный процесс гибридные формы земляники, характеризующиеся сочетанием генетически детерминированной устойчивости к фитофторозной корневой гнили (генотип *Rpf1rpf1*) с комплексом других хозяйственно ценных признаков: 62-41 (Былинная × Фейерверк), 65-17, 65-24 (Олимпийская надежда × Былинная), 69-29 (Фейерверк × Былинная).

References / Литература

Adams T.M., Armitage A.D., Sobczyk M.K., Bates H.J., Tabima J.F., Kronmiller B.A. et al. Genomic investigation of the strawberry pathogen *Phytophthora fragariae* indicates pathogenicity is associated with transcriptional variation in three key races. *Frontiers in Microbiology*. 2020;11:490. DOI: 10.3389/fmicb.2020.00490

Baumgartner I.O., Patocchi A., Frey J.E., Peil A., Kellerhals M. Breeding elite lines of apple carrying pyramided homozygous resistance genes against apple scab and resistance against powdery mildew and fire blight. *Plant Molecular Biology Reporter*. 2015;33:1573-1583. DOI: 10.1007/s11105-015-0858-x

Haymes K.M., Van de Weg W.E., Arens P., Maas J.L., Vosman B., Den Nijs A.P.M. Development of SCAR markers linked to a *Phytophthora fragariae* resistance gene and their assessment in European and North American strawberry genotypes. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2000;125(3):330-339. DOI: 10.21273/JASHS.125.3.330

Hughes K.J.D., Inman A.J., Cooke D.E.L. Comparative testing of nested PCR-based methods with bait-plant tests for detecting *Phytophthora fragariae* var. *fragariae* in infected strawberry roots from fruit crops in the UK. *EPPO Bulletin*. 2000;30(3-4):533-538. DOI: 10.1111/j.1365-2338.2000.tb00942.x

Luk'yanchuk I.V., Lyzhin A.S., Kozlova I.I. Analysis of strawberry genetic collection (*Fragaria* L.) for *Rca2* and *Rpf1* genes with molecular markers. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(7):795-799. DOI: 10.18699/VJ18.423

Lyzhin A., Luk'yanchuk I. Analysis of polymorphism of strawberry genotypes (*Fragaria* L.) according to the strawberry red root spot resistance gene *Rpf1* for identification of strawberry forms promising for breeding and horticulture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of Belarus. Agrarian Series*. 2020;58(3):311-320. [in Russian] (Лыжин А.С., Лукьянчук И.В. Анализ полиморфизма генотипов земляники (*Fragaria* L.) по гену устойчивости к фитофторозной корневой гнили *Rpf1* для идентификации перспективных для селекции и садоводства форм. *Весці Нацыянальнай акадэміі навук Беларусі. Серыя аграрных навук*. 2020;58(3):311-320.) DOI: 10.29235/1817-7204-2020-58-3-311-320

Lyzhin A., Luk'yanchuk I. Marker-assisted screening of promising forms in the strawberry breeding. *E3S Web of Conferences*. 2021;254:03002. DOI: 10.1051/e3sconf/202125403002

Newton A.C., Duncan J.M., Augustin N.H., Guy D.C., Cooke D.E.L. Survival, distribution and genetic variability of inoculum of the strawberry red core pathogen, *Phytophthora fragariae* var. *fragariae*, in soil. *Plant Pathology*. 2010;59(3):472-479. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2010.02273.x

Oh Y., Zurn J.D., Bassil N., Edger P.P., Knapp S.J., Whitaker V.M. et al. The strawberry DNA testing handbook. *American Society for Hortcultural Science*. 2019;54(12):2267-2270. DOI: 10.21273/HORTSCI14387-19

Rugienius R., Siksnianas T., Stanys V., Gelvonauskienė D., Bendokas V. Use of RAPD and SCAR markers for identification of strawberry genotypes carrying red stele (*Phytophtora fragariae*) resistance gene *Rpf1*. *Agronomy Research*. 2006;4:335-339

Sasnauskas A., Rugienius R., Gelvonauskienė D., Zalunskaitė I., Stanienė G., Siksnianas T. et al. Screening of strawberries with the red stele (*Phytophthora fragariae*) resistance gene *Rpf1* using sequence specific DNA markers. *Acta Horticulturae*. 2007;760:165-169. DOI: 10.17660/ActaHortic.2007.760.21

Van de Weg W.E. A gene-for-gene model to explain interactions between cultivars of strawberry and races of *Phytophthora fragariae* var. *fragariae*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1997;94(3-4):445-451. DOI: 10.1007/s001220050435

Whitaker V.M. Applications of molecular markers in strawberry. *Journal of Berry Research*. 2011;1(3):115-127. DOI: 10.3233/BR-2011-013

Xiao J.R., Chung P.C., Wu H.Y., Phan Q.H., Yeh J.L.A., Hou M.T.K. Detection of strawberry diseases using a convolutional neural network. *Plants*. 2021;10(1):31. DOI: 10.3390/plants10010031

Информация об авторах

Александр Сергеевич Лыжин, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, 393760 Россия, Тамбовская обл., Мичуринск, ул. Мичурина, 30, Ranenburzhetc@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-9770-8731

Ирина Васильевна Лукъянчук, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, 393760 Россия, Тамбовская обл., Мичуринск, ул. Мичурина, 30, irina.lk2011@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-1626-840X

Information about the authors

Alexander S. Lyzhin, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, I.V. Michurin Federal Science Center, 30 Michurina St., Michurinsk, Tambov Province 393760, Russia, Ranenburzhetc@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-9770-8731

Irina V. Luk'yanchuk, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, I.V. Michurin Federal Science Center, 30 Michurina St., Michurinsk, Tambov Province 393760, Russia, irina.lk2011@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-1626-840X

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 10.09.2021; одобрена после рецензирования 24.01.2022; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 10.09.2021; approved after reviewing on 24.01.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

ОБЗОРЫ

Научная статья
УДК 573.6.086.835:633/635
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-214-223

CC BY

Биоактивные пептиды и антипитательные вещества нута: характеристика и свойства (обзор)

М. Ахангаран[1], Д. А. Афанасьев[2], И. М. Чернуха[2], Н. Г. Машенцева[1], М. Гаравири[1]

[1] *Московский государственный университет пищевых производств, Москва, Россия*

[2] *Федеральный научный центр пищевых систем им. В.М. Горбатова Российской академии наук, Москва, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Дмитрий Алексеевич Афанасьев, dmitr.afanasjew2010@yandex.ru

Бобовые культуры – богатый источник клетчатки, белков, витаминов и минералов. Нут (*Cicer arietinum* L.) – третье по мировой значимости бобовое растение, обладающее высокой питательной ценностью и содержащее множество биологически активных соединений, включая биологически активные пептиды. Биоактивные пептиды семян нута обладают антиоксидантной, АПФ-ингибирующей, гипохолестеринемической, антигипертензивной, противомикробной, антитромботической, иммуномодулирующей, опиоидной активностями, а также способностью связывать минералы. Но несмотря на высокие питательные свойства, семена нута обладают антипитательными факторами, замедляющими переваривание и всасывание многих компонентов пищи. Исследования показали, что кулинарная обработка, предварительное проращивание или ферментация эффективно снижают содержание неусвояемых компонентов в нуте.

В данной статье представлен обзор исследований, направленных на изучение биологически активных пептидов, полученных из семян нута, и путей их образования, а также способов элиминации антипитательных факторов нута.

Ключевые слова: бобовые культуры, *Cicer arietinum* L., пищевая и биологическая ценность, биологическая активность, ферментация

Благодарности: работа выполнена в рамках темы ПФНИ № 2019-0008 Государственного задания ФНЦ пищевых систем им. В.М. Горбатова.

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

Для цитирования: Ахангаран М., Афанасьев Д.А., Чернуха И.М., Машенцева Н.Г., Гаравири М. Биоактивные пептиды и антипитательные вещества нута: характеристика и свойства (обзор). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):214-223. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-214-223

© Ахангаран М., Афанасьев Д.А., Чернуха И.М., Машенцева Н.Г., Гаравири М., 2022

SURVEYS

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-214-223

Bioactive peptides and antinutrients in chickpea: description and properties (a review)

Mahboobeh Ahangaran[1], Dmitry A. Afanasev[2], Irina M. Chernukha[2], Natalya G. Mashentseva[1], Mahmud Gharaviri[1]

[1] *Moscow State University of Food Production, Moscow, Russia*

[2] *V.M. Gorbatov Federal Center for Food Systems of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

Corresponding author: Dmitry A. Afanasev, dmitr.afanasjew2010@yandex.ru

Legumes are a rich source of many different biologically active substances, such as fiber, proteins, vitamins and minerals. Chickpea (*Cicer arietinum* L.) is the third most important leguminous plant in the world: it has high nutritional value and is a source of a wide range of bioactive compounds. Bioactive peptides of chickpea seeds have antioxidant, ACE-inhibiting, cholesterol-lowering, antihypertensive, antimicrobial, antithrombotic, immunomodulatory, and opioid activities as well as the ability to bind minerals. But despite the benefits and high nutritional value, chickpea seeds contain antinutrients that reduce their nutritional and biological advantages. These antinutritional factors include condensed tannins, raffinose, and phytic acid. Research has shown that cooking, pregermination or fermentation can effectively reduce the indigestible content of chickpea seeds. For this purpose, it is recommended to use certain physical, chemical or biological methods: heat treatment, soaking and/or germination, enzymatic hydrolysis, irradiation, etc.
This review article presents the world's results of research aimed at studying bioactive chickpea peptides derived from chickpea seeds and ways of their formation as well as methods for elimination of antinutritional factors.

Keywords: legumes, *Cicer arietinum* L., food and biological value, biological activity, fermentation

Acknowledgments: the article is published as part of the research topic No. 2019-0008 of the Fundamental Scientific Research Program under the State Task assigned to the V.M. Gorbatov Federal Research Center for Food Systems.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Ahangaran M., Afanasev D.A. Chernukha I.M., Mashentseva N.G., Gharaviri M. Bioactive peptides and antinutrients in chickpea: description and properties (a review). *Proceedings on applied botany, genetics and breeding*. 2022;183(1):214-223. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-214-223

Введение

Бобовые культуры принадлежат к семейству Leguminosae, или Fabaceae, и считаются одними из самых значимых сельскохозяйственных растений в мире после зерновых. Они произрастают на площади более 180 млн га, что составляет 12–15% посевных площадей Земли (Meena et al., 2015). Бобовые имеют особые питательные свойства. Они являются богатым источником белка, клетчатки, минералов (включая магний и калий), витаминов группы В и полифенолов, а также считаются продуктами с низким гликемическим индексом (Rebello et al., 2014). Отдавая дань существенной роли бобовых в обеспечении питательными продуктами населения мира, 2016 г. был провозглашен ООН и ФАО «Годом бобовых». Среди наиболее распространенных зерновых бобовых культур – фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris* L.), горох посевной (*Pea sativum* L.), нут бараний (*Cicer arietinum* L.), чечевица пищевая (*Lens culinaris* Medik.), соя культурная (*Glycine max* L.), люпин изменчивый (*Lupinus mutabilis* L.) и арахис обыкновенный (*Arachis hypogaea* L.) (Pina-Pérez, Ferrús-Pérez et al., 2018; Murphy et al., 2018). На семена нута возлагаются большие надежды как на источник значительного содержания белков, пищевых волокон и биологически активных соединений (Chen et al., 2015).

Нут

Нут (*C. arietinum*) является одной из самых древних и потребляемых бобовых культур во всем мире. Это однолетняя культура, хорошо приспособленная к мягкому и сухому климату, с высокой устойчивостью к жарким условиям при достаточном количестве влаги в почве, предпочитающая регионы с умеренным климатом (Wallace et al., 2016; Bulbula, Urga, 2018).

Родиной нута считается юго-восточные регионы Турции, откуда по Великому шелковому пути эта культура распространилась по миру, завоевывая признание в первую очередь в странах Ближнего Востока и Индостана. В 2004 г. 45 стран, активно производивших нут, в совокупности произвели более 8,6 млн тонн. Индия являлась ведущим производителем нута; на нее приходилось около 66,19% мирового производства и 86,03% объема производства в странах Азии. Далее следовали Австралия и Турция (Kaur, Prasad, 2021), за ней шли Пакистан и Иран примерно с 6% и 4% мирового производства соответственно. Напротив, Канада и США вносили очень незначительный вклад в общее количество производимого нута. На эти страны приходилось примерно по 1% мирового производства (Agriculture & Agri-Food Canada, 2004; Smith, Jimmerson, 2005). В 2019 г. ситуация изменилась. Статус наиболее активных производителей нута сохранился для Индии, Австралии и Турции. Далее следуют Россия, США, Эфиопия, Мьянма, Мексика, Пакистан и Канада (рис. 1).

В странах бывшего СССР нут популярен в Молдове, Казахстане, на Кавказе и в Средней Азии. В России основные регионы – производители нута – Саратовская, Волгоградская, Оренбургская, Самарская и Ростовская области. К 2019 г. в данных субъектах было сосредоточено более 85% всех нутовых плантаций России, что обеспечило более 80% всего собранного нута по стране.

Существует много способов употребления нута. Наиболее часто семена нута употребляют в свежем и термически обработанном виде, используя для приготовления проростки, семена и иногда цветы.

Продукты переработки нута находят широкое применение в мясной, молочной, кондитерской, хлебобулочной и других отраслях пищевой промышленности, где используются для формирования текстуры и консистенции готовых пищевых продуктов. Также следует отметить, что рациональность применения семян нута и продуктов его переработки в отраслях пищевой промышленности определяется биологической ценностью и функциональными свойствами его белков.

Некоторые микроорганизмы, выделенные из семян свежего нута, такие как *Limosilactobacillus fermentum* Beij., *Leuconostoc mesenteroides* Tsenk. и *Hansenula silvicola* Wicker., а также из нутового дрожжевого хлеба, такие как *Enterococcus mundtii* Coll., *Enterococcus casseliflavus* Their. and Jouh., *Fructilactobacillus sanfranciscensis* Kl. and Sugih., *Saccharomyces cerevisiae* Mey., *Lactiplantibacillus plantarum* subsp. *plantarum* Orla-Jen., *Weissella viridescens* Coll., *Loigolactobacillus bifermentans* Kand., *Pediococcus urinaeequi* Mee., *Streptococcus salivarius* subsp. *thermophilus* Orla-Jen.,

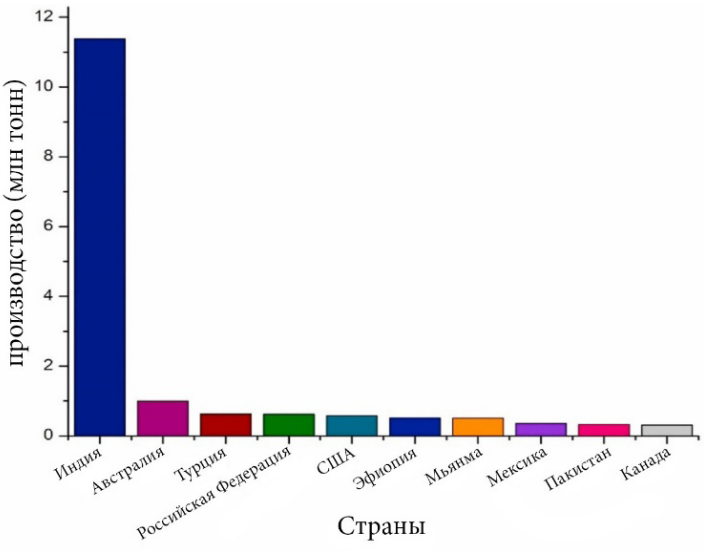


Рис. 1. Мировой экспорт нута в 2019 г.

Fig. 1. World exports of chickpea in 2019

Lactobacillus lactis subsp. *cremoris* List., широко используются для ферментации пищевых продуктов, так как многие из них обладают высокой протеолитической активностью. Так, использование нутовой муки и микроорганизмов, полученных из нута, в приготовлении теста положительно влияет на текстурные свойства и внешний вид хлеба, увеличивает выход теста. Нутовые семена или их экстракт также используются для ферментации свежего молока и приготовления йогуртовых продуктов.

Семена нута, обладая высоким содержанием белка, низким содержанием жира и натрия, не содержат холестерина и являются отличным источником как растворимой, так и нерастворимой клетчатки, сложных углеводов, витаминов, фолиевой кислоты и минералов, особенно кальция, фосфора, железа и магния, каротиноидов, витаминов группы В и др. Белки нута хорошо сбалансированы по аминокислотному составу. Высокое содержание аминокислот метионина и триптофана – отличительная черта семян нута (Kaur, Prasad, 2021).

Углеводы составляют большую часть семян нута (62–70%) и представлены в основном олигосахаридами (α-галактозидазой), подразделяющимися на две группы. Рафинозы, стахиозы и вербаскозы составляют первую группу, а ко второй относится галактозилциклит, имеющий сходство с цицеритом. Стахиоза и цицеритол содержатся в нуте в наибольшем количестве.

Другие соединения семян нута представлены такими полисахаридами, как крахмал (устойчивый (неперевариваемый) – 35% и доступный – 65%) и пищевые волокна (18–22%), из которых 4–8% растворимы, а 10–18% нерастворимы (Rachwa-Rosiak et al., 2015; Zhang Y. et al., 2017).

Несмотря на высокую пищевую и биологическую ценность, у нута есть ряд питательных и технологических проблем, таких как наличие антинутриентов, снижающих усвояемость крахмала, белков и жиров, а также длительное время и трудность приготовления. Его химический состав колеблется в зависимости от различных факторов, например от сорта и стадии зрелости, окружающей среды (в основном погодных условий) и агротехники. В некоторых исследованиях также подчеркиваются различия в физико-химическом составе этих бобовых (Rupérez, 1998). Эти различия могут быть связаны либо с внутренними факторами (в основном генетическими, которые частично ответственны за различия между сортами), либо с внешними факторами, такими как условия хранения, тип почвы, агрономические методы, климатические факторы и технологическая обработка.

Биологическая активность пептидов бобов нута

В семенах нута содержится множество биологически активных соединений, таких как фенолы, сапонины, ингибиторы трипсина (Kou et al., 2013; Ghribi et al., 2015), а также биоактивные пептиды.

Биоактивные пептиды растений выполняют широкий спектр функций, включая защиту самого растения от инфицирования патогенными микроорганизмами и регулирование его роста и развития. Кроме того, некоторые пептиды растительного происхождения играют ключевую роль в поддержании здоровья человека. С целью стимулирования потребления полезных биоактивных пептидов важной стратегией является повышение их концентрации в растительной пище путем совершенствования технологий растениеводства. Важно отметить, что на данный момент доступны многочисленные научные исследования по идентификации и характеристике биоактивных растительных пептидов (Belović et al., 2011; Ortiz-Martinez et al., 2014).

Основными запасными белками семян нута являются глобулины (56,0%), глютелины (18,1%), альбумины (12,0%) и проламин (2,8%) (Gupta, Bhagyawant, 2018). Ферментативная обработка белков нута приводит к образованию биоактивных пептидов. Биоактивные пептиды определяются как аминокислотные последовательности в белке, которые оказывают положительное влияние на функции организма и/или на здоровье человека в целом, обладая высокой пищевой ценностью. Эти пептиды могут регулировать важные функции организма посредством многочисленных биологически активностей (Sánchez, Vázquez, 2017). Гидролиз белков *in vitro* привел к открытию большого числа биоактивных гидролизатов и пептидов, хотя биодоступность многих из них еще предстоит установить. Тем не менее работа в этой области стремительно продвигается.

Антиоксидантная активность пептидов нута.

Образование нестабильных свободных радикалов, таких как супероксид и гидроксил (ОН), является одним из неизбежных последствий дыхания аэробных организмов. Данные радикалы способствуют разрушению клеток и тканей организма, образуя химические связи с внутриорганизменными веществами (Zhang J. et al., 2009). Являясь высокоактивными соединениями, свободные радикалы могут повреждать белки, вызывать мутацию ДНК, окислять фосфолипиды мембран и изменять липопротеины низкой плотности (ЛПНП). В последнее время особый интерес вызывает использование экстрактов или концентратов белков (биоактивных пептидов) в качестве антиоксидантов, поскольку они могут действовать как ингибиторы перекисного окисления липидов, активные связующие агенты свободных радикалов и хелатирующие агенты ионов переходных металлов, которые катализируют образование свободных радикалов (Ghribi et al., 2015). Антиоксидантные пептиды обычно содержат от 3 до 20 аминокислотных остатков, и их активность зависит от входящих аминокислот, последовательности и структуры (Pihlanto-Leppälä, 2000).

Антиоксидантная активность низкомолекулярных пептидов нута хорошо известна. Более того, данная активность может быть усилена после ферментативного гидролиза. Эти антиоксиданты пептидной природы могут оказывать влияние на снижение окислительного стресса и риска различных дегенеративных заболеваний, таких как рак, сердечно-сосудистые заболевания и воспалительные процессы, связанные с окислительным стрессом (Li et al., 2008).

Ингибирование ангиотензин-превращающего фермента (АПФ) пептидами нута.

АПФ – это фермент, который модулирует ренин-ангиотензиновую систему (РАС) и, следовательно, регулирует кровяное давление. Избыточный уровень АПФ влияет на развитие и прогрессирование гипертонии. При клиническом лечении гипертонии используются препараты, ингибирующие АПФ, но использование пептидов, полученных из растительных пищевых белков, рассматривается как естественная и эффективная альтернатива лекарствам (Aluko, 2008). Бобы нута являются многообещающим источником белка для получения биоактивных пептидов, обладающих антигипертензивным действием (Gupta, Bhagyawant, 2019), например гидролизат нута, полу-

ченный вследствие обработки пепсином (Sánchez-Chino et al., 2019).

Гипохолестеринемическая активность пептидов нута.

Современный образ жизни привел к увеличению потребления жиров и снижению потребления клетчатки, что приводит к высокому содержанию липидов в крови, а также к высоким концентрациям холестерина, которые могут оказывать негативный эффект на здоровье. Известно, что гиперлипидемия представляет собой фактор риска, связанный с различными сердечно-сосудистыми и метаболическими нарушениями, такими как ожирение, атеросклероз, ожирение печени, панкреатит, коронарная кардиопатия и др. По этой причине были проведены масштабные исследования биоактивных соединений, снижающих уровень содержания липидов в крови. Некоторые исследования показали, что потребление нута снижает уровень холестерина, триглицеридов и липопротеинов низкой плотности в крови, и это связано с высоким содержанием пищевых волокон и низким содержанием липидов в самом нуте (Jukanti et al., 2012). Из бобов нута был выделен пептид Вал-Фен-Вал-Арг-Асп, обладающий высокой гипохолестеринемической активностью, что было подтверждено методом *in vivo* (Shi et al., 2019).

Высвобождение пептидов

Биоактивные пептиды могут быть заключены в аминокислотной последовательности более крупного белка. Эти пептиды обычно состоят из 3–20 аминокислот и высвобождаются из исходного белка после деструкции. Есть три способа высвобождения таких пептидов (рис. 2):

Ферментация

Ферментация – один из старейших методов производства и сохранения пищевых продуктов. Этот процесс способствует улучшению органолептических свойств продукта, а также увеличивает срок годности. Широкий ассортимент ферментированных продуктов питания можно найти по всему миру, и некоторые из них производятся на промышленном уровне в дополнение к кустарному производству (Smid, Hugenholtz, 2010). Ферментация – это эффективный способ образования гидролизатов белков и биоактивных пептидов нута.

Молочнокислые бактерии (LAB) – большая группа бактерий, широко распространенных в природе и являющихся постоянными представителями нормофлоры человека. Они используются из-за своих технологических свойств и в качестве промышленно ценных микроорганизмов при производстве ферментированных продуктов питания, и как пробиотики (Savijoki et al., 2006).

Протеолитическая система молочнокислых бактерий, например *Lactococcus lactis* Lis., *L. helveticus* Orla-Jen. и *Lactobacillus delbrueckii* subsp. *bulgaricus* Orla-Jen., обладает протеиназами широкой специфичности, способствующими высвобождению большого числа различных олигопептидов (4–8 аминокислот) и пептидазами, расположенными внутри клетки, необходимыми для полной деградации накопленных пептидов (Singh et al., 2014). Выделение и идентификация микроорганизмов, полученных после спонтанной ферментации нута, очень важны для разработки специализированных заквасок. Штаммы, адаптированные к условиям для развития в нуте, имеют большое значение для стабилизации промышленного производства. Для идентификации бактерий рекомендуется использовать анализ нуклеотидных

Рис. 2. Различные методы получения биоактивных пептидов
Fig. 2. Various methods of obtaining bioactive peptides

1. in vivo во время переваривания пищеварительными ферментами, такими как трипсин;
2. in vivo при переваривании микробными ферментами;
3. in vitro во время обработки пищевых продуктов или ферментации протеолитическими растительными, животными и микробными ферментами или микроорганизмами с протеолитической активностью, например *Lactobacillus helveticus* Orla-Jen. (Möller et al., 2008).

последовательностей генов 16S рРНК и ПЦР метод с видоспецифическими праймерами (Boyaci Gunduz et al., 2020).

Также ферментация нута молочнокислыми микроорганизмами приводит к уменьшению количества пептидов и соответствующему увеличению общего количества свободных аминокислот (TFAA), что свидетельствует об интенсивном протеолизе белков и их производных, осу-

ществляемом как эндогенными ферментами, так и бактериальными протеазами. Биологическое подкисление, осуществляемое LAB, приводит к активации эндогенных протеаз, которые запускают первичный протеолиз, при котором высвобождаются полипептиды среднего размера. Далее эти пептиды подвергаются ферментации пептидазами LAB (Schettino et al., 2019).

Продукты ферментативного гидролиза белков содержат множество пептидов разной длины и аминокислотного состава. Таким образом, выделение и очистка биоактивных пептидов является важной частью процесса идентификации биоактивных пептидов и определения их физических и химических свойств, а также оценки их биологической активности (таблица). Биоактивные пептиды отделяют от продуктов гидролиза белков различными методами, включая методы мембранного разделения и хроматографию (Aluko, 2012).

Ферментативный гидролиз белков нута можно проводить на нутовой муке, нутовом белковом концентрате или белковых изолятах. Так, пептиды нута были образованы под действием ферментов алкалазы, α-химотрипсина, флаворзима, папаина, пепсина и трипсина либо отдельно, либо в виде композиций (Xu et al., 2020). Имеются данные по исследованию последовательностей пептидов, полученных из нута в процессе ферментолиза бромелайном. Два патента, CN106957833A и CN107383159A, приводят бромелайн в качестве потенциального фермента, используемого в производстве гидролизатов нута (Girón-Calle et al., 2010). Однако последовательности этих пептидов до конца не изучены.

Алкалаза и флавурзим – это коммерчески доступные протеолитические микробные ферменты, обычно используемые в производстве пищевых ингредиентов. В коммерческом масштабе протеазы, полученные из

Таблица. Некоторые базы данных для белковых/пептидных последовательностей и прогнозирования их биодоступности

Table. Selected databases for protein/peptide sequences and prediction of their bioavailability

Веб-сайт / Website	Название / Title	Базы данных / Database
www.bioware.ucd.ie www.uwm.edu.pl www.imtech.res.in	PeptideRanker BIOPEP AntiBP2	Predicting potential biological activity
www.uwm.edu.pl/biochemia/index.php/en/biopep www.pepbank.mgh.harvard.edu www.biopd.bjmu.edu.cn/ www.swepep.org www.erop.inbi.ras.ru www.milkampdb.org/ www.uniprot.org www.ncbi.nlm.nih.gov www.peptides.be	BIOPEP PepBank BioPD EROP-Moscow SwePep MilkAMP UniProtKB NCBI Protein database PeptideDB AMPer	Protein/Peptide Sequence Database

Гидролитические реакции

Ферментативный гидролиз белков сельскохозяйственного сырья является наиболее распространенным и эффективным методом получения биологически активных пептидов. Исследовано множество биоактивных пептидов, полученных путем гидролиза сырья наиболее известными ферментами животного происхождения – пепсином и трипсином. Многие из известных биоактивных пептидов были получены с использованием желудочно-кишечных ферментов, обычно пепсина и трипсина. Пептиды, ингибирующие ангиотензин-превращающий фермент (АПФ), и кальций-связывающие фосфопептиды (CPP), как правило, образуются под действием трипсина (FitzGerald et al., 2004: Gobbetti et al., 2004; Yamamoto et al., 2003).

Горох, нут и маш являются богатыми источниками белков (19–35% в исходном сырье), содержащих различные аминокислотные последовательности, которые могут высвобождаться посредством ферментативного гидролиза в виде биоактивных пептидов. В нескольких работах в литературе подробно описывается образование, характеристика и оценка *in vitro* и *in vivo* биоактивных гидролизатов белков и пептидов, полученных в результате ферментативного гидролиза гороха, нута и маша (Aluko, 2008).

микроорганизмов, предпочтительнее протеаз, полученных из растений и животных, поскольку их получение менее ресурсозатратное (Jisha et al., 2013).

Алкалаза широко используется в производстве гидролизатов белков и пептидов из нута. Было показано, что гидролизаты белка нута, образованные под действием алкалазы, обладают потенциальными антиоксидантными, АПФ-ингибирующими и гиполипидемическими свойствами (Medina-Godoy et al., 2012; Shi et al., 2019; Zhang T. et al., 2012).

Антипитательные факторы

Растения обычно синтезируют ряд вторичных метаболитов как часть своей защитной системы от нападения травоядных, насекомых и патогенов или как средство выживания в неблагоприятных ростовых условиях. Если такие растения потребляют животные или люди, эти соединения могут вызывать ряд неблагоприятных физиологических эффектов. Термины «антинутриент» или «природный токсикант» широко используются в литературе по пищевым продуктам и питанию для описания метаболитов, защищающих растения. Бобовые – неизбежный источник антинутриентов в рационе человека. В бобовых культурах документально подтверждено наличие некоторых четко опре-

деленных факторов, препятствующих перевариванию (Mohan et al., 2016).

Несмотря на потенциальную питательную и полезную для здоровья ценность нута, наличие антипитательных веществ ограничивает его биологическую ценность и использование в качестве пищи. Антинутриенты препятствуют действию пищеварительных ферментов, а также делают семена горькими (Domoney, 1999). Эти соединения часто называют антипитательными факторами (ANF), они представлены рафинозой, фитиновой кислотой, конденсированными танинами, алкалоидами, лектинами, пиримидиновыми гликозидами (например, вицин и конвицин), сапонинами и ингибиторами протеаз (Coda et al., 2014).

Нут содержит различные антипитательные соединения, в том числе сапонины, фитиновую кислоту, конденсированный танин, рафинозу (Wang et al., 2010).

Количество рафинозы составляет 1,82 г/кг; конденсированных дубильных веществ – 0,88 мг/г; активность ингибитора трипсина (TIA) – 0,78 Ед (активность ингибитора трипсина, выраженная в единицах ингибитора трипсина/мг образца); фитиновой кислоты – 2,62 г/100 г; фитазная активность – 2,08 Ед (одна единица (Ед) активности определялась как количество фермента, необходимое для выделения 1 мкмоль/мин р-нитрофенола в условиях анализа); общих сапонинов – 0,98 мг/г (De Pasquale et al., 2020).

Однако недавние эпидемиологические исследования показали, что многие антинутриенты в небольших количествах могут быть полезными для профилактики таких заболеваний, как рак и коронарные патологии (Muzquiz, Wood, 2007).

Рафиноза.

Рафиноза присутствует во всех частях нута, но в большинстве своем накапливается в семенах и корнях во время развития растения. Концентрация рафинозы в семенах увеличивается по мере созревания и высыхания семян (Muzquiz, Wood, 2007). Рафиноза гидролизуется до D-галактозы и сахарозы с помощью α-галактозидазы (Curiel et al., 2015). Проращивание зерен способствует значительному снижению содержания рафинозы в зерне нута за счет воздействия на рафинозу и стахиозу и расщепления их до простых легкоусвояемых форм.

Конденсированные танины.

Конденсированные танины (CT), которые составляют большую часть антипитательных факторов нута, негативно влияют на усвояемость и питательную ценность этого продукта. Флаван-3-олы представляют собой мономеры конденсированных танинов (CT, также известные как проантоцианидины PA), которые широко встречаются в оболочках семян, листьях, цветках, стеблях и других тканях во всем царстве растений (Sinha, Amresh, 2018). Танины и конденсированные танины обладают сродством к связыванию с белком, что затрудняет его усвояемость и доступность аминокислот. Следовательно, очень важно уменьшить эти антипитательные факторы и впоследствии улучшить питательные качества нута, чтобы повысить его потенциал в качестве пищи для человека (Roy et al., 2019). Вымачивание – один из старейших, простых и наиболее эффективных способов удаления АПФ. Например, вымачивание семян нута приводит к снижению доли танинов в нем на 53% (Rao, Deosthale, 1982).

Фитиновая кислота и активность фитазы.

Фитиновая кислота (PA) является формой хранения фосфора и обычно составляет 60–80% фосфорных соединений в пшенице, 66–70% в ячмене, 71–88% в кукурузе, 50–70% в сое, 27–87% в чечевице и 40–95% в нуте от общего фосфора. Фитиновая кислота также способна образовывать комплексы с белками и тем самым ухудшать их усвояемость и биодоступность. Фитаза – это фермент, который может расщеплять неперевариваемую часть PA (фитиновой кислоты), содержащуюся в зернах и масличных семенах и таким образом высвобождать усвояемый фосфор, кальций и другие питательные вещества (Kaya et al., 2009).

Физические и химические методы, применяемые для уменьшения или удаления антипитательных факторов, препятствующих усвоению нута, включают: замачивание, кулинарную обработку, проращивание, селективную экстракцию, облучение и ферментативную обработку. Применения одного метода часто недостаточно для эффективной элиминации антипитательных факторов, поэтому обычно используются комбинации (Khattab, Arntfield, 2009; Khokhar, Owusu-Apenten, 2003; Khandelwal, Udipi, 2010).

Выводы

Нут, как и другие бобовые, является перспективным источником биоактивных пептидов, обладающих гипохолестеринемической, антигипертензивной, антитромботической, иммуномодулирующей, противомикробной опиоидной, минералосвязывающей, антиоксидантной, АПФ-ингибирующей и другими активностями, что было подтверждено рядом исследований.

Изучение биологических активностей пептидов из нута в максимально возможной степени позволит применять данные пептиды как в пищевой, так и в фармацевтической промышленности. Изучение антипитательных факторов и методов их элиминации позволит уменьшить негативные эффекты и сделает нут более доступным для потребления.

References / Литература

Agriculture & Agri-Food Canada. Chickpeas: Situation and outlook. *Bi-weekly Bulletin*. 2006;19(13):1-4.

Aluko R.E. Bioactive peptides. In: *Functional Foods and Nutraceuticals. Food Science Text Series*. New York, NY: Springer; 2012. p.37-61. DOI: 10.1007/978-1-4614-3480-1_3

Aluko R.E. Determination of nutritional and bioactive properties of peptides in enzymatic pea, chickpea, and mung bean protein hydrolysates. *Journal of AOAC International*. 2008;91(4):947-956. DOI: 10.1093/jaoac/91.4.947

Belović M.M., Mastilović J.S., Torbica A.L., Tomić J.M., Stanić D.R., Džinić N.R. Potential of bioactive proteins and peptides for prevention and treatment of mass non-communicable diseases. *Food and Feed Research*. 2011;38(2):51-61.

Boyaci Gunduz C.P., Gaglio R., Franciosi E., Settanni L., Erten H. Molecular analysis of the dominant lactic acid bacteria of chickpea liquid starters and doughs and propagation of chickpea sourdoughs with selected *Weissella confuse*. *Food Microbiology*. 2020;91:103490. DOI: 10.1016/j.fm.2020.103490

Bulbula D.D., Urga K. Study on the effect of traditional processing methods on nutritional composition and antinutritional factors in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Cogent*

Food & Agriculture. 2018;4(1):1422370. DOI: 10.1080/23311932.2017.1422370

Chen H., Ma H.R., Gao Y.H., Zhang X., Habasi M., Hu R. et al. Isoflavones extracted from chickpea *Cicer arietinum* L. sprouts induce mitochondria-dependent apoptosis in human breast cancer cells. *Phytotherapy Research*. 2015;29(2):2010-2019. DOI: 10.1002/ptr.5241

Coda R., Di Cagno R., Gobbetti M., Rizzello C.G. Sourdough lactic acid bacteria: exploration of non-wheat cereal-based fermentation. *Food Microbiology*. 2014;37:51-58. DOI: 10.1016/j.fm.2013.06.018

Curiel J.A., Coda R., Centomani I., Summo C., Gobbetti M., Rizzello C.G. Exploitation of the nutritional and functional characteristics of traditional Italian legumes: the potential of sourdough fermentation. *International Journal of Food Microbiology*. 2015;196;51-61. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2014.11.032

De Pasquale I., Pontonio E., Gobbetti M., Rizzello C.G. Nutritional and functional effects of the lactic acid bacteria fermentation on gelatinized legume flours. *International Journal of Food Microbiology*. 2020;316;108426. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2019.108426

Domoney C. Inhibitors of legume seeds. In: P.R. Shewry, R. Casey (eds). *Seed Proteins*. Dordrecht: Springer; 1999. p.635-655. DOI: 10.1007/978-94-011-4431-5_27

FitzGerald R.J., Murray B.A., Walsh D.J. Hypotensive peptides from milk proteins. *The Journal of Nutrition*. 2004;134(4):980S-988S. DOI: 10.1093/jn/134.4.980S

Ghribi A.M., Sila A., Przybylski R., Nedjar-Arroume N., Makhlouf I., Blecker C. et al. Purification and identification of novel antioxidant peptides from enzymatic hydrolysate of chickpea (*Cicer arietunum* L.) protein concentrate. *Journal of functional foods*. 2015;12:516–525. DOI: 10.1016/j.jff.2014.12.011

Girón-Calle J., Alaiz M., Vioque J. Effect of chickpea protein hydrolysates on cell proliferation and in vitro bioavailability. *Food Research International*. 2010;43(5):1365-1370. DOI: 10.1016/j.foodres.2010.03.020

Gobbetti M., Minervini F., Rizzello C.G. Angiotensin I-converting-enzyme-inhibitory and antimicrobial bioactive peptides. *International Journal of Dairy Technology*. 2004;57(2-3):173-188. DOI: 10.1111/j.1471-0307.2004.00139.x

Gupta N., Bhagyawant S.S. Angiotensin-I converting enzyme (ACE-I) inhibitory and antiproliferative potential of chickpea seed protein hydrolysate. *Annals of Plant Sciences*. 2018;7(3):2149-2153. DOI: 10.21746/aps.2018.7.3.10

Gupta N, Bhagyawant S.S. Enzymatic treatment improves ACE-I inhibiton and antiproliferative potential of chickpea. *Vegetos*. 2019;32(3):363-369. DOI: 10.1007/s42535-019-00031-6

Jisha V.N., Smitha R.B., Pradeep S., Sreedevi S., Unni K.N., Sajith S. et al. Versatility of microbial proteases. *Advances in Enzyme Research*. 2013;1(3):39–51. DOI: 10.4236/aer.2013.13005

Jukanti A.K., Gaur P.M., Gowda C.L.L., Chibbar R.N. Nutritional quality and health benefits of chickpea (*Cicer arietinum* L.): a review. *British Journal of Nutrition*. 2012;108(1):S11-S26. DOI: 10.1017/S0007114512000797

Kaur R., Prasad K. Technological, processing and nutritional aspects of chickpea (*Cicer arietinum*) – A review. *Trends in Food Science and Technology*. 2021;109:448-463. DOI: 10.1016/j.tifs.2021.01.044

Kaya M., Küçükyumuk Z., Erdal I. Phytase activity, phytic acid, zinc, phosphorus and protein contents in different chickpea genotypes in relation to nitrogen and zinc fertilization. *African Journal of Biotechnology*. 2009;8(18):4508-4513.

Khandelwal S., Udipi S.A., Ghugre P. Polyphenols and tannins in Indian pulses: Effect of soaking, germination andpressure cooking. *Food Research International*. 2010;43(2):526-530. DOI: 10.1016/j.foodres.2009.09.036

Khattab R.Y., Arntfield S.D. Nutritional quality of legume seeds as affected by some physical treatments. 2. Antinutritional factors. *Food Science and Technology*. 2009;42(6):1113-1118. DOI: 10.1016/j.lwt.2009.02.004

Khokhar S., Owusu Apenten R.K. Antinutritional factors in food legumes and effects of processing. In: V.R. Squires (ed.). *The Role of Food, Agriculture, Forestry and Fisheries in Human Nutrition. Vol. IV*. Oxford: EOLSS Publishers Co Ltd; 2003. p.82-116.

Kou X., Gao J., Xue Z., Zhang Z., Wang H., Wang X. Purification and identification of antioxidant peptides from chickpea (*Cicer arietinum* L.) albumin hydrolysates. *LWT – Food Science and Technology*. 2013;50(2):591-598. DOI: 10.1016/j.lwt.2012.08.002

Li Y.H., Jiang B., Zhang T., Mu W., Liu J. Antioxidant and free radical-scavenging activities of chickpea protein hydrolysate (CPH). *Food Chemistry*. 2008;106(2):444-450. DOI: 10.1016/j.foodchem.2007.04.067

Medina-Godoy S., Ambriz-Pérez D.L., Fuentes-Gutiérrez C.I., Germán-Báez L.J., Gutiérrez-Dorado R., Reyes-Moreno C. et al. Angiotensin-converting enzyme inhibitory and antioxidative activities and functional characterization of protein hydrolysates of hard-to-cook chickpeas. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2012;92(9):1974-1981. DOI: 10.1002/jsfa.5570

Mohan V.R., Tresina P.S., Daffodil E.D. Antinutritional factors in legume seeds: characteristics and determination. In: B. Caballero, P. Finglas, F. Toldrá. *Encyclopedia of Food and Health*. Waldham, MA: Academic Press; 2016. p.211-220. DOI: 10.1016/B978-0-12-384947-2.00036-2

Möller N.P., Scholz-Ahrens K.E., Roos N., Schrezenmeir J. Bioactive peptides and proteins from foods: indication for health effects. *European Journal of Nutrition*. 2008;47(4):171-182. DOI: 10.1007/s00394-008-0710-2

Murphy K.J., Marques-Lopes I., Sánchez-Tainta A. Chapter 7 – Cereals and legumes. In: Sánchez-Villegas A., Sánchez-Tainta A. (eds) *The Prevention of Cardiovascular Disease Through the Mediterranean Diet*. Oxford: Academic Press; 2018. p.111-132.

Muzquiz M., Wood J.A. Antinutritional factors. In: S.S. Yadav, R.J. Redden, W. Chen, B. Sharma (eds). *Chickpea Breeding and Management*. Wallingford: CAB International; 2007. p.143-166. DOI: 10.1079/9781845932138.006

Ortiz-Martinez M., Winkler R., Garcia-Lara S. Preventive and therapeutic potential of peptides from cereals against cancer. *Journal of Proteomics*. 2014;111:165-183. DOI: 10.1016/j.jprot.2014.03.044

Pihlanto-Leppälä A. Bioactive peptides derived from bovine whey proteins: opioid and ACE-inhibitory peptides. *Trends in Food Science and Technology*. 2000;11(9-10):347-356. DOI: 10.1016/S0924-2244(01)00003-6

Pina-Pérez M.C., Ferrús-Pérez M.A. Antimicrobial potential of legume extracts against foodborne pathogens: a review. *Trends in Food Science and Technology*. 2018;72:114-124. DOI: 10.1016/j.tifs.2017.12.007

Rachwa-Rosiak D., Nebesny E., Budryn G. Chickpeas – composition, nutritional value, health benefits, application to bread and snacks: a review. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2015;55(8):1137-1145 DOI: 10.1080/10408398.2012.687418

Rao P.U., Deosthale Y.G. Tannin content of pulses: varietal differences and effects of germination and cooking. *Journal of*

the Science of Food and Agriculture. 1982;33(10):1013-1016. DOI: 10.1002/jsfa.2740331012

Rebello C.J., Greenway F.L., Finley J.W. A review of the nutritional value of legumes and their effects on obesity and its related co-morbidities. *Obesity Reviews*. 2014;15(5):392-407. DOI: 10.1111/obr.12144

Roy A., Ghosh S., Kundagrami S. Food processing methods towards reduction of antinutritional factors in chickpea. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 2019;8(1):424-432. DOI: 10.20546/ijcmas.2019.801.044

Rupérez P. Oligosaccharides in raw and processed legumes. *European Food Research and Technology*. 1998;206:130-133. DOI: 10.1007/s002170050228

Sánchez A., Vázquez A. Bioactive peptides: a review. *Food Quality and Safety*. 2017;1(1):29-46. DOI: 10.1093/fqsafe/fyx006

Sánchez-Chino X.M., Martínez C.J., León-Espinosa E.B., Garduño-Siciliano L., Álvarez-González I., Madrigal-Bujaidar E. et al. Protective effect of chickpea protein hydrolysates on colon carcinogenesis associated with a hypercaloric diet. *Journal of the American College of Nutrition*. 2019;38(5):162-170. DOI: 10.1080/07315724.2018.1487809

Savijoki K., Ingmer H., Varmanen P. Proteolytic systems of lactic acid bacteria. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2006;71(4):394-406. DOI: 10.1007/s00253-006-0427-1

Schettino R., Pontonio E., Rizzello C.G. Use of fermented hemp, chickpea and milling by-products to improve the nutritional value of semolina pasta. *Foods*. 2019;8(12):604. DOI: 10.3390/foods8120604

Shi W., Hou T., Guo D., He H. Evaluation of hypolipidemic peptide (Val-Phe-Val-Arg-Asn) virtual screened from chickpea peptides by pharmacophore model in high-fat diet-induced obese rat. *Journal of Functional Foods*. 2019;54:136-145. DOI: 10.1016/j.jff.2019.01.001

Shi W., Hou T., Liu W., Guo D., He H. The hypolipidemic effects of peptides prepared from Cicer arietinum in ovariectomized rats and HepG2 cells. *Journal of the Science of Food and Agriculture*. 2019;99(2):576-586. DOI: 10.1002/jsfa.9218

Singh B.P., Vij S., Hati S. Functional significance of bioactive peptides derived from soybean. *Peptides*. 2014;54:171-179. DOI: 10.1016/j.peptides.2014.01.022

Sinha S.K., Amresh K. Condensed tannin: a major anti-nutritional constituent of faba bean (*Vicia faba* L.). *Horticulture International Journal*. 2018;2(2):32-33. DOI: 10.15406/hij.2018.02.00022

Smid E.J., Hugenholtz J. Functional genomics for food fermentation processes. *Annual Review of Food Science and Technology*. 2010;1:497-519. DOI: 10.1146/annurev.food.102308.124143

Smith V.H., Jimmerson J. Chickpeas (garbanzo beans). Briefing No. 55. Agricultural Marketing Policy Center Briefings. 2005. Available from: https://ampc.montana.edu/documents/briefings/briefing55.pdf [accessed Aug. 17, 2021].

Wallace T.C., Murray R., Zelman K.M. The nutritional value and health benefits of chickpeas and hummus. *Nutrients*. 2016;8(12):766. DOI: 10.3390/nu8120766

Wang N., Hatcher D.W., Tyler R.T., Toews R., Gawalko E. Effect of cooking on the composition of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) and chickpeas (*Cicer arietinum* L.). *Food Research International*. 2010;43(2):589-594. DOI: 10.1016/j.foodres.2009.07.012

Xu Y., Galanopoulos M., Sismour E., Ren S., Mersha Z., Lynch P. et al. Effect of enzymatic hydrolysis using endo- and exoproteases on secondary structure, functional, and antioxidant properties of chickpea protein hydrolysates. *Journal of Food Measurement and Characterization*. 2020;14(1):343-352. DOI: 10.1007/s11694-019-00296-0

Yamamoto N., Ejiri M., Mizuno S. Biogenic peptides and their potential use. *Current Pharmaceutical Design*. 2003;9(16):1345-1355. DOI: 10.2174/1381612033454801

Zhang J., Zhang H., Wang L., Guo X.,Wang X., Yao H. Antioxidant activities of the rice endosperm protein hydrolysate: identification of the active peptide. *European Food Research and Technology*. 2009;229(4):709-719. DOI: 10.1007/s00217-009-1103-3

Zhang T., Jiang B., Miao M., Mu W., Li Y. Combined effects of high-pressure and enzymatic treatments on the hydrolysis of chickpea protein isolates and antioxidant activity of the hydrolysates. *Food Chemistry*. 2012;135(3):904-912. DOI: 10.1016/j.foodchem.2012.05.097

Zhang Y., Su D., He J., Dai Z., Riaz A., Ou S. et al. Effects of ciceritol from chickpea on human colonic microflora and the production of short chain fatty acids by *in vitro* fermentation. *Food Science and Technology*. 2017;79(3):294-299. DOI: 10.1016/j.lwt.2017.01.040

Информация об авторах

Махбубех Ахангаран, аспирант, Московский государственный университет пищевых производств, 125080 Россия, Москва, Волоколамское шоссе, 11, ahangaran@hotmail.com, https://orcid.org/0000-0003-4796-2066

Дмитрий Алексеевич Афанасьев, аспирант, Федеральный научный центр пищевых систем им. В.М. Горбатова Российской академии наук, 109316 Россия, Москва, ул. Талалихина, 26, dmitr.afanasjew2010@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-7463-4503

Ирина Михайловна Чернуха, доктор технических наук, академик РАН, главный научный сотрудник, профессор, Федеральный научный центр пищевых систем им. В.М. Горбатова Российской академии наук, 109316 Россия, Москва, ул. Талалихина, 26, imcher@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-4298-0927

Наталья Геннадьевна Машенцева, доктор технических наук, профессор РАН, профессор, Московский государственный университет пищевых производств, 125080 Россия, Москва, Волоколамское шоссе, 11, natali-mng@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-9287-0585

Махмуд Гаравири, аспирант, Московский государственный университет пищевых производств, 125080 Россия, Москва, Волоколамское шоссе, 11, gharaviri@hotmail.com, https://orcid.org/0000-0002-4318-7077

Information about the authors

Mahboobeh Ahangaran, Postgraduate Student, Moscow State University of Food Production, 11 Volokolamskoe Highway, Moscow 125080, Russia, ahangaran@hotmail.com, https://orcid.org/0000-0003 -4796-2066

Dmitry A. Afanasev, Postgraduate Student, V.M. Gorbatov Federal Center for Food Systems of the Russian Academy of Sciences, 26 Talalikhina St., Moscow 109316, Russia, dmitr.afanasjew2010@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-7463-4503

Irina M. Chernukha, Dr. Sci. (Engineering), Full Member (Academician) of the RAS, Chief Researcher, Professor, V.M. Gorbatov Federal Center for Food Systems of the Russian Academy of Sciences, 26 Talalikhina St., Moscow 109316, Russia, imcher@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-4298-0927

Natalya G. Mashentseva, Dr. Sci. (Engineering), Professor of the RAS, Professor, Moscow State University of Food Production, 11 Volokolamskoe Highway, Moscow 125080, Russia, natali-mng@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-9287-0585

Mahmud Gharaviri, Postgraduate Student, Moscow State University of Food Production, 11 Volokolamskoe Highway, Moscow 125080, Russia, gharaviri@hotmail.com, https://orcid.org/0000-0002 -4318-7077

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 23.08.2021; одобрена после рецензирования 21.02.2022; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 23.08.2021; approved after reviewing on 21.02.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 633.13:632.4:577.2
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-224-235

CC BY

ДНК-маркеры в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине (обзор)

А. В. Бакулина, Н. В. Новоселова, Л. С. Савинцева, Г. А. Баталова

Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, Киров, Россия

Автор, ответственный за переписку: Анна Владимировна Бакулина, mol-biol@fanc-sv.ru

Цель настоящего обзора – анализ и обобщение имеющейся информации о ДНК-маркерах, разработанных для селекции овса (*Avena sativa* L.) на устойчивость к корончатой ржавчине. В статье рассматриваются механизмы устойчивости овса к возбудителю корончатой ржавчины – *Puccinia coronata* Corda f. sp. *avenae* Erikss. Особое внимание уделено расоспецифической устойчивости, обусловленной действием *Pc*-генов, и неспецифической устойчивости, контролируемой преимущественно локусами количественных признаков. Обсуждаются стратегии создания устойчивых генотипов и роль молекулярных маркеров в селекции овса на устойчивость к патогену. На данном этапе исследования сосредоточены в основном на поиске и разработке молекулярных маркеров, сцепленных с генами расоспецифической устойчивости овса к *P. coronata*.

В статье отражены преимущества и недостатки существующих ДНК-маркеров. В качестве наиболее доступных для внедрения в практическую селекцию овса нами рекомендованы прошедшие валидацию SCAR- и STS-маркеры к генам *Pc39*, *Pc68*, *Pc91*, *Pc94*. Приводятся результаты исследований по определению локусов неспецифической устойчивости к *P. coronata.* В целом применение ДНК-маркеров имеет значительный потенциал для создания устойчивых к корончатой ржавчине генотипов овса в современных условиях. ДНК-маркеры различных типов рекомендованы для практического использования, в частности для пирамидирования генов и увеличения срока устойчивости новых сортов. Внедрение ДНК-маркеров в селекцию овса будет возрастать с накоплением молекулярно-генетических данных и совершенствованием технологий выявления генов и локусов, связанных как с расоспецифической, так и неспецифической устойчивостью овса к *P. coronata*.

Ключевые слова: *Avena*, *Puccinia coronata*, гены устойчивости, молекулярные маркеры

Благодарности: работа выполнена в рамках Государственного задания ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого» (тема FNWE-2022-0001 «Разработка подходов к внедрению в процесс селекции зерновых культур постгеномных методов в целях повышения их адаптивности и создания устойчивых микробно-растительных ассоциаций») и при поддержке гранта (регистрационный номер в Единой государственной информационной системе учета научно-исследовательских, опытно-конструкторских и технических работ гражданского назначения 122022700120-9).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Бакулина А.В., Новоселова Н.В., Савинцева Л.С., Баталова Г.А. ДНК-маркеры в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине (обзор). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):224-235. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-224-235

© Бакулина А.В., Новоселова Н.В., Савинцева Л.С., Баталова Г.А., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-224-235

DNA markers in oat breeding for crown rust resistance (a review)

Anna V. Bakulina, Nina V. Novoselova, Larisa S. Savintseva, Galina A. Batalova

Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, Kirov, Russia;

Corresponding author: Anna V. Bakulina, mol-biol@fanc-sv.ru

Crown rust is the most harmful disease of oat (*Avena sativa* L.) around the world. The purpose of this review is to analyze and generalize the available information about DNA markers developed for oat breeding for resistance to crown rust. The review reveals the mechanisms of the *A. sativa* resistance to the fungus *Puccinia coronata* Corda f. sp. *avenae* Erikss. which causes crown rust disease. Special attention is paid to the race-specific resistance caused by the action of *Pc* genes and the nonspecific resistance controlled mainly by the loci of quantitative traits. Strategies for creating resistant genotypes and the role of molecular markers in oat breeding for crown rust resistance are discussed. Currently, research is focused mainly on the search for and development of molecular markers related to the oat race-specific resistance to *P. coronata*.
The article presents the technological advantages and disadvantages of the existing DNA markers. KASP, TaqMan and HRM markers are currently the most promising technologies for identifying crown rust resistance genes. The validated SCAR and STS markers for the *Pc39*, *Pc68*, *Pc91*, *Pc94* genes are recommended as the most available for implementation in practical oat breeding. The results of recent studies on identifying loci of nonspecific resistance to *P. coronata* are also presented. In general, the use of DNA markers has significant potential for creating oat genotypes resistant to crown rust under present-day conditions. DNA markers of various types are recommended for practical use, in particular for pyramiding genes and increasing the resistance period of new cultivars. Introduction of DNA markers into oat breeding will increase with the growth of molecular genetic data and the improvement of technologies for identifying genes and loci associated with both race-specific and nonspecific resistance of oat to *P. coronata*.

Keywords: *Avena*, *Puccinia coronata*, resistance genes, molecular markers

Acknowledgments: the work was carried out within the framework of the State Task for the Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky (theme FNWE-2022-0001 “Development of approaches to the introduction of post-genomic methods into the process of grain crop breeding in order to increase their adaptability and create stable microbial-plant associations”) and supported by a grant (registration number in the Unified State Information System for accounting of research, development and technological works for civil purposes 122022700120-9).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Bakulina A.V., Novoselova N.V., Savintseva L.S., Batalova G.A. DNA markers in oat breeding for crown rust resistance (a review). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):224-235. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-224-235

Введение

Корончатая ржавчина – наиболее вредоносное заболевание овса посевного (*Avena sativa* L.) (Gorash et al., 2017; Nazareno et al., 2018). Потери урожая в результате поражения данной болезнью составляют в среднем 10–20%, а в годы эпифитотий могут достигать 80% и более (Gradoboeva, Batalova, 2018; Sidorov et al., 2018).

Возбудитель корончатой ржавчины овса – гриб *Puccinia coronata* Corda f. sp. *avenae* Erikss. – относится к облигатным паразитам. Вирулентность облигатных фитопатогенов злаков к организму хозяина определяется аллельными состояниями генов устойчивости (*R*-генов) и комплементарных им генов авирулентности патогена (*Avr*-генов). Существуют также данные об изменении результатов взаимодействия патогена и хозяина под влиянием факторов внешней среды (Tyryshkin, 2016; Nazareno et al., 2018).

Внедрение современных молекулярно-генетических технологий позволяет получить новые знания о молекулярно-генетических механизмах устойчивости и может способствовать ускорению процесса создания новых сортов. В их числе разработка и использование ДНК-маркеров. Маркер-вспомогательная селекция (marker-assisted selection – MAS) заключается в применении молекулярных маркеров, тесно сцепленных с целевым геном или локусом (Khlestkina, 2013). Среди достоинств молекулярных маркеров можно назвать надежность, информативность, достоверность и воспроизводимость, независимость результатов анализа от условий окружающей среды. ДНК-маркеры уже хорошо зарекомендовали себя при работе со многими культурами, например рисом, пшеницей и соей, их использование становится одним из стандартов селекции растений (Joshi, Nayak 2010; Kanukova et al., 2019).

По сравнению с другими зерновыми культурами (пшеница, рис, ячмень) молекулярно-генетические исследования овса идут в более медленном темпе. Причинами этого являются значительный размер генома *A. sativa* и его сложный состав, неполная информация о нуклеотидных последовательностях (Gorash et al., 2017; Sowa, Paczos-Grzęda, 2020b).

Цель настоящего обзора – анализ и обобщение имеющейся информации о ДНК-маркерах, разработанных для селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине.

Устойчивость овса к *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*

Устойчивость, обусловленная генотипом растения-хозяина, позволяет обеспечить эффективную защиту от ржавчинных грибов, избегая при этом применения фунгицидов. Поэтому значительные усилия исследователей направлены на выявление генов устойчивости к корончатой ржавчине у видов овса и понимание того, как наиболее эффективно использовать этот потенциал для обеспечения длительной устойчивости.

Поиск устойчивых к *P. coronata* генотипов овса ведется селекционерами с 20-ых годов прошлого века (Ausemus, 1943). Однако, согласно анализу базы данных (БД) Scopus, число публикаций, посвященных изучению устойчивости овса к корончатой ржавчине, невелико – около 140 публикаций за последние 45 лет. Интерес к данной теме вырос в конце 1990-х годов, что связано с внедрением молекулярно-генетических методов. Проблема не утратила свою актуальность и до настоящего времени.

Огромное значение в области генетических исследований имеет международное сотрудничество. В мире более ста научных центров изучают генетику устойчивости овса к *P. coronata*. Наиболее крупные из них сосредоточены в США, Канаде, Австралии, Бразилии, Великобритании, Испании, Польше, Чехии.

Согласно современной концепции фитоиммунитета, выделяют следующие типы устойчивости зерновых злаков: базовая (обеспечивается рецепторными белками плазматической мембраны), расоспецифическая (обусловлена внутриклеточными рецепторами иммунного ответа) и неспецифическая (контролируется преимущественно локусами количественных признаков) (Skolotneva, Salina, 2019).

Базовая устойчивость представляет собой общие механизмы устойчивости злаков к патогенам и основана на молекулярных структурах, сигнализирующих о проникновении патогена – PAMPs (pathogen-associated molecular patterns) (Skolotneva, Salina, 2019). В результате происходит индукция базовых защитных реакций, называемых врожденным иммунитетом, или PTI (PAMP-triggered immunity) (Dodds, Rathjen, 2010). При исследовании транскриптома растений *A. sativa*, инфицированных *P. coronata*, была обнаружена экспрессия генов нескольких рецептороподобных киназ (Loarce et al., 2016). Молекулярные механизмы, лежащие в основе базовой устойчивости овса к патогенам, малоизучены, и пока эти знания имеют преимущественно фундаментальное значение.

Наиболее широко в селекции овса используется расоспецифическая устойчивость к *P. coronata*, являющаяся частью запускаемого эффектором иммунитета (ETI – effector-triggered immunity), который представляет собой вторую, после PTI, линию защиты растения (Nazareno et al., 2018; Skolotneva, Salina, 2019). Концепция расоспецифической устойчивости основана на гипотезе взаимодействия паразита и растения-хозяина «ген-на-ген». Этот тип резистентности зависит от доминантных одиночных генов устойчивости (*R*-генов), обычно вызывающих гиперчувствительный ответ, который либо полностью, либо частично подавляет развитие гриба (Ohm, Shaner, 1992). *R*-гены в растениях кодируют нуклеотид-связывающие белки, содержащие обогащенные лейцином повторы (NB-LRR), которые действуют как иммунные рецепторы для распознавания эффекторных белков патогена (Shafikova, Omelichkina, 2015).

На сегодняшний день известно около 100 *R*-генов устойчивости рода *Avena* к *P. coronata* (*Pc*-гены) (Gnanesh et al., 2015). Информация о *Pc*-генах и генотипах-источниках суммирована в работе (Gnanesh et al., 2014) и доступна на сайте USDA (Oat crown rust…, 2017). Благодаря объединению усилий ученых из разных стран, имеются данные о локализации и природе некоторых *Pc*-генов, среди которых *Pc38*, *Pc39*, *Pc45*, *Pc48, Pc50*, *Pc53*, *Pc58*, *Pc68*, *Pc71*, *Pc85*, *Pc91, Pc92*, *Pc94*, *Pc98*. Данные о локализации этих генов в геноме овса и ссылки на литературу приведены ниже в разделе «ДНК маркеры генов расоспецифической устойчивости» (табл. 1). Совершенствование технологий расшифровки генома и поиск новых молекулярных маркеров позволяет корректировать информацию о характеристике и локализации того или иного гена, а также характере наследования и проявлении устойчивости потомства при скрещиваниях (Cabral, Park, 2016; Klos et al., 2017; Admassu-Yimer et al., 2018; Zhao et al., 2020).

Однако патогены способны преодолевать расоспецифическую устойчивость хозяина путем мутации *Avr*-ге-

нов или появления новых эффекторов (Skolotneva, Salina, 2019). В связи с этим значительный интерес вызывает **неспецифическая, или частичная устойчивость** к *P. coronata*. Такой тип устойчивости не предотвращает заражение растений полностью, однако приводит к снижению количества пустул на листе и их размера, а также уменьшает спорообразование. Неспецифическая устойчивость является более долговременной, чем расоспецифическая, так как обычно наследуется количественно (несколько минорных генов или локусов количественных признаков (QTLs – quantitative trait loci)) и в меньшей степени зависит от изменений вирулентности патогена (Gorash et al., 2017; Nazareno et al., 2018; McNish et al., 2020).

Считается, что для получения длительной устойчивости хозяина следует использовать сочетание генов, связанных с различными механизмами резистентности (Gorash et al., 2017).

Особенности биологии патогена

Создание устойчивых генотипов до сих пор остается сложной и приоритетной задачей селекции овса. Эта трудность во многом обусловлена особенностями биологии патогена. Популяции *P. coronata* характеризуются высоким генетическим полиморфизмом вирулентности: большим количеством рас (патотипов), вследствие чего патоген способен преодолевать генетическую устойчивость сортов, обусловленных *Pc*-генами, в течение 3–7 лет (Carson, 2009b; Zhao et al., 2020). Быстрое появление новых патотипов ржавчины, отличающихся вирулентностью и агрессивностью, связано с жизненным циклом патогена, включающим как бесполое, так и половое размножение.

Бесполое размножение гриба происходит на растениях овса и родственных диких видов и представляет собой повторяющиеся циклы заражения урединиоспорами. Бесполое размножение способствует значительному росту численности патогена. Половой цикл связан с инфицированием альтернативного хозяина рода *Rhamnus* L. и включает фазу мейоза, поэтому служит не только дополнительным источником инфекции, но и способствует генетической изменчивости популяции патогена (Nazareno et al., 2018; McNish et al., 2020). Высокий эволюционный потенциал данного патогена необходимо учитывать в стратегиях борьбы с болезнью.

Эффективность селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине, как и другим болезням, зависит от понимания механизмов взаимодействия патогена и хозяина, при этом значительный вклад в их изучение вносят данные, полученные с использованием клеточных и молекулярных технологий (Gorash et al., 2017). В связи с тем, что применение фунгицидов для защиты от *P. coronata* не только нежелательно, но и экономически невыгодно, селекция, направленная на создание устойчивых сортов, признана в мире наиболее перспективным, экономичным и экологически безопасным подходом для борьбы с корончатой ржавчиной овса (Ganesh et al. 2013; Cabral et al., 2014; Zhao et al., 2020).

Роль молекулярных маркеров в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине

Селекция овса на иммунитет основана на поиске устойчивых к болезням генотипов и их использовании в программах гибридизации. При этом важным источником эффективных генов являются дикие виды. Более 45 генов устойчивости к корончатой ржавчине было получено от вида *Avena sterilis* L. Благодаря отсутствию различий с *A. sativa* по уровню плоидности, удается относительно легко переносить гены устойчивости *A. sterilis* методами традиционной селекции (Martens, Dyck 1989). К источникам устойчивости к корончатой ржавчине также относятся виды *A. strigosa* Schreb., *A. longiglumis* Durieu, *A. magna* Murphy et Terr., *A. murphyi* Ladiz, *A. barbata* Pott. ex Link (Gorash et al., 2017; Nazareno et al., 2018). Однако их применение осложняется значительными различиями геномов, что затрудняет межвидовую гибридизацию и передачу эффективных генов от дикорастущих видов сортам (Forsberg, 1990; Carson, 2009a; Rines et al., 2007, 2018).

Большая часть текущих программ выведения устойчивых сортов базируется на внедрении олигогенов расоспецифической устойчивости (Gorash et al., 2017). Такая стратегия не приводит к длительной устойчивости сортов к корончатой ржавчине, так как популяции патогена в ходе эволюции приобретают способность преодолевать их резистентность. Эффективным способом увеличения срока устойчивости новых сортов является пирамидирование, т. е. объединение различных генов устойчивости в одном генотипе (Joshi, Nayak 2010; Nazareno et al., 2018; Kebede et al., 2019). Помимо расоспецифической, в селекции овса используется неспецифическая устойчивость к корончатой ржавчине.

Таким образом, основными стратегиями создания устойчивых к корончатой ржавчине сортов являются:

- интрогрессия генов расоспецифической устойчивости,
- пирамидирование генов,
- селекция на неспецифическую устойчивость к заболеванию.

Методы молекулярной биологии позволяют значительно упростить и ускорить селекционный процесс в любом из вышеперечисленных направлений. Применение ДНК-маркеров дает возможность идентифицировать в исходном материале гены устойчивости и контролировать их наследование в процессе гибридизации с гораздо более высокой точностью по сравнению с методами традиционной селекции. При этом анализ можно проводить на любой стадии развития растений и одновременно определять наличие двух, трех и более генов или локусов (Gorash et al., 2017; Joshi, Nayak 2010). Применение молекулярных маркеров в селекции овса может способствовать созданию новых конкурентоспособных сортов и обеспечить существенный «скачок» вперед (Gorash et al., 2017).

Далее подробнее рассмотрим разработанные к настоящему времени ДНК-маркеры, перспективные для использования в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине.

ДНК-маркеры генов расоспецифической устойчивости

Несмотря на то что в литературе описано значительное количество генов расоспецифической устойчивости овса к *P. coronata*, лишь для некоторых из них установлена локализация на хромосомах (McNish et al., 2020), информация о клонированных генах *Pc* в литературе отсутствует (McCartney et al., 2011; Gorash et al., 2017; Sowa, Paczos-Grzęda, 2020). В базе данных GrainGenes нами было найдено 93 гена устойчивости овса к корончатой

ржавчине. Среди них только для 21 гена указаны сцепленные ДНК-маркеры. При этом недостаточность молекулярно-генетической информации часто не позволяет определить, являются ли некоторые гены, описанные разными исследователями, полностью идентичными, либо относятся к аллельным вариантам одного и того же гена (Nazareno et al., 2018).

Эффективность *Pc*-генов неразрывно связана с расовым (патотипическим) составом возбудителя корончатой ржавчины на той или иной территории. Установлено, что многие *Pc*-гены до сих пор остаются эффективными против рас корончатой ржавчины, встречающихся в Центральной Европе, но количество молекулярных маркеров для этих ценных в селекционном плане генов пока ограничено (Sowa, Paczos-Grzęda, 2020a). Исследователями были отмечены различия в расовом составе *P. coronata* в зависимости от региона РФ (Meshkova, Pyatkova, 2008). На Северо-Западе европейской части России (в Ленинградской области) наиболее высокий уровень устойчивости к корончатой ржавчине показали генотипы, несущие гены *Pc50-2*, *Pc54-2*, *Pc55* и *Pc68* (Loskutov, 2007). Устойчивостью к спорообразцам *P. coronata*, собранным на Северо-Востоке европейской части России (в Кировской области), обладали линии с генами *Pc14*, *Pc46*, *Pc49*, *Pc50*, *Pc50-2*, *Pc50-4*, *Pc58*, *Pc59*. Линии овса с генами *Pc14*, *Pc38*, *Pc39*, *Pc48*, *Pc50*, *Pc50-2*, *Pc50-4*, *Pc58*, *Pc59*, *Pc60*, *Pc61*, *Pc68* показали устойчивость к спорообразцам патогена, взятым на Урале (в Челябинской области). В Западной Сибири (в Новосибирской и Омской областях) наиболее устойчивыми к местным популяциям *P. coronata* являются линии овса, несущие гены *Pc50*, *Pc58* и *Pc59*. При изучении спорообразцов, собранных на территории европейской части России, Урала и Западной Сибири, полностью поражались линии-тестеры с генами *Pc45*, *Pc47*, *Pc55*, *Pc56*, *Pc63*, *Pc67* (Meshkova, Pyatkova, 2008, 2019). Расовый состав возбудителя корончатой ржавчины на одной и той же территории со временем может меняться (Loskutov, 2007; Meshkova, Pyatkova, 2008), поэтому в этом направлении необходимы регулярные исследования.

В таблице 1 суммирована информация о ДНК-маркерах генов расоспецифической устойчивости овса к корончатой ржавчине, разработанных в период с 90-х годов прошлого века по настоящее время.

G. A. Penner et al. (1993) опубликовали работу, посвященную поиску RAPD-маркеров (случайно амплифицированных полиморфных фрагментов ДНК), связанных с геном устойчивости *Pc68*. RAPD-маркеры относятся к неспецифичным ПЦР-маркерам, в основе метода лежит амплификация нескольких различных фрагментов ДНК с использованием одного короткого праймера со случайной последовательностью (Kanukova et al., 2019).

W. L. Rooney et al. (1994) сообщили об идентификации RFLP-маркеров (маркеров полиморфизма длины рестрикционных фрагментов), сцепленных с генами устойчивости *Pc91* и *Pc92*. Авторы рекомендовали данные маркеры для объединения обоих генов в одном генотипе. Разными исследователями были предложены RFLP-маркеры, связанные с локусом *Pca* и генами *Pc38*, *Pc39*, *Pc48*, *Pc58a*, *Pc58b*, *Pc58c*, *Pc71* (Rayapati et al., 1994; Bush, Wise, 1998; Wight et al., 2004; Hoffman et al., 2006).

Следует отметить, что при работе с указанными RFLP- и RAPD-маркерами не проводилось их валидации на различном генетическом фоне. Данный этап разработки ДНК-маркеров очень важен (Leonova, 2013), и его отсутствие не позволяет достоверно судить о надежности применения существующих RFLP- и RAPD-маркеров для выявления генов устойчивости овса к корончатой ржавчине. Кроме того, использование неспецифичных RFLP- и RAPD-маркеров связано с рядом технологических недостатков (Khlestkina, 2013; Kanukova et al., 2019). В большей степени для MAS подходят специфичные ПЦР-маркеры: STS (сайты, меченые нуклеотидной последовательностью) и SCAR (амплифицированные области, охарактеризованные нуклеотидной последовательностью) (Okon, Kowalczyk, 2012).

В 2004 г. в результате изучения популяции F_2 от скрещивания устойчивой линии S42 с восприимчивым сортом 'Calibre' были разработаны два SCAR-маркера: SCAR94-1 и SCAR94-2, сцепленные с геном устойчивости *Pc94*. Источником данного гена является диплоидный вид *A. strigosa*. Специфичность SCAR94-1 и SCAR94-2 была протестирована на трех других расщепляющихся популяциях, расстояние между геном *Pc94* и маркерами составило от 0,9 до 3,4 сМ. Разработанные маркеры были рекомендованы для пирамидирования *Pc94* с другими генами в ходе селекционного процесса (Chong et al., 2004).

В этом же году C. P. Wight et al. сообщили об ассоциации SCAR-маркера ячменя cdo113 с геном устойчивости к корончатой ржавчине овса *Pc38*. Источником гена является дикий гексаплоидный вид овса *A. sterilis*. Маркер был картирован на расстоянии 4 сМ от гена и рекомендован для маркер-вспомогательной селекции. Однако валидация маркера cdo113 не проводилась (Wight et al., 2004).

C. A. McCartney et al. (2011) разработали пять SCAR-маркеров, сцепленных с геном *Pc91*. Источником гена послужила линия Amagalon, полученная в результате филогенетически отдаленного скрещивания тетраплоидного *A. magna* и диплоидного *A. longiglumis*. В ходе работы была проведена валидация маркеров на 23 сортах, как несущих ген *Pc91*, так и без него. Высокую специфичность показали маркеры oPt-0350-cdc2 и oPt-0350-cdc3. Все пять маркеров рекомендованы авторами для пирамидирования *Pc91* с другими генами в процессе создания новых сортов.

S. Sowa и E. Paczos-Grzęda (2020b) разработали шесть SCAR-маркеров, связанных с геном устойчивости *Pc39*, источником которого является *A. sterilis*. Ген *Pc39*, начиная с конца 70-х годов XX века, относится к наиболее эффективным генам устойчивости овса к корончатой ржавчине на территории Европы. Хотя в течение последнего десятилетия его эффективность постепенно снижается, она все же еще достаточно велика, и связанные с данным геном маркеры будут весьма полезны для селекции. В качестве наиболее тесно сцепленного с *Pc39* показал себя маркер SCAR_3456624, расположенный на расстоянии 0,37 сМ от гена. Его надежность для идентификации *Pc39* была подтверждена в ходе валидации на 22 сортах, 15 из которых были носителями гена.

В работе J. Toporowska et al. (2021) предложено три SCAR-маркера, сцепленных с новым геном расоспецифической устойчивости *Pc50-5*, среди которых высокую диагностическую эффективность показал доминантный маркер 58163643_SCAR, расположенный в 0,1 сМ от гена *Pc50-5*.

Для идентификации и пирамидирования локуса *Pca* и генов *Pc45* (*PcKM*), *Pc68*, *Pc85* разработаны также SCAR- и STS-маркеры (Yu, Wise, 2000; Chen et al., 2006; Gnanesh et al., 2015).

В таблице 2 представлены ПЦР-маркеры, прошедшие валидацию и представляющие наибольший интерес для

Таблица 1. **ДНК-маркеры генов расоспецифической устойчивости овса к корончатой ржавчине**
Table 1. **DNA markers of race-specific crown rust resistance genes in oats**

Ген / локус / Gene / locus	Группа сцепления / Linkage group	Картирующая популяция / Mapping population	Типы маркеров / Types of markers	Литературный источник / Published source
Pca	A	*A. strigosa*/*A. wiestii*	RFLP, RAPD, AFLP, STS	Rayapati et al., 1994; Wise et al., 1996; Yu, Wise, 2000
Pc_ PI258731	Mrg20	Betagene-1-1/MNBT1021-1-2; Deon-1-2/ MNBT1020-1-1	SNP, KASP, TaqMan	Rines et al., 2018
Pc38	Mrg02	OT328/Dumont; Pendek-48/Pendek-38	RFLP, SCAR, HRM	Wight et al., 2004; Admassu-Yimer, Klos, 2016b
Pc39	Mrg11	Pendek-39/Pendek-48; OT328/Dumont; Celer/STH9210	RFLP, SCAR	Wight et al., 2004; Sowa, Paczos-Grzęda, 2020b
Pc45 (PcKM)	Mrg08	OT3019/Morton; CDC Weaver/Kame; OT9001/ OT3060; AC Morgan/Pc45; Kasztan/Pc45	SCAR, KASP, TaqMan	Gnanesh et al., 2015; Kebede et al., 2019
Pc48	Mrg20	Pendek-39/Pendek-48	RFLP, HRM	Wight et al., 2004; Admassu-Yimer, Klos, 2016b
Pc50-5	6A	*A. sterilis* CW 486-1/Pendek	SCAR	Toporowska et al., 2021
Pc53	Mrg08	Clinton/6-112-1-15//Otana	SNP	Admassu-Yimer et al., 2018
Pc58a	OT32	Ogle/TAM O-301	RFLP, HRM	Hoffman et al., 2006; Admassu-Yimer, Klos, 2016a
Pc58b, Pc58c	OT32; OT33	Ogle/TAM O-301	RFLP	Hoffman et al., 2006
Pc68	Mrg19	Rodney O/Pc68; AC Assiniboia/MN841801; MS68/S42; Pc68/5*Starter/UFRGS8	RAPD, STS, SNP, AFLP, HRM	Penner et al., 1993; Chen et al., 2006; Kulcheski et al., 2010; Admassu-Yimer, Klos, 2016b
Pc71	Mrg05	D526/Lang	RFLP, HRM	Bush, Wise, 1998; Admassu-Yimer, Klos, 2016b
Pc85	B	*A. strigosa*/*A. wiestii*	STS	Yu, Wise, 2000
Pc91	KOD_1_3_38	Amagalon/Starter-1; Amagalon/Ogle-l; CDC Sol-Fi/HiFi; AC Morgan/Stainless; SW Betania/ Stainless; AC Morgan/CDC Morrison;	RFLP, SCAR, KASP, TaqMan, HRM	Rooney et al., 1994; McCartney et al., 2011; Gnanesh et al., 2013; Admassu-Yimer, Klos, 2016a
Pc92	1	Obee/Midsouth//Starter-1; Obee/Midsouth//Ogle-1	RFLP	Rooney et al., 1994
Pc94	1	Calibre/S42; AC Assiniboia/S42	AFLP, SCAR, SNP	Chong et al., 2004; Chen et al., 2007
Pc98	Mrg20	*Pc98*/Bingo; *Pc98*/Kasztan	SNP, KASP	Zhao et al., 2020

* – маркеры KASP, TaqMan и HRM также относятся к SNP-маркерам, но выделены в отдельные группы, т. к. их применение в MAS наиболее удобно и экономически выгодно

* – KASP, TaqMan and HRM markers also belong to SNP markers, but they are separated into different groups because their use in MAS is especially convenient and cost-effective

Таблица 2. Характеристика наиболее перспективных SCAR- и STS-маркеров расоспецифической устойчивости овса к корончатой ржавчине

Table 2. Description of the most promising SCAR and STS markers of race-specific crown rust resistance genes in oats

Ген / Gene	Название маркера / Marker name	Последовательность прямого (F) и обратного (R) праймеров, 5' – 3' / Sequence of forward (F) and reverse (R) primers, 5' – 3'	Размер ампликона, пн / Amplicon size, bp	Литературный источник / Published source
Pc39	SCAR_RAPD_H11	F: CTTCCGCAGTCTTACCTATTT; R: CTTCCGCAGTGGTGTGGT	1111	Sowa, Paczos-Grzęda, 2020b
	SCAR_SRAP	F: ATGCTCGTCCCCTATCTTCA; R: CGTACGAATTCTTTAC	707	
	oPt-17172	F: GAAACGTGGGTTATGCTCGG; R: AGACGCCGCGTACTCTCTAA	420	
	3456624	F: TGCAGTGAGCTAGTTTAGTT; R: TTCAAGCATGAATCCAGAGT	60	
	3456272	F: TGCAGCAGGTATGGAAGTGAC; R: GAATTGACAGCGCGGTGCG	42	
	3454401	F: CAGAGGAGTTGCTACTAGTACATGG; R: TCACGGGAAGAAGTGCCAAG	61	
Pc68	STS-309	F: GCTAAGCAACAAGGGCA; R: GAAAGCCCAACAACATTCC	774	Chen et al., 2006
Pc91	oPt-0350-cdc2	F: M13-CACCTTCAAGGTAGTGTTTGG; R: AGGCGCAAACTCAATCTTG	354	McCartney et al., 2011
	oPt-0350-cdc3	F: GGACTATCTAGTTTATGGAGGAG; R: AGGCAAAACGAGCAGTGTAA	265	
Pc94	SCAR94-1	F: CGTGCAAACTCCATGGAATC; R: AAGCTTTCCGATGTGCTCAAG	300	Chong et al., 2004
	SCAR94-2	F: TTACCTAACGAATCCGGCAG; R: TCATGGAACTCATTAGCAGGG	449	

практической селекции сортов овса, устойчивых к корончатой ржавчине.

С начала XXI века ведется поиск SNPs (однонуклеотидных полиморфизмов) генов расоспецифической устойчивости овса к корончатой ржавчине и создаются маркеры на основе выявленных SNPs (Chen et al., 2006). Однонуклеотидные полиморфизмы характеризуются высокой плотностью распределения и эволюционной стабильностью, что делает использование SNP-маркеров весьма удобным. Они хорошо зарекомендовали себя во многих направлениях генетики и селекции, в том числе при скрининге исходного материала, составлении генетических карт, маркер-вспомогательном отборе (Semagn et al., 2014; Kanukova et al., 2019). Существует большое количество разных по принципу действия генотипирующих платформ для выявления SNPs. К ним относятся такие технологии, как полногеномные SNP-платформы (genome-scale SNP-platforms), KASP (конкурентной аллель-специфичной ПЦР)-маркеры, технология TaqMan, HRM (высокоразрешающего анализа кривых плавления).

В последние годы наибольшую популярность в селекции приобретают KASP-маркеры. Идентификация аллелей основана на конкурентном связывании двух аллель-специфичных прямых праймеров, каждый из которых содержит уникальную концевую последовательность. С 2013 по 2020 г. были разработаны KASP-маркеры, сцепленные с генами устойчивости к корончатой ржавчине *Pc*_PI258731, *Pc45* (*PcKM*), *Pc91*, *Pc98* (Gnanesh et al., 2013, 2015; Rines et al., 2018; Kebede et al., 2019; Zhao et al., 2020). Они значительно дешевле SNP-платформ для полногеномного анализа и являются более подходящими в ситуациях, когда требуется малое или умеренное количество маркеров для анализа большого количества образцов (Semagn et al., 2014; Ayalew et al., 2019).

В качестве надежного метода определения SNP широко применяется технология TaqMan, основанная на применении, помимо праймеров, специфичных зондов. Маркеры TaqMan были разработаны для генов устойчивости к корончатой ржавчине *Pc*_PI258731, *Pc45* (PcKM), *Pc91* (McCartney et al., 2011; Gnanesh et al., 2015; Rines et al., 2018). Однако данный подход является более дорогостоящим и менее эффективным, чем KASP (Ayalew et al., 2019).

B. Admassu-Yimer и K. E. Klos (2016a, 2016b) разработали маркеры для определения SNP, связанных с устойчивостью к корончатой ржавчине, с использованием HRM. Ими были получены HRM-маркеры для генов расоспецифической устойчивости *Pc38*, *Pc48*, *Pc58a*, *Pc68*, *Pc71*, *Pc91*. Авторы подчеркивают более низкую стоимость разработки маркеров и меньшую стоимость реагентов для анализа по сравнению с KASP- и TaqMan-технологиями.

Таким образом, за последние тридцать лет были разработаны различные типы ДНК-маркеров генов расоспе-

цифической устойчивости овса к корончатой ржавчине. Несмотря на то что они связаны с небольшим числом известных *Pc*-генов, они несомненно могут быть использованы в практической селекции. Различия в материально-технической базе селекционных учреждений не позволяют дать конкретных рекомендаций по выбору того или иного типа маркеров при создании устойчивых к заболеванию сортов овса. Маркеры KASP, TaqMan и HRM на данный момент являются наиболее перспективными технологиями идентификации генов устойчивости к корончатой ржавчине. SCAR- и STS-маркеры в большей степени подходят для широкого практического использования, благодаря наличию валидированных маркеров и экономической доступности. Для реализации стратегии пирамидирования генов расоспецифической устойчивости в селекции овса оптимальным вариантом является применение комплекса маркеров, разработанных к различным *Pc*-генам.

Определение локусов неспецифической устойчивости к корончатой ржавчине

Как уже упоминалось ранее, неспецифическая (частичная) устойчивость к корончатой ржавчине сохраняется дольше, чем расоспецифическая. Это привлекает к ней интерес при выведении новых сортов. Неспецифическая устойчивость не обеспечивает высокий уровень резистентности хозяина, но снижает степень развития патогена, что предотвращает эпифитотии и уменьшает потери урожая. Считается, что неспецифическая устойчивость овса к корончатой ржавчине имеет полигенную природу (Klos et al., 2017; Gorash et al., 2017; Nazareno et al., 2018, McNish et al., 2020). Однако в некоторых случаях наследование неспецифической устойчивости может быть менее сложным и обусловлено действием одного или двух генов (Nazareno et al., 2018). Присутствие расоспецифических генов может помешать выявлению генов частичной устойчивости. Кроме того, неспецифическую устойчивость чаще всего можно оценить только по фенотипу взрослых растений. Все это делает селекцию на частичную устойчивость более сложным и долгим процессом по сравнению с селекцией на расоспецифическую устойчивость. Применение маркер-вспомогательной селекции позволит повысить эффективность выведения сортов с неспецифической устойчивостью к корончатой ржавчине. Для этого необходимо идентифицировать QTLs (локусы количественных признаков) и определить тесно связанные с ними молекулярные маркеры (Babiker et al., 2015; Gorash et al., 2017; Nazareno et al., 2018; McNish et al., 2020). Существуют два пути идентификации QTLs устойчивости овса к корончатой ржавчине: QTL-картирование и полногеномный ассоциативный анализ.

Традиционное QTL-картирование основано на скрещивании двух линий или сортов, контрастных по интересующему признаку, и создании картирующих популяций. Определяются полиморфные ДНК-маркеры, которые позволяют различить генотипы родителей. Данные маркеры используют для генотипирования всех линий картирующей популяции и на основе полученных данных строят генетическую карту сцепления. Картирующие популяции оценивают в течение нескольких лет, в тепличных и полевых условиях, проверяя корреляцию между признаком устойчивости и маркерами. Точность QTL-картирования зависит от размера картирующей популяции, генетической изменчивости, которую она охватывает, и плотности молекулярных маркеров (Chesnokov, Artem'eva, 2011). QTL-анализ обусловливает создание селекционно ценных маркеров, которые служат эффективным инструментом для улучшения культурных растений (Vreugdenhil et al., 2007; Chesnokov, Artem'eva, 2011).

Примером использования метода QTL-картирования может служить исследование E. M. Babiker et al. (2015), в ходе которого были идентифицированы четыре QTLs неспецифической устойчивости овса к корончатой ржавчине, находящиеся на хромосомах 12D, 13A и 19A и определяющие от 10 до 53% фенотипического проявления признака. Валидация данных QTLs, т. е. их успешное выявление при работе с популяциями иного происхождения, говорит о применимости полученных результатов независимо от генетического фона. В то же время возможности такого использования QTLs и сцепленных с ними маркеров часто бывают ограничены, так как родительские генотипы картирующих популяций могут и не представлять собой все богатство генетического разнообразия, вовлекаемое в селекционные программы (Joshi, Nayak 2010; Montilla-Bascón et al., 2015).

Метод полногеномного ассоциативного анализа (GWAS) основан на выявлении неравновесного сцепления (LD) между аллелями разных локусов. Он позволяет на основании сопоставления данных гено- и фенотипирования множества образцов одного вида определять взаимосвязь геномных маркерных локусов с признаками (Khlestkina, 2018).

Так, I. G. McNish et al. (2020) провели исследование 256 линий овса, участвующих в селекционных программах США и Канады. Ими были идентифицированы QTLs количественной устойчивости овса к корончатой ржавчине в группах сцепления Mrg05, Mrg12, Mrg15, Mrg18, Mrg20 и Mrg33. Авторы сообщают, что выявленные QTLs и связанные с ними SNPs являются многообещающим материалом для дальнейшего изучения и использования в маркер-вспомогательной селекции устойчивых сортов овса.

Преимущества GWAS по сравнению с QTL-картированием – это увеличение разрешения картирования, сокращение времени исследования, возможность одновременно изучать большее число аллелей (Chesnokov, Artem'eva, 2011; Montilla-Bascón et al., 2015; Khlestkina, 2018).

На данный момент идентифицировано значительное количество QTLs, ассоциированных с неспецифической устойчивостью овса к корончатой ржавчине. При этом использовались ДНК-маркеры различных типов. В работах последних пяти лет преимущество отдается мультиплексным SNP-платформам и GBS-маркерам (маркерам для генотипирования посредством секвенирования) (Babiker et al., 2015; Klos et al., 2017; Nazareno et al., 2018; McNish et al., 2020).

Следует отметить, что поиск QTLs, в которых локализованы гены расоспецифической устойчивости к корончатой ржавчине, также проводился (Zhu et al., 2003; Klos et al., 2017). K. E. Klos et al. (2017) указывают на то, что локусы неспецифической устойчивости и *Pc*-гены могут перекрывать друг друга на картах сцепления и четко отделить их друг от друга не всегда возможно.

Заключение

Методы молекулярной биологии становятся важным инструментом для создания новых сортов сельскохозяйственных культур. Расширение знаний об устойчивости овса к патогену *P. coronata*, благодаря молекулярно-ге-

нетическим данным, является ключом к разработке сортов с длительной устойчивостью (Sowa, Paczos-Grzęda, 2020b). Речь идет как о поиске новых генов и локусов устойчивости, так и уточнении молекулярной организации и функционирования уже известных генов. Для эффективного использования *Pc*-генов необходимы дополнительные данные по молекулярному картированию, чтобы полностью охарактеризовать аллельные отношения между ними (Kebede et al., 2019).

Интрогрессия генов устойчивости зависит от их надежной идентификации в растении с использованием эффективных молекулярных маркеров (Toporowska et al., 2021). Проведенный анализ литературы показал, что основное внимание на данном этапе посвящено именно поиску и разработке молекулярных маркеров, связанных с расоспецифической устойчивостью овса к корончатой ржавчине. Не было найдено информации об устойчивых сортах, успешно созданных с применением ДНК-маркеров. В то же время ДНК-маркеры различных типов рекомендованы для практического применения, в частности для пирамидирования генов и увеличения срока устойчивости новых сортов. В качестве наиболее перспективных и доступных для внедрения в практическую селекцию овса рекомендованы прошедшие валидацию SCAR- и STS-маркеры генов *Pc39*, *Pc68*, *Pc91*, *Pc94*. Эти маркеры могут обеспечить точный выбор желаемых аллельных комбинаций. Однако стоит подчеркнуть необходимость осознанного подхода при сочетании нескольких *Pc*-генов в одном генотипе. Обеспечение устойчивости овса к *P. coronata* за счет генов расоспецифической устойчивости эффективно, но зависит от реакции сортов на местные популяции патогена (Fulcher et al., 2020). Ввиду эволюционной способности патогена преодолевать новые комбинации генов устойчивости стоит предусмотреть некоторый «резерв» устойчивости к данному патогену и использовать новые комбинации *Pc*-генов на практике постепенно, а также сочетать их с локусами, связанными с другими механизмами устойчивости овса к *P. coronata*.

К настоящему времени есть данные об идентификации QTLs неспецифической устойчивости к корончатой ржавчине. В отличие от расоспецифической, неспецифическая устойчивость овса к данной болезни эффективна против широкого спектра рас патогена и в течение длительного периода времени. Поэтому, несмотря на то что сложность наследования ранее ограничивала применение этого типа устойчивости в селекционных программах, ее использование в селекции в будущем необходимо (Isidro- Sánchez et al., 2020).

В целом, применение ДНК-маркеров имеет значительный потенциал в селекции овса на устойчивость к корончатой ржавчине. Внедрение ДНК-маркеров в селекцию овса будет возрастать с расширением молекулярно-генетических данных и совершенствованием технологий выявления генов и локусов, связанных как с расоспецифической, так и с неспецифической устойчивостью овса к *P. coronata*.

References / Литература

Admassu-Yimer B., Bonman J.M., Klos K.E. Mapping of crown rust resistance gene *Pc53* in oat (*Avena sativa*). *PLoS One*. 2018;13(12):e0209105. DOI: 10.1371/journal.pone.0209105

Admassu-Yimer B., Klos K.E. PCR-Based High-resolution Melt Markers for *Pc* genes/QTL. Part 1: SNPs linked to QCr. cdl11-13A, QPc. crc-14D, *Pc58a*, and *Pc91*. *Oat Newsletter*. 2016a;53(7). Available from: https://oatnews.org/oatnews_pdfs/2016/oatnews_2016_Yimer.pdf [accessed Nov. 25, 2020].

Admassu-Yimer B., Klos K.E. PCR-Based High-resolution Melt Markers for Pc genes. Part 2: SNPs linked to *Pc38*, *Pc48*, *Pc68*, and *Pc71*. *Oat Newsletter*. 2016b;53(11). Available from: https://oatnews.org/oatnews_pdfs/2016/oatnews_2016_Yimer2.pdf [accessed November 25, 2020].

Ausemus E.R. Breeding for disease resistance in wheat, oats, barley and flax. *The Botanical Review.* 1943;9(4):207-260. Available from: https://www.jstor.org/stable/4353286 [accessed November 25, 2020].

Ayalew H., Tsang P.W., Chu C., Wang J., Liu S., Chen C. et al. Comparison of TaqMan, KASP and rhAmp SNP genotyping platforms in hexaploid wheat. *PLoS One*. 2019;14(5):e0217222. DOI: 10.1371/journal.pone.0217222

Babiker E.M., Gordon T.C., Jackson E.W., Chao S., Harrison S.A., Carson M.L. et al. Quantitative trait loci from two genotypes of oat (*Avena sativa*) conditioning resistance to *Puccinia coronata*. *Phytopathology*. 2015;105(2):239-245. DOI: 10.1094/PHYTO-04-14-0114-R

Bush A.L., Wise R.P. High-resolution mapping adjacent to the *Pc71* crown-rust resistance locus in hexaploid oat. *Molecular Breeding*. 1998;4(1):13-21. DOI: 10.1023/A:1009652222382

Cabral A.L., Gnanesh B.N., Mitchell Fetch J.W., McCartney C., Fetch T., Park R.F. et al. Oat fungal diseases and the application of molecular marker technology for their control. In: A. Goyal, C. Manoharachary (eds). *Future Challenges in Crop Protection Against Fungal Pathogens*. New York, NY: Springer; 2014. p.343-358. DOI: 10.1007/978-1-4939-1188-2_12

Cabral A.L., Park R.F. Genetic analysis of seedling resistance to crown rust in five diploid oat (*Avena strigosa*) accessions. *Journal of Applied Genetics*. 2016;57(1):27-36. DOI: 10.1007/s13353-015-0302-9

Carson M.L. Broad-spectrum resistance to crown rust, *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*, in accessions of the tetraploid slender oat, *Avena barbata*. *Plant Disease*. 2009a;93(4):363-366. DOI: 10.1094/PDIS-93-4-0363

Carson M.L. Crown rust development and selection for virulence in *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* in an oat multiline cultivar. *Plant Disease*. 2009b;93(4):347-353. DOI: 10.1094/PDIS-93-4-0347

Chen G., Chong J., Gray M., Prashar S., Procunier J.D. Identification of single-nucleotide polymorphisms linked to resistance gene *Pc68* to crown rust in cultivated oat. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2006;28(2):214-222. DOI: 10.1080/07060660609507289

Chen G., Chong J., Prashar S., Procunier J.D. Discovery and genotyping of high-throughput SNP markers for crown rust resistance gene *Pc94* in cultivated oat. *Plant Breeding*. 2007;126(4):379-384. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01364.x

Chesnokov Yu.V., Artem'eva A.M. Association mapping in plants (review). *Agricultural Biology*. 2011;46(5):3-16. [in Russian] (Чесноков Ю.В., Артемьева А.М. Ассоциативное картирование у растений (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2011;46(5):3-16).

Chong J., Reimer E., Somers D., Aung T., Penner G.A. Development of sequence-characterized amplified region (SCAR) markers for resistance gene *Pc94* to crown rust in oat. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2004;26(1):89-96. DOI: 10.1080/07060660409507118

Dodds P.N., Rathjen J.P. Plant immunity: towards an integrated view of plant-pathogen interactions. *Nature*

Reviews. Genetics. 2010;11(8):539-548. DOI: 10.1038/nrg2812

Forsberg R.A. The use of monosomic alien substitution lines in interploidy gene transfer in *Avena*. *Biotechnology & Biotechnological Equipment*. 1990;4(5-6):27-30. DOI: 10.1080/13102818.1990.10818615

Fulcher M.R., Benscher D., Sorrells M.E., Bergstrom G.C. Preserving spring oat yields in New York through varietal resistance to crown rust. *Plant Health Progress*. 2020;21(1): 36-39. DOI: 10.1094/PHP-05-19-0037-RS

Gnanesh B.N., McCartney C.A., Eckstein P.E., Mitchell Fetch J.W., Menzies J.G., Beattie A.D. Genetic analysis and molecular mapping of a seedling crown rust resistance gene in oat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2015;128(2):247-258. DOI: 10.1007/s00122-014-2425-5

Gnanesh B.N., Mitchell Fetch J.W., Menzies J.G., Beattie A.D., Eckstein P.E., McCartney C.A. Chromosome location and allele-specific PCR markers for marker-assisted selection of the oat crown rust resistance gene *Pc91*. *Molecular Breeding*. 2013;32(3):679-686. DOI: 10.1007/s11032-013-9900-6

Gnanesh B.N., Mitchell Fetch J.W., Zegeye T., McCartney C.A., Fetch T. Oat. In: A. Pratap, J. Kumar (eds). *Alien Gene Transfer in Crop Plants. Vol. 2. Achievements and Impacts.* New York, NY: Springer; 2014. p.51-73. DOI: 10.1007/978-1-4614-9572-7_3

Gorash A., Armoniene R., Mitchell Fetch J.W., Liatukas Ž., Danyté V. Aspects in oat breeding: nutrition quality, nakedness and disease resistance, challenges and perspectives. *Annals of Applied Biology*. 2017;171(3):281-302. DOI: 10.1111/aab.12375

Gradoboeva T.P., Batalova G.A. Estimation of oat genotypes on resistance to crown rust. *Legumes and Groat Crops*. 2018;1(25):91-98. [in Russian] (Градобоева Т.П., Баталова Г.А. Оценка сортообразцов овса на устойчивость к корончатой ржавчине. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2018;1(25):91-98).

GrainGenes. A database for *Triticeae* and *Avena*. Albany, CA; 2021. Available from: https://wheat.pw.usda.gov [accessed Jan. 25, 2021].

Hoffman D.L., Chong J., Jackson E.W., Obert D.E. Characterization and mapping of a crown rust resistance gene complex (*Pc58*) in TAM O-301. *Crop Science*. 2006;46(6):2630-2635. DOI: 10.2135/cropsci2006.01.0014

Isidro-Sánchez J., Prats E., Howarth C., Langdon T., Montilla-Bascón G. Genomic approaches for climate resilience breeding in oats. In: C. Kole (ed.). *Genomic Designing of Climate-Smart Cereal Crops*. Cham: Springer; 2020. p.133-169. DOI: 10.1007/978-3-319-93381-8_4

Joshi R.K., Nayak S. Gene pyramiding – A broad spectrum technique for developing durable stress resistance in crops. *Biotechnology and Molecular Biology Reviews*. 2010;5(3):51-60.

Kanukova K.R., Gazaev I.H., Sabanchieva L.K., Bogotova Z.I., Appaev S.P. DNA markers in crop production. *News of the Kabardin-Balkar Scientific Center of RAS*. 2019;6(92):220-232. [in Russian] (Канукова К.Р., Газаев И.Х., Сабанчиева Л.К., Боготова З.И., Аппаев С.П. ДНК-маркеры в растениеводстве. *Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН*. 2019;6(92):220-232). DOI: 10.35330/1991-6639-2019-6-92-220-232

Kebede A.Z., Friesen-Enns J., Gnanesh B.N., Menzies J.G., Mitchell Fetch J.W., Chong J. et al. Mapping oat crown rust resistance gene *Pc45* confirms association with *PcKM*. *G3: Genes, Genomes, Genetics*. 2019;9(2):505-511. DOI: 10.1534/g3.118.200757

Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2013;17(4/2):1044-1054. [in Russian] (Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(4/2):1044-1054).

Khlestkina E.K. Plant genetic resources in post-genomic era. In: *Modern problems of adaptation (Zhuchenko's reading IV) Part I. Collection of Scientific papers of the International Scientific and Practical Conference; September 24–26, 2018*. Belgorod; 2018. p.196-200. [in Russian] (Хлесткина Е.К. Генетические ресурсы растений в постгеномную эру. В кн.: *Современные проблемы адаптации (Жученковские чтения IV). Часть. I. Сборник научных трудов международной научно-практической конференции; 24–26 сентября 2018 г*. Белгород; 2018. С.196-200).

Kim H.B. Inheritance of resistance to *Puccinia coronata* var. *avenae* in six selections of *Avena sterilis*. *Euphytica*. 1974;23(1):174-180. DOI: 10.1007/BF00032758

Klos K.E., Yimer A.B., Babiker E.M., Beattie A.D., Bonman J.M., Carson M.L. et al. Genome-wide association mapping of crown rust resistance in oat elite germplasm. *The Plant Genome*. 2017;10(2). DOI: 10.3835/plantgenome2016.10.0107

Kulcheski F.R., Graichen F.A.S., Martinelli J.A., Locatelli A.B., Federizzi L.C., Delatorre C.A. Molecular mapping of *Pc68*, a crown rust resistance gene in *Avena sativa*. *Euphytica*. 2010;175(3):423-432. DOI: 10.1007/s10681-010-0198-8

Leonova I.N. Molecular markers: implementation in crop plant breeding for identification, introgression, and gene pyramiding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(2):314-325. [in Russian] (Леонова И.Н. Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации, интрогрессии и пирамидирования генов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(2):314-325).

Loarce Y., Navas E., Paniagua C., Fominaya A., Manjón J.L., Ferrer E. Identification of genes in a partially resistant genotype of *Avena sativa* expressed in response to *Puccinia coronata* infection. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:731. DOI: 10.3389/fpls.2016.00731

Loskutov I.G. The N.I. Vavilov's theory of immunity and current investigations on plant resistance by the example of oats. *Agricultural Biology*. 2007;42(5):48-62. [in Russian] (Лоскутов И.Г. Теория иммунитета Н.И. Вавилова и современные исследования устойчивости растений на примере овса. *Сельскохозяйственная биология*. 2007;42(5):48-62).

Martens J.W., Dyck P.L. Genetics of resistance to rust in cereals from a Canadian perspective. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 1989;11(1):78-85. DOI: 10.1080/07060668909501152

McCartney C.A., Stonehouse R.G., Rossnagel B.G., Eckstein P.E., Scoles G.J., Zatorski T. et al. Mapping of the oat crown rust resistance gene *Pc91*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2011;122(2):317-325. DOI: 10.1007/s00122-010-1448-9

McNish I.G., Zimmer C.M., Susko A.Q., Heuschele D.J., Tiede T., Case A.J. et al. Mapping crown rust resistance at multiple time points in elite oat germplasm. *The Plant Genome.* 2020;13(1):e20007. DOI: 10.1002/tpg2.20007

Meshkova L.V., Pyatkova O.V. Biotypic composition of the crown rust of oats in Omsk Province (Biotipicheskiy sostav koronchatoy rzhavchiny ovsa v Omskoy oblasti). In: *Collection of proceedings of the All-Russian (National) Scientific and Practical Conference dedicated*

to the 100th anniversary of the S.I. Leontiev's birth; February 27, 2019 (*Sbornik materialov Vserossiyskoy (natsionalnoy) nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 100-letiyu so dnya rozhdeniya S.I. Leontyeva; 27 fevralya 2019 g.)*. Omsk; 2019. p.219-223. [in Russian] (Мешкова Л.В, Пяткова О.В. Биотипический состав корончатой ржавчины овса в Омской области. В кн.: *Сборник материалов Всероссийской (национальной) научно-практической конференции, посвященной 100-летию со дня рождения С.И. Леонтьева; 27 февраля 2019 г.* Омск; 2019. С.219-223). URL: https://agro.omgau.ru/nauka/sborniki-nauchnykh-statej/item/138-materialy-vserossijskoj-natsionalnoj-nauchno-prakticheskoj-konferentsii-posvyashchennoj-100-letiyu-so-dnya-rozhdeniya-s-i-leonteva.html [дата обращения: 15.10.2021].

Meshkova L.V., Pyatkova O.V. Monitoring of crown rust of oats agent virulence in Omsk region. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2008;(12):15-17. [in Russian] (Мешкова Л.В, Пяткова О.В. Мониторинг вирулентности возбудителя корончатой ржавчины овса в Омской области. *Достижения науки и техники АПК*. 2008;(12):15-17).

Montilla-Bascón G., Rispail N., Sanchez-Martin J., Rubiales D., Mur L.A.J., Langdon T. et al. Genome-wide association study for crown rust (*Puccinia coronata* f. sp. *avenae*) and powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *avenae*) resistance in an oat (*Avena sativa*) collection of commercial varieties and landraces. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:103. DOI: 10.3389/fpls.2015.00103

Nazareno E.S., Li F., Smith M., Park R.F., Kianian S.F., Figueroa M. *Puccinia coronata* f. sp. *avenae*: a threat to global oat production. *Molecular Plant Pathology*. 2018;19(5):1047-1060. DOI: 10.1111/mpp.12608

Oat crown rust. USDA ARS Cereal Disease Lab.: St. Paul, MN; 2017. Available from: https://www.ars.usda.gov/midwest-area/stpaul/cereal-disease-lab/docs/cereal-rusts/oat-crown-rust/ [accessed Nov. 15, 2021].

Ohm H.W., Shaner G. Breeding oat for resistance to diseases. In: H.G. Marshall, M.T. Sorrells (eds). *Agronomy: a Series of Monographs. No. 33. Oat Science and Technology*. New York, NY: Academic Press; 1992. p.657-698.

Okon S., Kowalczyk K. Description of DNA analysis techniques and their application in oat (*Avena* L.) genome research. *Acta Agrobotanica*. 2012;65(1):3-10. DOI: 10.5586/aa.2012.037

Paczos-Grzęda E., Sowa S., Koroluk A., Langdon T. Characteristics of resistance to *Puccinia coronata* f. sp. *avenae* in *Avena fatua*. *Plant Disease*. 2018;102(12):2616-2624. DOI: 10.1094/PDIS-03-18-0528-RE

Penner G.A., Chong J., Wight C.P., Molnar S.J, Fedak G. Identification of an RAPD marker for the crown rust resistance gene *Pc68* in oats. *Genome*. 1993;36(5):818-820. DOI: 10.1139/g93-108

Periyannan S., Milne R.J., Figueroa M., Lagudah E.S., Dodds P.N. An overview of genetic rust resistance: From broad to specific mechanisms. *PLoS Pathogens.* 2017;13(7):e1006380. DOI: 10.1371/journal.ppat.1006380

Rayapati P.J., Gregory J.W., Lee M., Wise R.P. A linkage map of diploid *Avena* based on RFLP loci and a locus conferring resistance to nine isolates of *Puccinia coronata* var. *avenae*. *Theoretical and Applied Genetics*. 1994;89(7-8):831-837. DOI: 10.1007/bf00224505

Rines H.W., Miller M.E., Carson M., Chao S., Tiede T., Wiersma J. et al. Identification, introgression, and molecular marker genetic analysis and selection of a highly effective novel oat crown rust resistance from diploid oat, *Avena strigosa*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2018;131(3):721-733. DOI: 10.1007/s00122-017-3031-0

Rines H.W., Porter H.L., Carson M.L., Ochocki G.E. Introgression of crown rust resistance from diploid oat *Avena strigosa* into hexaploid cultivated oat *A. sativa* by two methods: Direct crosses and through an initial 2x·4x synthetic hexaploid. *Euphytica*. 2007;158(1-2):67-79. DOI: 10.1007/s10681-007-9426-2

Rooney W.L., Rines H.W., Phillips R.L. Identification of RFLP markers linked to crown rust resistance genes *Pc91* and *Pc92* in oat. *Crop Science*. 1994;34(4):940-944. DOI: 10.2135/cropsci1994.0011183x003400040019x

Semagn K., Babu R., Hearne S., Olsen M. Single nucleotide polymorphism genotyping using Kompetitive Allele Specific PCR (KASP): overview of the technology and its application in crop improvement. *Molecular Breeding*. 2014;33(1):1-14. DOI: 10.1007/s11032-013-9917-x

Shafikova T.N., Omelichkina Y.V. Molecular-genetic aspects of plant immunity to phytopathogenic bacteria and fungi. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2015;62(5):571-585. DOI: 10.1134/S1021443715050143

Sidorov A.V., Zakharov V.G., Tyryshkin L.G. Field resistance in oat and barley samples to fungal leaf diseases. *Izvestiya Saint-Petersburg State Agrarian University*. 2018;(53):76-79. [in Russian] (Сидоров А.В., Захаров В.Г., Тырышкин Л.Г. Полевая устойчивость образцов овса и ячменя к грибным листовым болезням. *Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета*. 2018;(53):76-79). DOI: 10.24411/2078-1318-2018-14076

Skolotneva E.S., Salina E.A. Resistance mechanisms involved in complex immunity of wheat against rust diseases. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(5):542-550. [in Russian] (Сколотнева Е.С., Салина Е.А. Разнообразие механизмов устойчивости, вовлеченных в многоуровневый иммунитет пшеницы к ржавчинным заболеваниям. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(5):542-550). DOI: 10.18699/VJ19.523

Sowa S., Paczos-Grzęda E. A study of crown rust resistance in historical and modern oat cultivars representing 120 years of Polish oat breeding. *Euphytica*. 2020a;216(1):1-10. DOI: 10.1007/s10681-019-2545-8

Sowa S., Paczos-Grzęda E. Identification of molecular markers for the *Pc39* gene conferring resistance to crown rust in oat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2020b;133(4):1081-1094. DOI: 10.1007/s00122-020-03533-z

Sunstrum F.G., Bekele W.A., Wight C.P., Yan W., Chen Y., Tinker N.A. A genetic linkage map in southern-by-spring oat identifies multiple quantitative trait loci for adaptation and rust resistance. *Plant Breeding*. 2018;138(1):82-94. DOI: 10.1111/pbr.12666

Toporowska J., Sowa S., Kilian A., Koroluk A., Paczos-Grzęda E. Discovery and chromosomal location a highly effective oat crown rust resistance gene *Pc50-5*. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(20):11183. DOI: 10.3390/ijms222011183

Tyryshkin L.G. Modification variability of virulence in cereals obligate phytopathogens: conclusions and consequences. *Plant Protection News*. 2016;3(89):171-173. [in Russian] (Тырышкин Л.Г. Модификационная изменчивость вирулентности облигатных фитопатогенов злаков: выводы и следствия. *Вестник защиты растений*. 2016;3(89):171-173).

Vreugdenhil D., Koornneef M., Sergeeva L.I. Use of QTL analysis in physiological research. *Russian Journal*

of Plant Physiology. 2007;54(1):10-15. DOI: 10.1134/S1021443707010025

Wight C.P., O'Donoughue L.S., Chong J., Tinker N.A., Molnar S.J. Discovery, localization, and sequence characterization of molecular markers for the crown rust resistance genes *Pc38*, *Pc39*, and *Pc48* in cultivated oat (*Avena sativa* L.). *Molecular Breeding*. 2004;14(4):349-361. DOI: 10.1007/s11032-004-0148-z

Wise R.P., Lee M., Rayapati P.J. Recombination within a 5-centimorgan region in diploid *Avena reveals* multiple specificities conferring resistance to *Puccinia coronata*. *Phytopathology*. 1996;86(4):340-346. DOI: 10.1094/phyto-86-340

Yu G.X., Wise R.P. An anchored AFLP-and retrotransposon-based map of diploid *Avena*. *Genome*. 2000;43(5):736-749. DOI: 10.1139/g00-037

Zhao J., Kebede A.Z., Menzies J.G., Paczos-Grzęda E., Chong J., Mitchell Fetch J.W. et al. Chromosomal location of the crown rust resistance gene *Pc98* in cultivated oat (*Avena sativa* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2020;133(4):1109-1122. DOI: 10.1007/s00122-020-03535-x

Zhu S., Leonard K.J., Kaeppler H.F. Quantitative trait loci associated with seedling resistance to isolates of *Puccinia coronata* in oat. *Phytopathology*. 2003;93(7):860-866. DOI: 10.1094/phyto.2003.93.7.860

Информация об авторах

Анна Владимировна Бакулина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, зав. лабораторией, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, mol-biol@fanc-sv.ru, https://orcid.org/0000-0002-5171-2476

Нина Владиславовна Новоселова, младший научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, syllvana@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-0638-4258

Лариса Сергеевна Савинцева, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, savinceva.l@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7878-4891

Галина Аркадьевна Баталова, академик РАН, зам. директора по селекционной работе, Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого, 610007 Россия, Киров, ул. Ленина, 166а, g.batalova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3491-499X

Information about the authors

Anna V. Bakulina, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Head of a Laboratory, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, mol-biol@fanc-sv.ru, https://orcid.org/0000-0002-5171-2476

Nina V. Novoselova, Associate Researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, syllvana@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-0638-4258

Larisa S. Savintseva, Cand. Sci. (Biology), Researcher, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, savinceva.l@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-7878-4891

Galina A. Batalova, Full Member (Academician) of the RAS, Deputy Director for Breeding Work, Federal Agricultural Research Center of the North-East named N.V. Rudnitsky, 166a Lenina St., Kirov 610007, Russia, g.batalova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-3491-499X

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 19.08.2021; одобрена после рецензирования 27.12.2021; принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 19.08.2021; approved after reviewing on 27.12.2021; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 634.2:634.7:634.23:581.17
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-236-253

CC BY

Сохранение генетических ресурсов рода *Rubus* (Rosaceae) *ex situ* (обзор)

С. Е. Дунаева[1], Л. С. Красовская[2], Т. А. Гавриленко[1]

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

[2] *Ботанический институт имени В.Л. Комарова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

Автор, ответственный за переписку: Светлана Ефимовна Дунаева, dunaevase@mail.ru

В настоящем обзоре рассматриваются вопросы сохранения *ex situ* генетических ресурсов рода *Rubus* L. в мировых генбанках, а также институтах и учреждениях разных стран. В исследуемой проблематике наиболее актуальными становятся вопросы сохранения меж- и внутривидового разнообразия и его рационального использования в селекционных программах. Основное внимание уделено помологически важным подродам – малин *Idaeobatus* Focke (= *Batidaea* (Dumort.) Greene) и ежевик *Rubus* (= *Eubatus* Focke).

Приводится детальная информация о составе и численности полевых, *in vitro* и криоколлекций, а также коллекций семян; анализируются особенности сохранения генетических ресурсов рода в разных типах коллекций. Обобщена отсутствующая в международных базах данных информация о коллекциях рода, сохраняемых в Российской Федерации. Особое внимание уделено коллекции малины и ежевики Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) – истории ее создания и современному состоянию.

В клоновом генбанке ВИР в настоящее время сохраняют 359 образцов рода *Rubus*, относящихся преимущественно к подродам малин (*Idaeobatus*) и ежевик (*Rubus*); из них в полевой коллекции поддерживают 209 образцов, в коллекции *in vitro* – 150. В коллекции ВИР преобладают селекционные сорта малины – 170 образцов, из которых 126 – отечественной селекции. Дикорастущие виды представлены в основном сборами на территории Русского Севера – 49 клонами малины обыкновенной (*Rubus idaeus* L.), 6 – морошки (*R. chamaemorus* L.) и сборами ежевики на территории Кавказа (35 образцов – 26 видов). Приводятся данные о видовом разнообразии рода в природной флоре Российской Федерации и обсуждается стратегия пополнения, изучения и сохранения генетических ресурсов рода *Rubus* в генбанке ВИР.

Ключевые слова: малина, ежевика, видовое разнообразие, коллекции, *in vitro*, криоконсервация, генбанки

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0481-2022-0004 «Совершенствование подходов и методов *ex situ* сохранения идентифицированного генофонда вегетативно размножаемых культур и их диких родичей, разработка технологий их эффективного использования в селекции» и плану исследований Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), тема № АААА-А19-119031290052-1 «Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Дунаева С.Е., Красовская Л.С., Гавриленко Т.А. Сохранение генетических ресурсов рода *Rubus* (Rosaceae) *ex situ* (обзор). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):236-253. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-236-253

© Дунаева С.Е., Красовская Л.С., Гавриленко Т.А., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-236-253

Ex situ conservation of *Rubus* L. (Rosaceae) genetic resources (a review)

Svetlana E. Dunaeva[1], Lyudmila S. Krasovskaya[2], Tatjana A. Gavrilenko[1]

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

[2] *Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

Corresponding author: Svetlana E. Dunaeva, dunaevase@mail.ru

This review examines the issues of *ex situ* conservation of *Rubus* L. genetic resources in the world's genebanks and various institutions in different countries. The most urgent among the studied problems are the issues of preserving interspecific and intraspecific diversity and its sustainable utilization in breeding programs. The main attention is paid to pomologically important subgenera – raspberries *Idaeobatus* Focke (= *Batidaea* (Dumort.) Greene) and blackberries *Rubus* (= *Eubatus* Focke).
Detailed information is provided on the composition and size of field, *in vitro* and cryogenic collections as well as seed collections. Specific features of conserving the genus's genetic resources in collections of different types are analyzed. Information on collections of the genus preserved in the Russian Federation, unavailable in international databases, is summarized. Particular attention is paid to the collection of raspberries and blackberries held by the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), including the history of its formation and the current state.
VIR's clonal genebank currently preserves 359 accessions of *Rubus* L., belonging mainly to the subgenera of raspberries (*Idaeobatus*) and blackberries (*Rubus*): 209 of these accessions are maintained in the field collection, and 150 in the *in vitro* collection. Raspberry cultivars developed through breeding dominate in the VIR collection – 170 accessions, among which 126 have been released by domestic breeders. Wild species are mainly represented by those collected in the Russian North – 49 clones of red raspberry (*Rubus idaeus* L.) and 6 of cloudberries (*R. chamaemorus* L.) – and in the Caucasus (35 accessions of 26 species). The data on the species diversity of the genus in Russian natural flora are presented and the strategy of replenishment, study and conservation of *Rubus* L. genetic resources at VIR's genebank is discussed.

Keywords: raspberries, blackberries, species diversity, collections, *in vitro*, cryopreservation, genebanks

Acknowledgments: The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0481-2022-0004 "Improving the approaches and methods for *ex situ* conservation of the identified genetic diversity of vegetatively propagated crops and their wild relatives, and development of technologies for their effective utilization in plant breeding", and within the framework of the institutional research project of the Komarov Botanical Institute of the RAS (LE), Topic No. AAAA-A19-119031290052-1 "Vascular plants of Eurasia: systematics, flora, plant resources".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Dunaeva S. E., Krasovskaya L.S., Gavrilenko T.A. *Ex situ* conservation of *Rubus* L. (Rosaceae) genetic resources (a review). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):236-253. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-236-253

Введение

Сохранение и рациональное использование генетического разнообразия культурных видов растений и их диких родичей (ДРКР) – основа продовольственной безопасности любой страны, определяющая ее устойчивое развитие. Представители обширного рода *Rubus* L., включающего около 750 видов (Alice, Campbell, 1999; Lu, Boufford, 2003), распространены практически по всему земному шару, кроме Антарктиды. Многие из них (преимущественно малины и ежевики) издревле активно использовались населением и позднее, благодаря своей неприхотливости при возделывании, стали ценными ягодными культурами, плоды которых имеют важное пищевое и лекарственное значение. С развитием селекции использование видового разнообразия малин и ежевик приобрело еще большую актуальность.

Род *Rubus* (триба Rubeae Dumort., подтриба Rubinae Focke, подсемейство Rosoideae Arn.) является одним из крупнейших в семействе розовых. Таксономически сложный, с подразделениями разных рангов род представлен 16 подродами (Krasovskaya, 2002). Видовое разнообразие, спонтанная межвидовая гибридизация, многочисленные интрогрессивные формы (особенно в подроде *Rubus*), широкие возможности для адаптации, частый апомиксис с последующей стабилизацией апомиктных форм и полиплоидия (Jennings, 1988; Thompson, 1997) приводят к формированию широкого спектра изменчивости морфологических признаков, что сильно затрудняет определение видовой принадлежности и выражается в разногласиях в вопросе трактовки объема рода (Mabberley, 1998). Монографическая обработка рода *Rubus* мирового масштаба (Focke, 1910, 1911) включала 429 видов (12 подродов), из которых наиболее крупными являются *Rubus* (= *Eubatus* Focke) (ежевика – 132 вида), *Idaeobatus* (Focke) (малина – 117), *Malachobatus* Focke (Focke) (115 видов). В дальнейших региональных обработках значительно увеличилось число подразделений рода, в частности серий (series), объединяющих группы близкородственных таксонов, а также число видов, в частности в подроде ежевик – примерно до 400, среди которых описаны тысячи апомиктичных форм (Jennings, 1988, Wagner et al., 1999), и в подроде малин – до 135 (Thompson, 1997).

На основании молекулярно-генетических исследований в пределах рода *Rubus* выделяют новые группы, что создает основу для переоценки подразделений рода. В данной статье мы не касаемся вопросов молекулярной систематики и филогенетичеких связей видов в пределах рода, изложение которых можно найти в соответствующих публикациях (Alice, Campbell, 1999; Carter et al., 2019; Kiani et al., 2021).

Генетическое разнообразие рода *Rubus* обусловлено формообразовательными процессами, которые привели к формированию трех крупных подродов, отличающихся биоморфологическими особенностями: малины (*Idaeobatus*), ежевики (*Rubus = Eubatus*), азиатские малины (*Malachobatus*) и несколько мелких ветвей. В диссертации Л. С. Красовской (Krasovskaya, 2002) указывается, что плоды (соплодия) в роде можно сгруппировать в четыре основных типа в зависимости от особенностей разрастания цветоложа, различной степени соприкосновения или смыкания плодолистиков, сухости или сочности мезокарпиев зрелых костяночек. (1) Тип «малины» – по мере созревания плодов наружный сочный мезокарпий слипается своими выростами и образует плод, который легко снимается с сочного цветоложа. (2) Тип «ежевики» – зрелый плод состоит из смыкающихся плодолистиков и отделяется вместе с верхушкой усохшего конического цветоложа. (3) Тип «азиатские малины» в Юго-Восточной Азии – со смешанными признаками вышеперечисленных плодов. (4) Тип «костяники» – зрелые сочные костяночки легко отделяются друг от друга. Вариации этих типов плодов встречаются у представителей и других подродов.

Наибольшую помологическую ценность имеют представители подродов малин (*Idaeobatus*) и ежевик (*Rubus*). Подрод малин распространен преимущественно в Азии, но некоторые виды произрастают также в Европе, Северной Америке, Восточной и Южной Африке. Наибольшее разнообразие видов наблюдается на юго-западе Китая, вероятном центре происхождения подрода. Представители подрода ежевик встречаются по всему миру, центры разнообразия культивируемых ежевик находятся в Северной Америке и Евразии (Bologovskaya, 1936; Jennings, 1988). Происхождение рода связывали с Гималаями (Focke, 1910), гипотетическим центром видообразования L.-T. Lu (1983) считал Юго-Восточный Китай; L.A. Alice, C.S. Campbell (1999) указывали на политопное происхождение рода с тремя центрами: 1 – Северная Америка с Мексикой и Гватемалой; 2 – Юго-Восточная Азия вместе с Австралией и Новой Зеландией, Тасманией и югом Южной Америки; 3 – Запад Северной Америки и Дальний Восток, включая Японию; Европа же является вторичным центром видообразования.

Представители подрода малин (*Idaeobatus*) преимущественно диплоидны (2*n* = 14), с незначительным числом триплоидов и тетраплоидов (Kichina 1973; Thompson, 1997). Виды подрода ежевик (*Rubus*) формируют полиплоидные ряды от 2x (2n = 14) до 12x (2n = 84) с основным числом хромосом x = 7, а также включают анеуплоиды разного уровня плоидности (Gruner, 1985; Thompson, 1997).

Разнообразие рода на территории России

Во флоре России произрастают представители семи подродов: subgen. *Idaeobatus*, subgen. *Rubus*, subgen. *Cylactis* (Raf.) Focke, монотипные subgen. *Chamaerubus* O. Kuntze (= *Chamaemorus* L.), subgen. *Hummulibatus* Krassovsk., subgen. *Petrobatus* (Čelak.) Krassovsk. и спорадически встречающийся (гибридного происхождения?) subgen. × *Idaeorubus* Holub (Krassovskaja, 2001), среди которых эндемичных подродов нет.

На территории России выделяют три центра видового разнообразия ежевик: в Калининградской области, где западноевропейские таксоны находятся на восточной границе своих ареалов; в Крыму, где распространены крымские формы средиземноморского происхождения, иногда трактуемые как эндемики; российском Кавказе (в основном в Предкавказье) в виде совокупности средиземноморских и кавказских представителей (Krasovskaya, неопубликованные данные). У малин таких крупных центров видового разнообразия на территории России нет. В то же время следует отметить ряд видов с обширными ареалами: от Северного Урала (бассейн реки Мезени) до Дальнего Востока: железистоопушенные *R. matsumuranus* Lćvl. et Vaniot. (= *R. sachalinensis* Lćvl.) и с почти таким же ареалом, как у предыдущего вида, *R. melanolasius* sensu Focke – неопределенного таксономического статуса. На Дальнем Востоке встречаются *R. komarovii* Nakai (гололистная форма железистоопушенных малин) и используемый в селекции *R. crataegifolius* Bunge. Евразий-

ская малина обыкновенная (*R. idaeus)*, родоначальник большинства культурных сортов, имеет самый большой ареал на территории России: к северу до 69°25' с. ш. (Кольский п-ов, р. Печенга), на юге и на западе до ее административных границ, к востоку до Енисейского кряжа и Бурят-Монголии (оз. Байкал, устье р. Сипуской) (Sinkova, 1980). При этом внутривидовое разнообразие малины обыкновенной (*R. idaeus*) представлено небольшим числом разновидностей – восемью (названия приведены без синонимики): var. *aculeatissimus* C.A. Mey., var. *angustifolius* Schmidely, var. *anomalus* Arrhen, var. *denudatus* Schimp. et Spenn., var. *idaeus*, var. *leucocarpus* Hayne, var. *maritimus* Arrhen., var. *microphyllus* Turcz. (Krassovskaja, 2018).

Виды любой территории можно сгруппировать по категориям: аборигенные (автохтонный и аллохтонный элементы флоры); виды адвентивные (заносные и инвазивные – чуждые, внедрившиеся элементы, как следствие антропогенного влияния на флору). Существует несколько типов классификаций адвентивных таксонов, которые отображают стратегию их адаптации. Культивируемые в Европе и Азии дикорастущие североамериканские *R. occidentalis* L., *R. allegheniensis* Porter, *R. strigosus* Michx. используются в селекции для получения новых сортов (культиваров). Представители этих культивируемых видов могут дичать и в некоторых случаях, успешно внедряясь в естественные ценозы и антропогенно нарушенные местообитания, натурализуются и переходят в категорию адвентивных.

Правила образования, обнародования и употребления названий культиваров, используемых в сельском хозяйстве, лесоводстве и садоводстве, регулируются Международным кодексом номенклатуры культурных растений (Brickell et al., 2016).

Генетические ресурсы видов рода *Rubus*, используемые в программах по расширению разнообразия селекционных сортов

Снижение уровня генетического разнообразия современных сортов (генетическая эрозия) является одной из ключевых проблем в селекции многих культур, включая малины и ежевики. Наиболее часто в селекционном процессе используют три культивируемых вида малин: *R. idaeus* (малина обыкновенная), *R. strigosus* (малина щетинистая) и *R. occidentalis* (малина западная, или черная), которые относятся к секции *Idaeanthi* Focke. Важно отметить, что в селекции применялось ограниченное число дикорастущих образцов *R. idaeus* и *R. strigosus* и их межвидовых гибридов, а впоследствии – предельно ограниченное число сортов-родоначальников, которые многократно включались в последующий селекционный процесс (Jennings, 1988; Dale et al., 1993; Graham, Brennan, 2018). Так, результаты изучения родословных 137 сортов малины, выведенных в разных странах, указывают на ограниченный набор сортов-родоначальников (Dale et al.,1993). Изученная выборка включала и 34 сорта малины отечественной селекции. Позднее этот вывод подтвердили H. K. Hall с коллегами (Hall et al., 2009), которые проанализировали родословные 6000 сортов и селекционных клонов, созданных в рамках селекционных программ разных стран. Результаты молекулярно-генетического анализа, выполненного с использованием различных ДНК-маркеров, также указывают на низкий уровень полиморфизма изученных выборок образцов, включавших: 41 сорт малины обыкновенной (*R idaeus*), проанализированный с 15 SSR-маркерами (Lācis et al., 2017); 21 сорт малины западной (*R. occidentalis*) – с 18 SSR-маркерами (Dossett et al., 2010) и 10 сортов ежевики, изученных с 7 AFLP-маркерами (Ipek et al., 2009). В совместных исследованиях сотрудников ВИР с зарубежными коллегами (Lamoureux et al., 2011) с использованием 8 SSR-маркеров были генотипированы 93 сорта малины обыкновенной из коллекции научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (ранее Павловская опытная станция ВИР), у которых также был выявлен низкий уровень генетического полиморфизма.

Одним из резервов расширения генетического разнообразия сортов малины является привлечение в скрещивания дикорастущих видов рода. Использование полученных с их участием межвидовых гибридов и интрогрессивных форм наиболее актуально для расширения генетического разнообразия генофонда современных селекционных сортов по устойчивости к абиотическим стрессорам, грибным и вирусным болезням. В европейских селекционных программах (Finn, Knight, 2002) 16 видов, в основном азиатских малин, участвовали в качестве источников новых важных для селекции признаков. В пяти селекционных программах США (Finn et al., 2002) среди 58 видов из подродов *Anoplobatus* (Focke) Focke, *Chamaemorus*, *Cylactis*, *Dalibardastrum* Focke, *Idaeobatus*, *Malachobatus*, *Orobatus* Focke и *Rubus* было выделено 19 с ценными для селекции признаками, описание которых приведены V. H. Knight (2004).

Приоритетным направлением использования в селекции генетического потенциала дикорастущих видов является поиск источников устойчивости к вредителям и болезням. Так, из 132 изученных дикорастущих популяций малины западной *R. occidentalis* были выделены три, в которых были идентифицированы клоны, резистентные к мозаичным вирусам, переносчиком которых по всей Северной Америке является крупная малиновая тля (*Amphorophora agathonica* Hottes) (Dossett, Finn, 2010). С использованием выявленных источников устойчивости было изучено наследование этого ценного признака, и в дальнейшем он был интрогрессирован в элитные селекционные клоны (Bushakra et al., 2015).

Видовое разнообразие рода *Rubus* также привлекается в селекционные программы России, хотя и менее активно. Например, образцы дикорастущих видов *R. idaeus*, *R. crataegifolius* и *R. occidentalis* участвовали в создании сортов малины селекции НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко: 'Зоренька Алтая', 'Искра', 'Кредо', 'Королек', 'Огонек сибирский', 'Сибиряночка', 'Блестящая', 'Уголек', 'Поворот' (http://www.niilisavenko.org/variets/rasp.htm). Образцы видов подрода *Idaeobatus* – малины западной (*R. occidentalis*), м. душистой (*R. odoratus* L.), м. боярышниколистной (*R. crataegifolius*), м. замечательной (*R. spectabilis* Pursh.), а также княженики обыкновенной, или поленики (*R. arcticus* L. из подрода *Cylactis*), были использованы И. В. Казаковым с соавторами (Kazakov et al., 2016) в скрещиваниях с сортами малины обыкновенной (*R. idaeus*), что позволило создать 20 ремонтантных сортов малины с рядом селекционно ценных признаков.

Методы сохранения генетического разнообразия малин и ежевик

Для сохранения генетических ресурсов растений используются две базовых стратегии: *in situ* (в естественной среде обитания) и *ex situ* (вне исходной среды обита-

ния). Сохранение *in situ* осуществляется на особо охраняемых природных территориях (ООПТ) различных рангов – в государственных природных заповедниках и заказниках, природных парках; а также в культуре – в фермерских хозяйствах (базовые резерваты *in situ*, on farm), в садах (home gardens) с применением традиционных приемов агрокультур. Также используют метод реинтродукции как способ восстановления популяций редких видов растений и растительных сообществ (Smekalova, 2011). В условиях *ex situ* в полевых, *in vitro* и криоколлекциях сохраняются сорта, гибриды и отобранные клоны образцов разных видов рода *Rubus* (источники и доноры ценных признаков). В генбанках в условиях низкотемпературного хранения сохраняется меж- и внутривидовое (популяционное) генетическое разнообразие в виде коллекций живых семян. Оба метода сохранения генетических ресурсов растений – *in situ* и *ex situ* – имеют свои достоинства и недостатки. Для устойчивого развития программ по сохранению и рациональному использованию генетических ресурсов растений необходимо сочетание методов сохранения *in situ* и *ex situ* как взаимодополняющих (Smekalova, Talovina, 2011).

Типы коллекций и их использование в генетических банках растений

Комплексное использование разных типов коллекций (полевых, *in vitro*, крио, коллекций семян) повышает надежность сохранения генетических ресурсов в генетических банках растений.

Программы сохранения генетического разнообразия растений *ex situ* ориентируются преимущественно на полевые коллекции, в которых проводится пополнение и изучение сохраняемого генофонда рода *Rubus*. Привлекаются и выделяются из существующей коллекции источники и доноры хозяйственно полезных признаков, формируется стержневая коллекция образцов. Для малины и ежевики важными селекционными признаками являются высокие показатели продуктивности, вкусовых качеств и транспортабельности плодов, зимостойкость, устойчивость к болезням и вредителям. Особое значение придается включению в полевую коллекцию местных/традиционных сортов, которые утрачиваются из-за потери интереса к ним со стороны пользователей, и их сохранность как носителей возможных ценных аллелей адаптивности могут обеспечить только генетические банки. В частности, Шведский национальный генный банк проводит поиск таких образцов ягодных культур, в том числе клонов малины, назначая им статус так называемых «мандатных» сортов. К ним относят местные сорта, которые были выведены, размножены в Швеции или имеют долгую историю выращивания в этой стране. Отмечено, что старые местные сорта, как правило, труднее всего найти и идентифицировать. В список мандатных сортов Швеции уже занесены 38 сортов малины и ежевики (Hjalmarsson, 2020).

Одной из основных задач в работе с полевой коллекцией является верификация сортов. Р. П. Бологовская, проводившая апробацию сортов малины на первых этапах формирования коллекции ВИР, отмечала, что даже из крупных зарубежных фирм поступало от 6% до 22% неправильно определенных сортов. Верификацию сортов затрудняет использование в их названиях синонимов. Например, у 13 сортов малины было отмечено наличие от двух до восьми синонимов (Bologovskaya, 1937).

Для идентификации сорта обращаются к соответствующей литературе и авторским документам – описанию селекционного достижения и анкете сорта, в которых указываются такие критерии сорта, как отличимость, однородность, стабильность; также обращаются к гербарным образцам. В настоящее время в ВИР создаются номенклатурные стандарты сортов различных культур, включая сорта малины отечественной селекции. В соответствии с положениями Международного кодекса культурных растений (Brickell et al., 2016) номенклатурный стандарт – предпочтительно гербарный образец сорта, который оформляется на основе растительного материала, полученного от автора (соавтора) сорта или официального представителя учреждения, в котором был выведен сорт. Такой гербарный образец дополняется фотографиями сортоспецифичных морфологических признаков, регистрируется в качестве номенклатурного стандарта сорта и хранится в научном гербарии. В ВИР инициирована комплексная программа по созданию номенклатурных стандартов сортов, их молекулярно-генетической паспортизации, в том числе с привлечением ДНК-маркеров, ассоциированных с локусами определенных важных для селекции признаков, а также сохранением генотипа номенклатурного стандарта в контролируемых условиях среды – *in vitro* и криоколлекциях (Gavrilenko, Chukhina, 2020). Такие исследования начаты и для сортов малин. Первые номенклатурные стандарты российских сортов малин недавно опубликованы (Kamnev et al., 2021).

Сохранение в полевых коллекциях, особенно старых посадок, чистосортности сортов малины, размножающейся корневыми отпрысками, имеет определенный риск, поэтому существует необходимость периодически проводить верификацию сортов. Корневая система малины представлена корневищем с системой придаточных корней, большая часть которых сосредоточена вблизи куста, но имеются горизонтально расположенные придаточные корни, которые могут удаляться от материнского растения на 2-3 м и проникать в другие ряды посадки, так как стандартное расстояние между рядами – 1,5–2,0 м. Для сохранения чистосортности малины лучше применять квадратно-гнездовую схему посадки, позволяющую механизировано обрабатывать расстояние между отдельными сортами. В Национальном клоновом генбанке сохранения гермоплазмы США (National Clonal Germplasm Repository, NCGR) поступившие в коллекцию клоны поддерживаются в скринхаузах в индивидуальных контейнерах. Для предотвращения неконтролируемых опылений у растений обрывают цветки и плоды (USDA *Rubus* crop…, 2015).

In vitro коллекции используются для микроклонального размножения и сохранения в контролируемых условиях среды дублетных образцов хозяйственно и экономически важных культур из полевых и семенных коллекций, а также для их реинтродукции. Кроме того, в условиях *in vitro* возможно проводить оздоровление образцов от фитопатогенов. (Wang et al., 2008; Antonova et al., 2015; Upadyshev et al., 2019; Mathew et al., 2021). Информация об *in vitro* коллекциях представителей рода *Rubus* приведена в ряде публикаций (Reed, 1990; Withers, 1995; Jenderek, Reed, 2017; Dunaeva et al., 2018).

Коллекции растений *in vitro* являются основой для создания криоколлекций. Криоколлекции служат для длительного сохранения разных частей растений, способных регенерировать целое растение – черенки, почки, меристемы, зародышевые оси, а также для депонирова-

ния пыльцы. Для криоконсервации генотипов малины и ежевики используются апексы побегов *in vitro* растений (Gupta, Reed, 2006; Jenderek, Reed, 2017; Ukhatova et al., 2017; Vujović et al., 2017; Edesi et al., 2020).

В коллекциях семян сохраняется большое число образцов разных видов, сбор и хранение которых в семенах наиболее экономично, при этом также увеличивается объем выборки сохраняемых образцов вида. Параллельно высеваются сеянцы из коллекций для верификации образцов, изучения их фенологических и морфологических характеристик, а также хозяйственно важных признаков.

Наиболее крупная коллекция семян (1819 образцов), сохраняемых при минус 18°С, находится в Национальном клоновом банке гермоплазмы (National Clonal Germplasm Repository, NCGR), США (табл. 1). Сообщалось (Hall et al., 2009) об относительно невысоком уровне всхожести семян диких видов рода *Rubus* – до 56%, что связывают с не всегда оптимальным временем сбора семян в экспедициях и недостаточно разработанными процедурами преодоления покоя и проращивания семян (Wada, Reed, 2011).

По соотношению образцов, сохраняемых в разных условиях, доминируют полевые коллекции и коллекции семян на длительном низкотемпературном хранении. В обзоре ФАО (http://www.fao.org/wiews/data/ex-situ-sdg-251/overview/ru/) приведены данные по сохранению *ex situ* генетического разнообразия малины в регионах Америки, Африки, Европы и Океании. На 2020 год в 33 странах этих регионов сохраняется 2332 образца (селекционные и местные сорта, селекционные линии и дикорастущие образцы) евразийской малины (*R. idaeus*) – родоначальника многих сортов; из них в полевых коллекциях находится 53,7%, в коллекции *in vitro* – 15,6%, в криоколлекции – 0,8%, в семенах на среднесрочном хранении – 2,4%, на длительном хранении – 41%. Из 1773 образцов малины западной (*R. occidentalis*) – второго по значимости в селекции североамериканского вида, в 28 странах этих регионов в полевых коллекциях насчитывают 60,3% сортов и дикорастущих образцов, в *in vitro* – 16,5%; в крио – 1,1 %, в семенах на среднесрочном хранении – 0% и на длительном хранении семян – 30,5% образцов.

Пополнение и сохранение образцов в коллекциях неразрывно связано с их изучением. Результаты молекулярно-генетических исследований генетического разнообразия представителей рода *Rubus* отражены в ряде обзоров (Antonius-Klemola, 1999; Woodhead et al., 2010; Graham, Brennan, 2018; Foster et al., 2019), включая наш недавний обзор (Kamnev et al., 2020), поэтому в настоящей статье мы не будем останавливаться на этих вопросах.

Коллекции образцов рода *Rubus* в отечественных и зарубежных учреждениях (состав и численность)

Информацию о коллекциях растительного разнообразия рода *Rubus* можно найти на платформах некоторых информационных ресурсов (EURISCO, GRIN). Однако в международных базах данных не отражены сведения о коллекциях Российской Федерации и некоторых других стран. В таблицах 1 и 2, составленных из доступных нам литературных источников, приводится обобщенная информация о состоянии генетических ресурсов рода, сохраняемых в полевых, *in vitro* и криоколлекциях ряда учреждений РФ и зарубежных стран.

Одна из главных характеристик коллекций генетических ресурсов растений – видовое разнообразие. Как видно из таблицы 1, наибольшее число образцов видов рода *Rubus* присутствует в генбанках National Clonal Germplasm Repository (NCGR), США – 198 (коллекция семян и клонов) и Millennium Seed Bank Royal Botanic Gardens (Великобритания) – 73, в живом виде сохраняется в ботанических садах Китая 114 видов. В учреждениях Российской Федерации в живом виде сохраняются клоны 77 видов, из них 35 видов (112 клонов) – в ВИР.

Сорта малины и ежевики представлены в основном в полевых коллекциях. В России крупные полевые коллекции находятся во Всероссийском селекционно-технологическом институте садоводства и питомниководства (ВСТИСП, Москва) и его опорном пункте (Брянская область, Кокино) – 101 сорт малины, преимущественно селекции ВСТИСП, и во Всероссийском институте генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова – 136 сортов (малины, ежевики, малино-ежевичные гибриды) (см. табл. 2). В зарубежных странах европейского континента сопоставимые по численности образцов коллекции, преимущественно сортов малины, содержатся в Великобритании, Польше, Швейцарии, Украине.

Наиболее представительная клоновая коллекция образцов *Rubus* собрана в генбанке NCGR (США), где в полевой коллекции поддерживается 881 образец и в коллекции *in vitro* – 427 (https:/www.genesys-pgr.org/ru). Коллекция *in vitro* ВИР также одна из наиболее крупных как по численности образцов (150), так и по их уникальности, поскольку содержит образцы преимущественно отечественного генофонда, незначительно представленного за рубежом.

Криоколлекции пока не нашли широкого распространения в системе сохранения генетических ресурсов растений рода *Rubus*. Можно отметить только Национальный центр сохранения генетических ресурсов США (National Center for Genetic Resources Preservation, NCGRP), Форт Коллинз, штат Колорадо, где на криосохранении находятся апексы побегов 187 образцов рода (см. табл. 2).

Клоновая коллекция образцов рода *Rubus* в ВИР – история и современное состояние

Упоминание о первых коллекциях представителей рода *Rubus* в России можно найти в публикациях на рубеже XIX–XX веков. В частности, 58 образцов, из которых 43 были представлены сортами малины, были выписаны из зарубежных стран Э. Регелем для созданного им помологического питомника под Петербургом (ныне Лабораторный проспект Выборгской стороны) (Regel, 1886). По выращенным из семян экземплярам Э. Регель описал несколько разновидностей и гибридов. К сожалению, не все типовые и аутентичные образцы сохранились в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). Растущие в местных садах под Санкт-Петербургом два сорта ('Усанка' и 'Голландская'), и еще 25 зарубежных сортов малины упоминаются в Списке Стрельницкой дворцовой школы (List of plants …, 1907).

В ВИР основную полевую коллекцию комплектовали руководствуясь стратегией Н. И. Вавилова по изучению и сохранению разнообразия культурных растений и их дикорастущих родичей. Эта коллекция закладывалась на экспериментальной базе «Красный Пахарь» (Ленинградская обл.) (позднее Павловская опытная станция, ныне НПБ «Павловские и Пушкинские лаборатории ВИР»), климатические условия которой являлись благоприятными для поддержания сортового и видового разнообразия рода. Работу по сбору, изучению и систематизации образцов рода *Rubus* начинали М. А. Розанова (Rozanova,

Таблица 1. **Видовое разнообразие рода *Rubus* L. в отечественных и зарубежных генбанках и учреждениях**

Table 1. **Species diversity of *Rubus* L. in domestic and foreign genebanks and institutions**

Страна, город / Country, city	Название учреждения / Institution name	Род *Rubus* или подрод, вид, число / Genus or subgenus, species, number	Тип коллекции, число образцов / Collection type, number of accessions	Территория основных сборов / Territory of basic collectings	Источник / Reference
Азербайджан, Баку	Genetic Resources Institute	*Rubus*: 22 вида	– 25	–	https:/www.genesys-pgr.org/ru
Великобритания, Kew, Wakehurst Place	Millennium Seed Bank Project, Seed Conservation Department, Royal Botanic Gardens	*Rubus*: 73 вида, в том числе: 52 вида по 1 образцу, 13 видов по 2 образца, 5 видов по 3 образца 1 вид – 5 образцов 1 вид – 9 образцов 1 вид (*R. idaeus*) – 43 образца	Коллекция семян 279 образцов. Из них только 140 образцов с указанием видовой принадлежности.	Великобритания – (41% поступлений); Грузия, Словакия, Китай (от 36% до 25%); США – 15%	https:/www.genesys-pgr.org/ru
Италия, Рим	CREA – Centro di Ricerca Olivicoltura, Frutticoltura Agrumicoltura	*Rubus*: *R. ulmifolius* Schott.	Полевая, 13	–	https:/www.genesys-pgr.org/ru
Казахстан, Алматы	Казахский НИИ плодоовощеводства	*Rubus*: *R. idaeus*, *R. parviflorus* Nutt., *R. arcticus* subsp. *arcticus*	*In vitro* и крио –	–	Kovalchuk I.Yu. (personal message, 2020) Ковальчук И.Ю. (персональное сообщение, 2020)
Китай	Ботанические сады	*Rubus:* 114 видов	В грунте –	–	Huang et al., 2017
Россия, Москва	Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина	*Rubus*: 16 видов	В грунте –	–	Demidov, 2011; Demidov, 2013
Россия, Санкт-Петербург	Ботанический сад Ботанического института имени В.Л. Комарова	*Rubus*: 20 видов	В грунте –	Кавказ, Дальний Восток	Plants of open ground…, 2002
	Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Ки́рова (СПбГЛТУ)	*Rubus*: 6 видов	В грунте –	–	Unpublished sources Неопубликованные источники

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Страна, город / Country, city	Название учреждения / Institution name	Род *Rubus* или подрод, вид, число / Genus or subgenus, species, number	Тип коллекции, число образцов / Collection type, number of accessions	Территория основных сборов / Territory of basic collectings	Источник / Reference
Россия, Санкт-Петербург	Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР)	*Idaeobatus:* *R. idaeus*	Полевая, 32	Мурманская обл.	Inventory list of the Fruit Crop GR Dept. of VIR, 2020 Инвентаризационный список отдела ГР плодовых культур ВИР, 2020
		Cylactis: *R. chamaemorus*	Полевая, 6	–	
		Idaeobatus: *R. idaeus*, *R. phoenicolasius* Maxim., *R. parviflorus*, *R. illecebrosus* Focke	*In vitro*, 17 1 1 1	Мурманская обл.; Северо-Запад РФ Япония Япония Европа	Dunaeva et al., 2018; Dunaeva, Rokko, 2019
		Rubus (=*Eubatus*): 13 видов из полевой коллекции ВИР	*In vitro*, 14	Кавказ, Закавказье	
		Rubus (=*Eubatus*): *R. axillaris* Ley., *R. caesius* L., *R. nessensis* W.Hall, *R. pyramidalis* Bab.	*In vitro*, 5	Ленинградская и Псковская области	
		Rubus (=*Eubatus*): 26 видов	Полевая, 35	Кавказ, Закавказье	Semenova, Dobrenkov, 2019
Швейцария, Basel	ProSpecieRara	*Idaeobatus:* *R. idaeus*	Полевая, 68	–	https://eurisco.ipk-gatersleben.de
Швейцария, Nyon	Agroscope Changins	*Idaeobatus:* *R. idaeus*	*In vitro*, 20	–	
США, Corvallis, Oregon	National Clonal Germplasm Repository (NCGR)	*Rubus*: 198 видов	Коллекция семян, 1819	Североамериканский континент, Англия, Япония, Китай	Bushakra et al., 2020
		Rubus: Виды с наибольшим числом образцов: *R. idaeus* subsp. *idaeus* *R. occidentalis* *R. idaeus* subsp. *strigosus* (Michx.) Focke	Коллекция семян и клонов, 527 образцов – core коллекция. 365 232 172		https://npgsweb.ars-grin.gov/grin-global/search

Примечание. Не упомянутые в тексте таксоны в таблице даны с авторами

Note: Taxa not mentioned in the text are presented in the table with the authors

Таблица 2. **Клоновые коллекции сортов малины и ежевики в генбанках и научных учреждениях России и зарубежных стран**

Table 2. **Collections of *Rubus* L. accessions in genebanks and scientific institutions in Russia and foreign countries**

Страна, название учреждения, город / Country, institution name, city	Подрод / Subgenus	Вид / Species	Число сортов / Number of varieties	Источник / Reference
КОЛЛЕКЦИИ В РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ				
Полевые коллекции				
Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства (ВСТИСП), Москва, включая Кокинский опорный пункт, Брянск	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	100	Descriptor list..., 2018
		R. occidentalis	1	
	Rubus (= *Eubatus*)	–	10	По: Gruner, Kornilov, 2020
Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	82	Настоящая статья
		R. occidentalis	2	
	× *Idaeorubus*	–	10	
	Rubus (= *Eubatus*)	–	42	
Всероссийский научно-исследовательский институт селекции плодовых культур, Орел	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	40	Lupin, Bogomolova, 2019
	Rubus (= *Eubatus*)	–	28	Gruner, Kornilov, 2020
Всероссийский НИИ садоводства имени И.В. Мичурина, Мичуринск	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	30	Zhbanova, 2017
Всероссийский НИИ садоводства имени И.В. Мичурина, Мичуринск	*Rubus* (= *Eubatus*)	–	30	По: Grüner, Kornilov, 2020
Отдел «НИИСС имени М.А. Лисавенко» ФГБНУ ФАНЦА, Барнаул	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	59	Dolganova et al., 2008
Свердловская селекционная станция садоводства, Екатеринбург	—«—	—«—	60	Slepneva, Chebotok, 2017
Сибирский НИИ растениеводства и селекции – филиал ИЦиГ СО РАН, Новосибирск	—«—	—«—	6	Pomology, 2005
Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина, Москва	—«—	—«—	96	Demidov, 2011; Demidov, 2013
Ботанический сад Удмуртского государственного университета, Ижевск	—«—	—«—	20	https://udsu.ru/chapters/departments/bot_sad/bot_otdely/labor_plodobov_botsada
Ботанический сад Петрозаводского государственного университета, Петрозаводск	—«—	—«—	34	https://petrsu.ru/structure/353/botanitcheskijsad
Ботанический сад Института биологии Коми научного центра УрО РАН, Сыктывкар	—«—	—«—	39	Ruban, Timusheva, 2006

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continued

Страна, название учреждения, город / Country, institution name, city	Подрод / Subgenus	Вид / Species	Число сортов / Number of varieties	Источник / Reference
КОЛЛЕКЦИИ В РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ				
Коллекции *in vitro*				
Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства (ВСТИСП), Москва	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	15	Descriptor list..., 2018
Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург	—«—	*R. idaeus.*	83	Dunaeva, Rokko, 2019
		R. occidentalis	4	
	Rubus (= *Eubatus*)	*R. argutus* Link.	1	
		R. bartonii A. Newton;	1	
		R. ursinus Cham. et Schldl.	2	
		R. laciniatus	1	
		R. trivialis Michx.	1	
	× *Idaeorubus*	–	4	
Криоколлекции				
Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), Санкт-Петербург	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	13	Ukhatova et al., 2017; неопубликованные данные, 2021 г.
КОЛЛЕКЦИИ В ЗАРУБЕЖНЫХ СТРАНАХ				
Полевые коллекции				
Австрия, Education and Research Centre for Viticulture and Pomology, Вена	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	51	https://eurisco.ipk-gatersleben.de
Беларусь, Институт плодоводства, Минская обл., агрогородок Самохваловичи	—«—	—«—	95	Fralova, 2019
Великобритания, East Malling Research Station, Kent	–	–	>150	По: Graham, Brennan, 2018
Шотландия, The James Hutton Institute,Invergowrie, Dundee	–	–		
Германия, Julius Kuhn-Institut (JKI), Dresden	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	42	Höfer et al., 2019
	Rubus (= *Eubatus*)	–		
Германия, Federal Plant Variety Office (Bundessortenamt), Station Wurzen, Wurzen	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	78	https://eurisco.ipk-gatersleben.de
Германия, Federal Research Centre for Cultivated Plants – Institute of Fruit Breeding, Dresden	—«—	—«—	26	

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Страна, название учреждения, город / Country, institution name, city	Подрод / Subgenus	Вид / Species	Число сортов / Number of varieties	Источник / Reference
КОЛЛЕКЦИИ В ЗАРУБЕЖНЫХ СТРАНАХ				
Полевые коллекции				
Италия, CREA-Centro di Ricerca Olivicoltura, Frutticoltura Agrumicoltura – Sede di Roma, Rome	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	17	https:/www.genesys-pgr.org/ru
	Rubus (= *Eubatus*)	*R. ulmifolius*	13	
Канада	–	–	>140	По: Graham, Brennan, 2018
Латвия, Institute of Horticulture, Dobeles novads	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	41	Lācis et al., 2017
Польша	—«—	—«—	108	http://www.ribesrubus.gf.vu.lt/download.htm
США, National Clonal Germplasm Repository (NCGR), Oregon, Corvallis	—«—	—«—	239	https:/www.genesys-pgr.org/ru
	—«—	*R. occidentalis*	47	
	Rubus (= *Eubatus*)	–	142	
Украина, Інститут садівництва, Киев	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	25	https://eurisco.ipk-gatersleben.de
Украина, Мліївський інститут садівництва ім. Симиренка, Черкасская область, Городищенский район, село Млиев	—«—	—«—	74	
Чехия, Research and Breeding Institute of Pomology, Holovousy	—«—	—«—	54	
Швейцария, ProSpecieRara, Basel	—«—	—«—	110	
	Rubus (= *Eubatus*)	–	28	
***In vitro* коллекции**				
Казахстан, НИИ плодоовощеводства; Институт биологии и биотехнологии растений, Алматы	*Idaeobatus*	*R. idaeus*	55	Turdiyev et al., 2020
Румыния, Research and Development Institute for Fruit Tree Growing, Maracineni, Arges	—«—	—«—	89 – селекционные линии	https:/www.genesys-pgr.org/ru
США, National Clonal Germplasm Repository (NCGR), Oregon, Corvallis	—«—	—«—	135	
	—«—	*R. occidentalis*	28	
	Rubus (= *Eubatus*)	–	92	
Криоколлекции				
США, National Clonal Germplasm Repository (NCGR), Corvallis, Oregon; Plant and Animal Genetic Resources Preservation (NCGRP), Colorado, Fort Collins	–	–	187 образцов, из них 89,5% со стандартным уровнем криорегенерации 40/60%.	Jenderek, Reed, 2017

Примечание: «–» прочерк обозначает отсутствие данных
Note: "–" means the absence of data

1937) и Р. П. Бологовская (Bologovskaya et al., 1931; Bologovskaya, 1936, 1937).

На первых этапах создания коллекции провели мониторинг сортового разнообразия малины в 13 административных подразделениях СССР, выполненный на основе анкет, переписки и собственных обследований (Bologovskaya et al., 1931), в результате чего был выявлен малочисленный и однообразный сортимент малины, с преимущественным выращиванием сортов 'Marlboro' ('Мальборо'), 'Falstaff' ('Фальстаф') и 'Усанка'. Впоследствии был привлечен клоновый материал сортов из различных отечественных и зарубежных фирм и садоводств, а также образцов семян из ботанических садов, университетов и экспедиций ВИР. К 1935 г. в полевой коллекции ВИР уже насчитывалось 116 сортов (232 образца) малины (две трети из них были иностранными сортами) и 33 дикорастущих вида рода *Rubus*, представленных 186 образцами североамериканского и евразийского происхождения (Rozanova, 1937).

Эта самая большая коллекция селекционных сортов малины и образцов дикорастущих видов существовала в ВИР длительное время, вплоть до 2013 г. В настоящее время 65 сортов малины из этой коллекции сохраняются в *in vitro* коллекции ВИР. В 2021 г. в НПБ «Павловские и Пушкинские лаборатории ВИР» начато возобновление коллекции сортов и образцов видов рода *Rubus*.

В системе ВИР менее представительные по численности полевые коллекции образцов рода закладывались в разных климатических зонах на опытных станциях ВИР (ОС): на Северном Кавказе в Шунтуке (Республика Адыгея) на Майкопской ОС (327 м н. у. м.), в Хибинах (г. Апатиты) на Полярной ОС (179 м н. у. м.) и на Крымской опытно-селекционной станции (ОСС), которая вошла в систему ВИР в 1958 г. (г. Крымск, Краснодарский край, 25 м н. у. м.).

На Майкопской ОС формировалась уникальная коллекция образцов дикорастущих видов ежевик, в том числе эндемиков, собранных в экспедициях, организованных ВИР на Кавказе, который является одним из батологических центров (Yuzepchuk, 1941; Neronova, 1973). В окрестностях Майкопа ежевики восточно-средиземноморского происхождения, находясь в экологическом оптимуме произрастания, легко адаптируются. Следует особо отметить гирканских представителей (сер. *Dolichocarpae* Sanadze) автохтонного происхождения (эндемики юго-востока Азербайджана и северо-востока Ирана), морфологически близких некоторым китайским и гималайским видам муссонного климата, которые представляют особый интерес для селекции (Asilbaeva et al., 2019), так как их цветки характеризуются длинным цветоложем (тором), что способствует увеличению плодов.

На Полярной ОС ставилась задача продвижения за Полярный круг растениеводства, в том числе ягодоводства. Проводилось изучение сортов малины обыкновенной, адаптированных к условиям Севера, а также сборы образцов дикорастущей малины и использование их в селекционной работе (Elsakova, Elsakov, 1999).

Большой урон коллекциям был причинен во время Великой Отечественной войны. Павловская ОС находилась под немецкой оккупацией с 1941 по 1944 г. Многие сорта и ценные гибриды плодовых и ягодных культур были вывезены за пределы России. Пострадали и коллекции в Майкопе, пробывшие в оккупации семь месяцев (весна – лето 1942 г.) (Yushev, 2015).

В настоящее время в клоновых полевых генбанках опытных станций ВИР содержится 359 образцов рода *Rubus*, относящихся преимущественно к подродам малин (*Idaeobatus*) и ежевик (*Rubus*). Из них в полевой коллекции сохраняется 209 образцов: 84 сорта малины (из них 64 отечественной селекции), 42 сорта ежевики, 10 сортов малино-ежевичных гибридов, 32 клона дикорастущей малины *R. idaeus*, 35 образцов (26 дикорастущих видов) ежевики, 6 клонов морошки (*R. chamaemorus*) (Инвентаризационный список отдела ГР плодовых культур ВИР, 2020 г.).

In vitro коллекция ВИР включает 150 образцов: 87 сортов малины (из них 61 сорт отечественной селекции), 20 сортов ежевики, 4 сорта малинно-ежевичных гибридов, 20 образцов четырех дикорастущих видов малины и 19 образцов 15-ти дикорастущих видов. Большинство сортов малины (65 из 87) введено в *in vitro* коллекцию из полевой коллекции Павловской ОС в 2006–2007 гг. (Dunaeva et al., 2018; Dunaeva, Rokko, 2019). В криобанк ВИР из коллекции *in vitro* заложены на длительное хранение 13 сортов малины с уровнем криорегенерации 80–35% (см. табл. 2).

Видовое разнообразие дикорастущих видов представлено 52 клонами малины обыкновенной (*R. idaeus*), собранными в основном на территории Русского Севера, и преимущественно единичными клонами 26 видов ежевик, сохраняемыми в полевой и *in vitro* коллекциях ВИР. Небольшим числом клонов (6) представлена морошка (*R. chamaemorus)* (полевая коллекция) и единичными клонами – три вида малин: *R. phoenicolasius*, *R. nutkanus* Moc. *(= R. parvifolius* L.), *R. illecebrosus* (*in vitro* коллекция).

В полевой коллекции Майкопской ОС поддерживается 107 образцов, из них 35 сортов малины (13 зарубежных и 22 отечественных), 3 образца дикорастущей малины *R. idaeus*, 30 сортов ежевики и 35 видообразцов (26 видов) дикорастущей ежевики, 4 малино-ежевичных гибрида (Semenova, Dobrenkov, 2019) (Инвентаризационный список отдела ГР плодовых культур ВИР, 2020 г.).

Полевая коллекция Полярной ОС включает 60 образцов, в их числе 25 сортов малины отечественной селекции, 29 клонов дикорастущей малины обыкновенной *R. idaeus* и 6 клонов морошки (*R. chamaemorus*) из природных популяций, преимущественно Мурманской области. Основные поступления образцов в коллекцию охватывают период с 2003 по 2013 г. (Инвентаризационный список отдела ГР плодовых культур ВИР, 2020 г.)

Полевая коллекция Крымской ОСС включает 42 образца рода *Rubus*; среди них 17 отечественных и 7 зарубежных сортов малины, 6 сортов малино-ежевичных гибридов, 11 сортов ежевики зарубежной селекции и единственный в отечественной селекции сорт ежевики 'Агатовая', который был создан на этой станции и числится в Госреестре РФ с 2016 г. (State Register…, 2020). (Инвентаризационный список отдела ГР плодовых культур ВИР, 2020 г.).

Развитие стратегии пополнения, изучения и сохранения генетических ресурсов рода *Rubus* в генбанке ВИР

Стратегия работы с коллекцией представителей рода *Rubus* развивается в следующих традиционных для ВИР направлениях:

• дальнейшее пополнение полевой коллекции источниками и донорами хозяйственно важных признаков; сохранение и изучение образцов, адаптированных к местным условиям; поддержание и оценка новых образцов, несущих ценные признаки для селекции;

• использование современных биохимических методов для оценки образцов по ценным пищевым и лекарственным характеристикам и молекулярно-генетических маркеров для изучения внутривидового генетического разнообразия;

• сбор и закладка в генетический банк ВИР семян образцов видов рода *Rubus* из природных популяций. Особое внимание следует обратить на уникальное видовое богатство ежевик Крыма (Yuzepchuk, 1950);

• создание номенклатурных стандартов сортов малины отечественной селекции и сохранение их в Гербарии культурных растений мира, их диких родичей и сорных растений (Гербарий ВИР [WIR]);

• продолжение работ по введению в коллекцию *in vitro* дублетов ценных клонов полевой коллекции и реинтродукции *ex vitro* для восстановления утраченных в полевой коллекции образцов;

• закладка в *in vitro* и криоколлекции сортов, номенклатурные стандарты которых переданы на хранение в Гербарий ВИР (WIR);

• фенотипическое и молекулярно-генетическое изучение образцов после хранения в условиях *in vitro* и крио;

• совершенствование методов низкотемпературного хранения семян, методов среднесрочного хранения микрорастений и методов, позволяющих увеличить эффективность криорегенерации образцов.

Заключение

Коллекция ВИР, содержащая 359 образцов рода *Rubus*, является одной из представительных в европейских странах. В полевой и *in vitro* коллекциях ВИР (без учета дублирования в них образцов) сохраняется 170 селекционных сортов малины и 62 селекционных сорта ежевики. В Российской Федерации большая коллекция селекционных сортов малины поддерживается также во Всероссийском селекционно-технологическом институте садоводства и питомниководства (ВСТИСП) – 101 сорт, преимущественно селекции данного учреждения. Самая крупная по численности и видовому разнообразию рода *Rubus* коллекция находится в США, в Национальном репозитарии клоновой гермоплазмы (NCGR): в ней сохраняется 2221 образец, из которых 1819 образцов 198 видов рода хранится в семенах.

Учитывая изменения климата и антропогенные факторы, сокращающие природное разнообразие, сохранение *ex situ* видового разнообразия является одной из приоритетных задач генетических банков растений. Кроме того, *ex situ* коллекции видового разнообразия рода – это доступный ресурс для использования в интрогрессивной гибридизации, актуальной в настоящее время в селекции малины и ежевики. Из 16 подродов рода *Rubus* 7 встречаются в природной флоре России. Некоторые виды рода (например, *R. idaeus*), имея широкий географический ареал в нашей стране, характеризуются меж- и внутрипопуляционным разнообразием, которое можно сохранить в репрезентативной коллекции семян. Вместе с тем особое внимание следует обратить на сохранение *in situ* и *ex situ* уникального видового богатства ежевик Крыма.

Генетическое разнообразие селекционных сортов сохраняется преимущественно в полевых коллекциях, где проводится изучение и верификация сортов. Для идентификации сортов, выполняемой на основе морфологических описаний, большое значение имеет разрабатываемое в ВИР направление по созданию эталонных образцов сортов – номенклатурных стандартов, сохраняемых в научном Гербарии (WIR).

Поддержание образцов в коллекциях неразрывно связано с их изучением. Наряду с традиционными методами изучения, использование маркер-опосредованной и геномной селекции расширяет возможности в изучении и рациональном использовании генетического разнообразия рода *Rubus.*

References / Литература

Alice L.A., Campbell C.S. Phylogeny of *Rubus* (Rosaceae) based on nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer region sequences. *American Journal of Botany*. 1999;86(1):81-97. DOI: 10.2307/2656957

Antonius-Klemola K. Molecular markers in *Rubus* (Rosaceae) research and breeding. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 1999;74(2):149-160. DOI: 10.1080/14620316.1999.11511088

Antonova O.Y., Dunaeva S.E., Ukhatova Yu.V., Kamylina N. Yu., Dolganova N.A., Lisicyna O.V., Gavrilenko T.A. *In vitro* improvement of raspberry varieties from raspberry bushy dwarf virus (RBDV) using complex therapy method. *Achievements of Science and Technology of AIC.* 2015;29(7):61-64. [in Russian] (Антонова О.Ю., Дунаева С.Е., Ухатова Ю.В., Камылина Н.Ю., Долганова Н.А., Лисицына О.В., Гавриленко Т.А. Оздоровление малины от вируса кустистой карликовости (RBDV) методом комплексной терапии в культуре *in vitro*. *Достижения науки и техники АПК*. 2015;29(7):61-64).

Asilbeyova T.M., Gavrilova O.A., Krassovskaya L.S. Pollen morphology of the genus *Rubus* (Rosaceae) from Azerbaijan In: *Innovations and Traditions in Modern Botany. Book of abstracts for the All-Russian Scientific Conference with International Participation, dedicated to the 150th birthday of V.L. Komarov* (*Innovatsii i traditsii v sovremennoy botanike. Tezisy dokladov Vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiyem, posvyashchennoy 150-letiyu so dnya rozhdeniya V.L. Komarova*). St. Petersburg; 2019. p.8. [in Russian] (Асилбайева Т.М., Гаврилова О.А., Красовская Л.С. Морфология пыльцевых зерен представителей рода *Rubus* (Rosaceae) в Азербайджане В кн.: *Инновации и традиции в современной ботанике. Тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 150-летию со дня рождения В.Л. Комарова*. Санкт-Петербург; 2019. С.8). URL: https://www.binran.ru/files/publications/Proceedings/Proceedings_Komarov/Komarov_48_Proceedings.pdf [дата обращения: 06.10.2021].

Bologovskaya R.P. Genus *Rubus* (Tourn.) L – raspberries and blackberries (Genus *Rubus* (Tourn.) – maliny i yezheviki). In: E.V. Vulf (ed.). *Flora of Cultivated Plants. Vol. 16. Berries*. Moscow; Leningrad; 1936. p.167-218. [in Russian] (Бологовкая Р.П. Genus *Rubus* (Tourn.) – малины и ежевики). В кн: *Культурная флора СССР. Т. 16. Ягодные* / под ред. Е.В. Вульфа. Москва; Ленинград; 1936. С.167-218).

Bologovskaya R.P. Raspberry (Malina) In: R.P. Bologovskaya, N.M. Pavlova, Yu.K. Katinskaya. *Berry varieties*. Leningrad: Selkhozgiz; 1937. p.411-450. [in Russian] (Бологовская Р.П. Малина. В кн.: Р.П. Бологовская, Н.М. Павлова, Ю.К. Катинская, *Сорта ягодных культур*. Ленинград: Сельхозгиз; 1937. С.411-450).

Bologovskaya R.P, Pavlova N.M., Rozanova M.A, Sharina N.E. Regional assortments of berry crops in the USSR (Porayonnye sortimenty yagodnykh kultur SSSR). In: *Towards the standardization of varieties of fruit trees and berry*

crops (K standartizatsii sortov plodovykh derevyev i yagodnykh kultur). Leningrad: Institute of Plant Industry; 1931. p.302-373. [in Russian] (Бологовская Р.П., Павлова Н.М., Розанова М.А., Шарина Н.Е. Порайонные сортименты ягодных культур СССР. В кн.: *К стандартизации сортов плодовых деревьев и ягодных культур*. Ленинград: Институт растениеводства; 1931. С.302-347).

Brickell C.D., Alexander C., Cubey J.J., David J.C., Hoffman M.H.A., Leslie A.C., Malécot V., Jin X (eds). International code of nomenclature for cultivated plants. 9th ed. *Scripta Horticulturae*. 2016;9:1-190.

Bushakra J.M., Alice L.A., Carter K.A., Dossett M., Lee J.C., Liston A. et al. Status of *Rubus* germplasm at the US National Clonal Germplasm Repository in Corvallis, Oregon. *Acta Horticulture*. 2020;1277:121-128. DOI: 10.17660/ActaHortic.2020.1277.17

Bushakra J.M, Bryant D.W., Dossett M., Vining K.J., VanBuren R., Gilmore B.S. et al. A genetic linkage map of black raspberry (*Rubus occidentalis*) and the mapping of *Ag 4* conferring resistance to the aphid *Amphorophora agathonica*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2015;128(8):1631-1646. DOI; 10.1007/s00122-015-2541-x

Carter K.A., Liston A., Bassil N.V., Alice L.A., Bushakra J.M., Sutherland B.L.et al. Target capture sequencing unravels *Rubus* evolution. *Frontiers in Plant Science.* 2019;10:1615. DOI: 10.3389/fpls.2019.01615

Dale A., Moore P.P., McNicol R.J., Sjulin T.M., Burmistrov L.F. Genetic diversity of red raspberry varieties throughout the world. *Journal American Society for Horticultural Science*. 1993;118(1):119-129.

Demidov A.S. (ed.). Cultivated plants of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences: 65 years of introduction. Moscow: KMK; 2011. [in Russian] (Культурные растения Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук: 65 лет интродукции / под ред. А.С. Демидова. Москва: КМК; 2011).

Demidov A.S. (ed.). Plants of native flora of the N.V. Tsitsin Main Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences. 65 years of introduction (Rasteniya prirodnoy flory Glavnogo botanicheskogo sada im. N.V. Tsitsina Rossiyskoy akademii nauk. 65 let introduktsii). Moscow: KMK; 2013. [in Russian] (Растения природной флоры Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина Российской академии наук. 65 лет интродукции / под ред. А.С. Демидова. Москва: КМК; 2013).

Descriptor list for the genetic bioresource collection plants of the Federal Horticultural Research Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery (fruit, berry, rare berry, and flowering ornamental crops) (Deskriptor geneticheskoy bioresursnoy kollektsii rasteniy FGBNU VSTISP (plodovye, yagodnye, redkiye yagodnye i tsvetochno-dekorativnye kultury). Moscow; 2018. [in Russian] (Дескриптор генетической биоресурсной коллекции растений ФГБНУ ВСТИСП (плодовые, ягодные, редкие ягодные и цветочно-декоративные культуры. Москва; 2018). URL: https://vstisp.org/vstisp/images/Deskriptor-2018.pdf [дата обращения: 05.08.2021].

Dolganova Z.V, Kalinina I.P, Mochalova O.V., Puchkin I.A., Usenko V.I. Genetic collections of M.A. Lisavenko Siberian Research Institute of Horticulture and their application in breeding. *The Herald of Vavilov Society for Geneticists and Breeding Scientists*. 2008;12(4):573-579. [in Russian] (Долганова З.В, Калинина И.П, Мочалова О.В., Пучкин И.А., Усенко В.И. Генетические коллекции ГНУ НИИ садоводства Сибири имени М.А. Лисавенко и их использование в селекции. *Информационный вестник ВОГИС*. 2008;12(4):573-579).

Dossett M, Finn C.E. Identification of resistance to the large raspberry aphid in black raspberry. *Journal the American Society for Horticultural Science*. 2010;135(5):438-444. DOI: 10.21273/JASHS.135.5.438

Dunaeva S.E., Orlova S.Yu., Tikhonova O.A. Samples of berry and fruit crops and their wild relatives in the *in vitro* collection at VIR. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2018;1(1):43-51. [in Russian] (Дунаева С.Е., Орлова С.Ю., Тихонова О.А. Образцы ягодных и плодовых культур и их дикорастущих родичей в коллекции *in vitro* ВИР). *Биотехнология и селекция растений*. 2018;1(1):43-51). DOI:10.30901/2658-6266-2018-1-43-51

Dunaeva S.E., Rokko G.S. Catalogue of the VIR Global Collection. Issue 899. *In vitro* collection of raspberries and blackberries (*Rubus* L., Rosaceae) St. Petersburg: VIR; 2019. [in Russian] (Дунаева С.Е., Рокко Г.С. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 899. Коллекция *in vitro* малины и ежевики (*Rubus* L., Rosaceae). Санкт-Петербург: ВИР; 2019).

Edesi J., Tolonen J., Ruotsalainen A.L., Aspi J., Haggman L. Cryopreservation enables long-term conservation of critically endangered species *Rubus humulifolius*. *Biodiversity and Conservation*. 2020;29(1):303-314. DOI: 10.1007/s10531-019-01883-9

Elsakova S.D., Elsakov G.V. Berry orchard in the Kola North (Yagodny sad na Kolskom severe). Murmansk; 1999. [in Russian] (Елсакова С.Д., Елсаков Г.В. Ягодный сад на Кольском севере. Мурманск; 1999).

EURISCO: [site]. Available from: https://eurisco.ipk-gatersleben.de [accessed May 20, 2021].

Finn C.E., Ballington J.R., Kempler C., Swartz H., Moore P.P. Use of 58 *Rubus* species in five North American breeding programmes – breeders notes. *Acta Horticulture.* 2002;585:113-120. DOI: 10.17660/ActaHortic.2002.585.15

Finn C.E., Knight V.H. What's going on in the world of *Rubus* breeding? *Acta Horticulture*. *2002;*585:31-38. DOI: 10.17660/ActaHortic.2002.585.1

Focke W.O. Species Ruborum. Monographiae generis Rubi prodromus. Pars I. In: Chr. Luerssen (ed.). *Bibliotheca Botanica*. *Vol. 72*. Stuttgart; 1910. p.1-120. [in Latin and German] Available from: https://ia804508.us.archive.org/15/items/speciesruborummo13fock/speciesruborummo13fock_bw.pdf [accessed Aug. 12, 2021].

Focke W.O. Species Ruborum. Monographiae generis Rubi prodromus. Pars II. In: Chr. Luerssen (ed.). *Bibliotheca Botanica*. *Vol. 72(II)*. Stuttgart; 1911. p.121-223. [in Latin and German] Available from: https://ia804508.us.archive.org/15/items/speciesruborummo13fock/speciesruborummo13fock_bw.pdf [accessed Aug. 12, 2021].

Food and Agriculture Organization of the United Nations. [in Russian] (Продовольственная и сельскохозяйственная организация Объединенных наций): [сайт]. URL: http://www.fao.org/wiews/data/ex-situ-sdg-251/overview/ru/ [дата обращения: 20.05.2021].

Foster T.M., Bassil N.V., Dossett M., Worthington M.L., Graham J. Genetic and genomic resources for *Rubus* breeding: a roadmap for the future. *Horticulture Research*. 2019;6(1):116. DOI: 10.1038/s41438-019-0199-2

Fralova L.V. Using of genetic resources in breeding of raspberry. In: International Conference *"125 Years of Applied Botany in Russia", 25–28 November 2019, St. Petersburg, Russia. Book of abstracts.* St. Petersburg; 2019. p.267. [in russian] (Фролова Л.В. Использование генетических ресурсов в селекции малины. В кн.: *Международная*

конференция «125 лет прикладной ботаники в России», 25–28 ноября 2019 года, Санкт-Петербург, Россия. Сборник тезисов. Санкт-Петербург; 2019. С.267). URL: http://www.vir.nw.ru/wp-content/uploads/2019/11/Sbornik-tezisov_125-let-prikladnoj-botaniki-v-Rossii-2.pdf [дата обращения: 30.07.2021].

Gavrilenko T.A., Chukhina I.G. Nomenclatural standards of modern Russian potato cultivars preserved at the VIR herbarium (WIR): A new approach to cultivar genepool registration in a genebank. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(3):6-17. [in Russian] (Гавриленко Т.А., Чухина И.Г. Номенклатурные стандарты современных российских сортов картофеля, хранящиеся в гербарии ВИР (WIR): новые подходы к регистрации сортового генофонда в генбанках. *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(3):6-17. DOI: 10.30901/2658-6266-2020-3-o2

Genesys: [site]. Available from: https:/www.genesys-pgr.org/ru [accessed May 20, 2021].

Graham J., Brennan R. Introduction to the *Rubus* genus: breeding, challenges and advances. In: J. Graham, R. Brennan (eds). *Raspberry*. Cham: Springer; 2018. p.1-16. DOI: 10.1007/978-3-319-99031-6_1

GRIN-Global. U.S. National Plant Germplasm System: [site]. Available from: https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/search [accessed May 20, 2021].

Gruner L.A. Features of self-fertility in blackberries (Osobennosti samoplodnosti yezheviki). *Nauchno-tekhnicheskiy byulleten VIR = Scientific and Technical Bulletin of VIR*. 1985;(155):63-64. [in Russian] (Грюнер Л.А. Особенности самоплодности ежевики. *Научно-технический Бюллетень ВИР*. 1985;(155):63-64).

Gruner L.A., Kornilov B.B. Priority trends and prospects of blackberry breeding in conditions of Central Russia. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2020;24(5):489-500. [in Russian] (Грюнер Л.А., Корнилов Б.Б. Приоритетные направления и перспективы селекции ежевики в условиях средней полосы России. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2020;24(5):489-500). DOI: 10.18699/VJ20.641

Gupta S., Reed B.M. Cryopreservation of shoot tips of blackberry and raspberry by encapsulation–dehydration and vitrification. *Cryo Letters*. 2006;27(1):29-42.

Hall H.K., Hummer K.E., Jamieson A.R., Jennings S.N., Weber C.A. Raspberry breeding and genetics. In: J. Janick (ed.). *Plant Breeding Reviews. Vol. 32*. Hoboken, NJ: John Wiley & Sons, Inc.; 2009. p.148-169.

Hjalmarsson I. Conservation of *Ribes* and *Rubus* cultivars in the Swedish National Gene Bank. *Acta Horticulture*. 2020;1277:89-94. DOI: 10.17660/ActaHortic.2020.1277.12

Höfer M., Flachowsky M.V., Hanke H. German fruit genebank – looking back 10 years after launching a national network for sustainable preservation of fruit genetic resources. *Journal für Kulturpflanzen*. 2019;71(2/3):41-51. DOI: 10.5073/JfK.2019.02-03.01

Huang H., Liao J., Zhang Z, Zhan Q. *Ex situ* flora of China. *Plant Diversity*. 2017;39(6):357-364. DOI: 10.1016/j.pld.2017.12.001

Ipek A., Barut E., Gulen H., Ipek M. Genetic diversity among some blackberry cultivars and their relationship with Boysenberry assessed by AFLP markers. *African Journal of Biotechnology*. 2009;8(19):4830-4834.

Jenderek M.M., Reed B.M. Cryopreserved storage of clonal germplasm in the USDA National Plant Germplasm System. *In Vitro Cellular and Developmental Biology*. 2017;53(4):299-308. DOI: 10.1007/s11627-017-9828-3

Jennings D.L. Raspberries and blackberries: Their breeding, diseases and growth. London: Academic Press; 1988.

Kamnev A.M., Antonova O.Yu., Dunaeva S.E., Gavrilenko T.A, Chukhina I.G. Molecular markers in the genetic diversity studies of representatives of the genus *Rubus* L. and prospects of their application in breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(1):20-30. [in Russian] (Камнев А.М., Антонова О.Ю., Дунаева С.Е., Гавриленко Т.А., Чухина И.Г. Молекулярные маркеры в исследованиях генетического разнообразия представителей рода *Rubus* L. и перспективы их применения в селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(1):20-30). DOI: 10.18699/VJ20.591

Kamnev A.M., Yagovtseva N.D., Dunaeva S.E., Gavrilenko T.A., Chukhina I.G. Nomenclature standards of raspberry cultivars bred in the Altai. *Vavilovia*. 2021;4(2):26-43. [in Russian] (Камнев А.М., Яговцева Н.Д., Дунаева С.Е., Гавриленко Т.А., Чухина И.Г. Номенклатурные стандарты сортов малины алтайской селекции. *Vavilovia*. 2021;4(2)26-43). DOI: 10.30901/2658-3860-2021-2-26-43

Kazakov I.V., Aitzhanova S.D., Evdokimenko S. N., Sazonov F.F., Kulagina V.L., Andronova N.V. Berry crops in the Central Region of Russia (Yagodnye kultury v Tsentralnom regione Rossii). Moscow: FGBNU VSTISP; 2016. [in Russian] (Казаков И.В., Айтжанова С.Д., Евдокименко С.Н., Сазонов Ф.Ф., Кулагина В.Л., Андронова Н.В. Ягодные культуры в Центральном регионе России. Москва: ФГБНУ ВСТИСП; 2016).

Kiani Z., Sharifnia F., Salimpour F., Arbabian S. Investigation of phylogenetic relationships among some Iranian *Rubus* L. species. *The Indian Forester*. 2021;147(1):33-41. DOI: 10.36808/if/2021/v147i1/151912

Kichina V.V. Chromosome numbers of raspberry varieties (Khromosomnye chisla sortov maliny). *Agricultural Biology.* 1973;8(5):673-677. [in Russian] (Кичина В.В. Хромосомные числа сортов малины. *Сельскохозяйственная биология*. 1973;8(5):673-677).

Knight V.H. *Rubus* breeding worldwide and the raspberry breeding programme at Horticultural Research International, East Malling. *Jugoslavensko Voćarstvo*. 2004;38(145-146):23-38.

Krasovskaya L.S The genus *Rubus* L. (fam. Rosaceae Adans.) of Eastern Europe and the Caucasus (Rod *Rubus* L. [sem. Rosaceae Adans.] Vostochnoy Yevropy i Kavkaza): [dissertation]. St. Petersburg; 2002. [in Russian] (Красовская Л.С. Род *Rubus* L. (сем. Rosaceae Adans.) Восточной Европы и Кавказа: дис … канд. биол. наук. Санкт-Петербург, 2002). URL: https://www.dissercat.com/content/rod-rubus-l-sem-rosaceae-adans-vostochnoi-evropy-i-kavkaza [дата обращения: 13.05.2021].

Krassovskaja L.S. Rubus – *Rubus* L. In: N.N. Tzvelev (ed.). *Flora of Eastern Europe. Vol. X* (*Flora Europae Orientalis. T. X*) .St. Petersburg; 2001. p.362-393. [in Russian] (Красовская Л.С. Рубус – *Rubus* L. В кн.: *Флора Восточной Европы. Т. X.* / под ред. Н.Н. Цвелева. Санкт-Петербург; 2001. С.362-393).

Krassovskaja L.S. Type specimens of the genus *Rubus* L. (Rosaceae). In: I.V. Sokolova (ed.). *Catalogue of the type specimens of the vascular plants from Siberia and the Russian Far East kept in Herbarium of the Komarov Botanical Institute (LE). Part 2*. St. Petersburg; Moscow; 2018. 470-473. [in Russian] (Красовская Л.С. Типовые образцы рода *Rubus* L. (Rosaceae). (В кн.: *Каталог типовых образцов сосудистых растений Сибири и российского Дальнего Востока, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) Часть 2 /* под ред. И.В. Соколовой. Санкт-Петербург; Москва; 2018. С.470-473).

Lācis G., Kota-Dombrovska I., Strautiņa S. Evaluation of red raspberry cultivars used for breeding and commercial growing in the Baltic region. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences*. 2017;71(3)(708):203-210. DOI: 10.1515/prolas-2017-0034

Lamoureux D., Sorokin A., Lefevre I., Alexanian A., Eyzaguirre P., Hausmann J.F. Investigation of genetic diversity in Russian collections of raspberry and blue honeysuckle. *Plant Genetic Resources*. 2011;9(2):202-205. DOI: 10.1017/S1479262111000323

Lisavenko Research Institute of Siberian Horticulture. [in Russian] (НИИСС имени М.А. Лисавенко): [сайт]. URL: http://www.niilisavenko.org/variets/rasp.htm [дата обращения: 20.05.2021].

List of plants cultivated in Strelna Palace School of Gardening: Strelna, St. Petersburg Province (Spisok rasteniy, kultiviruyemykh v Strelninskoy dvortsovoy shkole sadovodstva: Strelna, Sankt-Peterburgskaya guberniya). St. Petersburg; 1907. [in Russian] (Список растений, культивируемых в Стрельнинской дворцовой школе садоводства: Стрельна, Санкт-Петербургская губерния. Санкт-Петербург; 1907).

Lu L. A study on the genus *Rubus* of China. *Acta Phytotaxonomica Sinica*. 1983;21:13-25.

Lu L., Boufford D.E. *Rubus* Linnaeus. In: Z.Y. Wu, P.H. Raven, D.Y. Hong (eds). *Flora of China. Vol. 9. (Pittosporaceae through Connaraceae).* Beijing: Science Press & St. Louis: Missouri Botanical Garden Press.; 2003. p.195-285.

Lupin M.V., Bogomolova N.I. Actual directions of raspberry breeding, Russian and world achievements. *Contemporary Horticulture*. 2019;(4):102-112. [in Russian] (Лупин М.В., Богомолова Н.И. Актуальные направления селекции малины, российские и мировые достижения. *Современное садоводство*. 2019;(4):102-112). DOI: 10.24411/2312-6701-2019-10410

Mabberley D.J. The plant-book: A portable dictionary of the vascular plants. Cambridge: Cambridge University Press; 1998. DOI: 10.2307/2807755

Mathew L., Tiffin H., Erridge Z., McLachlan A., Hunter D., Pathirana R. Efficiency of eradication of *Raspberry bushy dwarf virus* from infected raspberry (*Rubus idaeus*) by *in vitro* chemotherapy, thermotherapy and cryotherapy and their combinations. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture*. 2021;144(1):133-141. DOI: 10.1007/s11240-020-01829-y

Modern methods and international experience of wild plant conservation (on the example of wild fruit plants) (Sovremennye metody i mezhdunarodny opyt sokhraneniya genofonda dikorastushchikh rasteniy [na primere dikikh plodovykh]. Almaty; 2011. [in Russian] (Современные методы и международный опыт сохранения генофонда дикорастущих растений (на примере диких плодовых). Алматы; 2011).

Neronova N.L. Species diversity and distribution of blackberries in the Caucasus. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1973;50(3):103-105. [in Russian] (Неронова Н.Л. О видовом разнообразии и распространении ежевики на Кавказе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1973;50(3):103-105).

Petrozavodsk State University. [in Russian] (Петрозаводский государственный университет): [сайт]. URL: https://petrsu.ru/structure/353/botanitcheskijsad [дата обращения: 20.05.2021].

Plants of the open ground in the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute (Rasteniya otkrytogo grunta Botanicheskogo sada Botanicheskogo instituta im. V.L. Komarova). St. Petersburg: Rostock; 2002. [in Russian] (Растения открытого грунта Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова. Санкт-Петербург: Росток; 2002).

Pomology. Siberian varieties of fruit and berry crops of the 20th century (Pomologiya. Sibirskiye sorta plodovykh i yagodnykh kultur XX stoletiya). Novosibirsk: Yupiter; 2005. [in Russian] (Помология. Сибирские сорта плодовых и ягодных культур XX столетия. Новосибирск: Юпитер; 2005).

Reed B.M. Multiplication of *Rubus* germplasm *in vitro*: A screen of 256 accessions. *Fruit Varieties Journal*. 1990;44(3):141-148.

Regel E. Raspberry, its cultivation and maintenance (Malina, yeye razvedeniye i soderzhaniye). St. Petersburg; 1886. [in Russian] (Регель Э. Малина, ее разведение и содержание. Санкт-Петербург; 1886).

Rozanova M.A. Berry science and cultivation (Yagovedeniye i yagologiya). Leningrad: Selkhozgiz; 1937. [in Russian] (Розанова М.А. Ягодоведение и ягодоводство. Ленинград: Сельхозгиз; 1937).

Ruban G.A, Timusheva O.K. Features of culture and new varieties of *Rubus idaeus* in the middle taiga subzone of the Komi Republic. *Vestnik Instituta biologii Komi nauchnogo tsentra Uralskogo otdeleniya RAN = Bulletin of the Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*. 2006;12(110):22-25. [in Russian] (Рубан Г.А., Тимушева О.К. Особенности культуры и новые сорта малины обыкновенной в подзоне средней тайги Республики Коми. *Вестник Института биологии Коми научного центра Уральского отделения РАН*. 2006;12(110):22-25).

Semenova L.G., Dobrenkov E.A. Collection of berry crops MOS VIR: mobilization, composition, study, prospects of use. *Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2019;55(1):23-35. [in Russian] (Семенова Л.Г., Добренков Е.А. Коллекция ягодных культур МОС ВИР: мобилизация, состав, изучение, перспективы использования. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2019;55(1):23-35). DOI: 10.30679/2219-5335-2019-1-55-23-35

Sinkova G.M. Study of wild-growing raspberries of the USSR with the aim of attracting them to culture and breeding. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1980;67(1):105-117. [in Russian] (Синькова Г.М. Изучение дикорастущих малин СССР с целью их привлечения в культуру и селекцию. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1980 67(1):105-117).

Slepneva T.N, Chebotok E.M. Maintenance and replenishment of genetic resources of fruit, berry and ornamental crops through the establishment of unique scientific installations of the collection of living plants of open ground. *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 2017;144(1):54-58. [in Russian] (Слепнева Т.Н., Чеботок Е.М. Сохранение и пополнение генетических ресурсов плодовых, ягодных и декоративных культур путем создания уникальной научной установки коллекции живых растений открытого грунта. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 2017;144(1):54-58).

Smekalova T.N. Modern theories, methods and models of conservation of plant genetic resources (Sovremennyye teorii, metodiki i modeli sokhraneniya geneticheskikh resursov rasteniy). In: S.M. Aleksanyan, V.V. Ponomarenko, L.A. Burmistrov et al. *Modern methods and international experience of wild plants conservation (by the example of wild fruit crops) (Sovremennyye metody i mezhdunarodnyy opyt sokhraneniya genofonda dikorastushchikh rasteniy (na*

primere dikikh plodovykh). Almaty; 2011. p.41-61. [in Russian] (Смекалова Т.Н. Современные теории, методики и модели сохранения генетических ресурсов растений. В кн. С.М. Алексанян, В.В.Пономаренко, Л.Ф. Бурмистров и др. *Современные методы и международный опыт сохранения генофонда дикорастущих растений (на примере диких плодовых).* Алматы; 2011. С.41-61).

Smekalova T.N., Talovina G.V. Specific features of crop wild relatives *in situ* conservation strategy for *Melilotus* L. species on the territory of Russia. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Series: Natural Sciences*. 2011;15-2(104):174-178. [in Russian] (Смекалова Т.Н., Таловина Г.В. Особенности стратегии сохранения *in situ* видов рода *Melilotus* Mill. на территории России. *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки*. 2011;15-2(104):174-178).

State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow; Rosinformagrotekh; 2020. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2020). URL: https://gossortrf.ru/wp-content/uploads/2020/03/FIN_reestr_dop_12_03_2020.pdf [дата обращения: 16.06.2021].

The ECPGR *Ribes* and *Rubus* Database: [site]. Available from: http://www.ribesrubus.gf.vu.lt/download.htm [accessed May 20, 2021].

Thompson M.M. Survey of chromosome numbers in *Rubus* (Rosaceae: Rosoideae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 1997;84(1):128-164. DOI: 10.2307/2399958

Turdiyev T.T., Frolov S.N., Kovalchuk I.Y., Kabylbekova B.Z., Chukanova N.I., *In vitro* germplasm cold storage of fruit and berry plants of Kazakhstan. *Eurasian Journal of Biosciences*. 2020;14(1):1213-1219.

Udmurt State University. Educational Botanical Garden. [in Russian] (Удмуртский государственный университет. Учебный ботанический сад): [сайт]. URL: https://udsu.ru/chapters/departments/bot_sad/bot_otdely/labor_plodobov_botsada [дата обращения: 20.05.2021].

Ukhatova Y.V., Dunaeva S.E., Antonova O.Y., Apalikova O.V., Pozdniakova K.S., Novikova L.Y. et al. Cryopreservation of red raspberry cultivars from the VIR *in vitro* collection using a modified droplet vitrification method. *In Vitro Cellular and Developmental Biology – Plant*. 2017;53(7):394-401. DOI: 10.1007/s11627-017-9860-3

Upadyshev M.T., Metlitskaya K.V., Petrova A.D., Donetskikh V.I. Viruses diseases of raspberry and modern sanitation methods. *Agrarian Science*. 2019;3:143-146. [in Russian] (Упадышев М.Т., Метлицкая К.В., Петрова А.Д., Донецких В.И. Вирусные болезни на сортах малины *Rubus idaeus* L. и современные методы оздоровления. *Аграрная наука*. 2019;3:143-146).

USDA *Rubus* Crop Vulnerability Statement. 2015: [site].. Available from: https://www.ars-grin.gov/npgs/cgc_reports/rubusvuln2015.docx [accessed Aug. 10, 2021].

Vujović T., Ružić D., Cerović R. Effect of the duration of liquid nitrogen storage on the regrowth of blackberry cryopreserved by droplet vitrification. *Contemporary Agriculture*. 2017;66(1-2):44-50. DOI: 10.1515/contagri-2017-0008

Wada S., Reed B.M. Optimized scarification protocols improve germination of diverse *Rubus* germplasm. *Scientia Horticulturae.* 2011;130(3):660-666. DOI: 10.1016/j.scienta.2011.08.023

Wagner W.L., Herbst D.R, Sohmer S.H. Manual of the flowering plants of Hawai'i. Vol. 1, 2. 1999 Revised edition 1918. Honolulu: University of Hawai'i Press/Bishop Museum Press; 1999.

Wang Q., Cuellar W.J., Rajamäki M.L., Hirata Y., Valkonen J.P.T Wang Q. Combined thermotherapy and cryotherapy for efficient virus eradication: relation of virus distribution, subcellular changes, cell survival and viral RNA degradation in shoot tips. *Molecular Plant Pathology*. 2008;9(2):237-250. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2007.00456.x

Withers L.A. Collecting *in vitro* for genetic resources conservation. In: L. Guarino, R. Rao, R. Reid (eds). *Collecting Plant Genetic Diversity – Technical Guidelines*. Wallingford: CAB International; 1995. p.511-515.

Woodhead M., Weir A., Smith K., McCallum S., MacKenzie K., Graham J. Functional markers for red raspberry. *Journal American Society for Horticultural Science*. 2010;135(5):418-427. DOI: 10.21273/JASHS.135.5.418

Yushev A.A. The 90th anniversary of the department of fruit crop genetic resources at VIR. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2015;176(4):370-380. [in Russian] (Юшев А.А. Отделу генетических ресурсов плодовых культур ВИР 90 лет. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2015;176(4):370-380). DOI: 10.30901/2227-8834-2015-4-370-380

Yuzepchuk S.V. Raspberries and blackberries – *Rubus* L. (Malina i yezhevika – *Rubus* L.) In: V.L. Komarov (ed.). *Flora of the USSR. Vol. 10.* Moscow; Leningrad; 1941. p.5-58. [in Russian] (Юзепчук С.В. Малина и ежевика – *Rubus* L. В кн.: *Флора СССР. Т. 10.* / под ред. В.Л. Комарова. Москва; Ленинград; 1941. С.5-58).

Yuzepchuk S.V. To the bathology of the Crimea. (K batologii Kryma*). Botanicheskiye materialy Gerbariya Botanicheskogo instituta imeni V.L. Komarova Akademii nauk SSSR = Botanical materials of the Herbarium of the V.L. Komarov Botanical Institute, USSR Academy of Sciences*. 1950;13:85-110. [in Russian] (Юзепчук С.В. К батологии Крыма. *Ботанические материалы Гербария Ботанического института имени В.Л. Комарова Академии наук СССР*. 1950; 13:85-110).

Zhbanova E.V. Biochemical characterization of fruits from raspberry vor gene pool under the circumstances of the Central Chernozem Zone (Michurinsk). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 2017;144(I):182-186. [in Russian] (Жбанова Е.В. Биохимическая характеристика плодов генколлекции сортов малины в условиях ЦЧР (Мичуринск) *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 2017;144(I):182-186).

Информация об авторах

Светлана Ефимовна Дунаева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, dunaevase@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7002-8066

Людмила Степановна Красовская, кандидат биологических наук, ведущий хранитель коллекций, Ботанический институт имени В.Л. Комарова Российской академии наук, 197376 Россия, Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова, 2, lkrassovskaya@binran.ru, https://orcid.org/0000-0003-0098-5527

Татьяна Андреевна Гавриленко, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, tatjana9972@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-2605-6569

Information about the authors

Svetlana E. Dunaeva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, dunaevase@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7002-8066

Lyudmila S. Krasovskaya, Cand. Sci. (Biology), Leading Curator of the Collections, Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 2 Professora Popova Street, St. Petersburg 197376, Russia, lkrassovskaya@binran.ru, https://orcid.org/0000-0003-0098-5527

Tatjana A. Gavrilenko, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, tatjana9972@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-2605-6569

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.
Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.
Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 24.05.2021, одобрена после рецензирования 03.12.2021, принята к публикации 28.02.2022.
The article was submitted on 24.05.2021, approved after reviewing on 03.12.2021, accepted for publication on 28.02.2022.

ИСТОРИЯ АГРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ВИР. СЛАВНЫЕ ИМЕНА

Научная статья
УДК 633.11:575.1:575.2
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-254-258

CC BY

Стратегия новой «зеленой революции» в селекции пшеницы: к юбилею академика РАН Людмилы Андреевны Беспаловой

Е. К. Хлесткина

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

Автор, ответственный за переписку: Елена Константиновна Хлесткина, director@vir.nw.ru

Отечественное и мировое научное сообщество в сфере селекции пшеницы и сельхозпроизводители в соответствующей отрасли отмечают 2 апреля 2022 года юбилей выдающегося селекционера академика РАН Людмилы Андреевны Беспаловой, заведующей отделом селекции и семеноводства пшеницы и тритикале Национального центра зерна имени П.П. Лукьяненко.
Основной результат работы коллектива под руководством академика Л. А. Беспаловой – более 170 сортов различных видов пшеницы и тритикале, в том числе более 100 сортов пшеницы мягкой, которые обеспечивают около 10% мирового производства зерна этой важнейшей для существования человечества культуры. Поставить на поток создание конкурентоспособных сортов пшеницы с уникальным сочетанием хозяйственно ценных признаков (качество зерна, адаптивность к абиотическим и биотическим стрессовым факторам, короткий вегетационный период) коллективу удалось за счет развития и реализации новой системы индустриальной селекции, аналогов которой нет в мире. По сути подход, разработанный в НЦЗ имени П.П. Лукьяненко под руководством Людмилы Андреевны Беспаловой, является проверенной на практике эффективной стратегией новой «зеленой революции», способной обеспечить глобальную продовольственную безопасность.

Ключевые слова: генетические ресурсы, полба, мягкая пшеница, тритикале, селекция, сортовая мозаика

Благодарности: данная статья подготовлена при поддержке гранта Минобрнауки РФ (соглашение № 075-15-2021-1066 от 28 сентября 2021 г.).
Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Хлесткина Е.К. Стратегия новой «зеленой революции» в селекции пшеницы: к юбилею академика РАН Людмилы Андреевны Беспаловой. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):254-258. DOI:10.30901/2227-8834-2022-1-254-258

© Хлесткина Е.К., 2022

HISTORY OF AGROBIOLOGICAL RESEARCH AND VIR. NAMES OF RENOWN

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-254-258

A strategy of the new “green revolution” in wheat breeding: celebrating the jubilee of Lyudmila A. Bespalova, Full Member of the Russian Academy of Sciences

Elena K. Khlestkina

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

Corresponding author: Elena K. Khlestkina, director@vir.nw.ru

On April 2, 2022, the national and international scientific communities who specialize in wheat breeding and agricultural producers in the wheat sector celebrated the birthday jubilee of Acad. Lyudmila A. Bespalova, a renowned breeder and head of the Department of Wheat and Triticale Breeding and Seed Production at the P.P. Lukyanenko National Grain Center.
The main result achieved by L.A. Bespalova’s team is more than 170 cultivars of various wheat species and triticale, including over 100 bread wheat cultivars that supply about 10% of worldwide grain harvests of this staple crop, most important for the existence of mankind. The team succeeded in commercializing their competitive wheat cultivars with unique combinations of agronomic traits (grain quality, adaptability to abiotic and biotic stressors, short growing season, etc.) because they developed and implemented a new industrial breeding system, unmatched in the world. In its essence, the approach developed under the leadership of L. A. Bespalova at the P.P. Lukyanenko National Grain Center is a practically proven strategy of the new “green revolution” capable of ensuring the global food security.

Keywords: genetic resources, farro wheats, bread wheat, triticale, breeding, varietal mosaic

Acknowledgements: this article was prepared with the support of the grant from the Ministry of Science and Education of the Russian Federation (Agreement No. 075-15-2021-1066 of September 28, 2021).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Khlestkina E.K. A strategy of the new “green revolution” in wheat breeding: celebrating the jubilee of Lyudmila A. Bespalova, Full Member of the Russian Academy of Sciences. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):254-258. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-254-258

Отечественное и мировое научное сообщество в сфере селекции пшеницы и сельхозпроизводители в соответствующей отрасли отмечают 2 апреля 2022 года юбилей выдающегося селекционера академика РАН Людмилы Андреевны Беспаловой.

На протяжении последнего десятилетия мир находится в ожидании новой «зеленой революции» в селекции основных продовольственных культур, подобно тем процессам, что позволили в 1960–1970-е годы в несколько раз повысить урожаи пшеницы и риса в развивающихся странах. Глобальные задачи понятны – повышение урожайности и экологизация земледелия, но общемировая стратегия новой «зеленой революции» еще не определена. И пока одни видят несовместимость в достижении двух целей – экологического вектора в растениеводстве и повышения урожайности, в Национальном центре зерна имени П.П. Лукьяненко реализуется эффективная стратегия для достижения задач, поставленных перед новой «зеленой революцией», основанная на многообразии, а именно: генетическом разнообразии исходного материала, диверсификации постоянно развивающихся подходов и методов создания сортов, а также разнообразии сортимента в производстве. Основную формулу стратегии отражает название «Создание диверсифицированного генофонда сортов пшеницы мягкой, адаптированного в пространстве и времени…», которым авторский коллектив под руководством академика РАН, доктора сельскохозяйственных наук, профессора, заведующей отделом селекции и семеноводства пшеницы и тритикале НЦЗ имени П.П. Лукьяненко Людмилы Андреевны Беспаловой озаглавил тематику своей работы по селекции мягкой пшеницы (Ministry of Science…, 2021).

Именно за счет создания богатого разнообразия генофонда возделываемых в производстве сортов можно обеспечить высокий и качественный урожай. Эта потребность диктуется многообразием экологических условий, непредсказуемостью аномальных погодных явлений, давлением со стороны биотических стрессоров, антропогенных факторов и пестицидной нагрузки (Romanenko et al., 2005; Bespalova, 2015).

В ответ на эти вызовы был планомерно произведен переход от создания и использования сортов-«чемпионов» к внедрению в производство системы «мозаичного» прецизионного применения сортов. Это потребовало существенного ускорения темпов в селекции. Так, с 2014 по 2020 г. Госсорткомиссия допустила к использованию в производстве более 50 сортов пшениц селекции НЦЗ (URL: https://ncz-russia.ru/), что сравнимо с общим количеством сортов, созданных за 60 лет (с 1913 по 1973 г.) (Lukyanenko, 1973). То есть для решения задачи разнообразия возделываемого генофонда пришлось увеличить темпы селекции почти в 10 раз. Причем возделываемый генофонд активно пополняется не только сортами пшеницы мягкой, но и новыми (пшеница шарозерная) (Borovik et al., 2017) и «забытыми старыми» (полба) (Shurovenkova et al., 2009; Bespalova, 2015).

Увеличение разнообразия возделываемого генофонда было бы невозможно без использования генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей из Вавиловской коллекции, которая и в будущем позволит создавать климатически эластичные генотипы (Bespalova, 2015), а ускорение темпов создания сортов почти в 10 раз было бы невозможно без развития и многообразия подходов и методов при создании новых селекционных достижений. В НЦЗ имени П.П. Лукьяненко внедрены технологии маркер-ориентированной селекции (Davoyan E.R., 2014; Filobok et al., 2018; Davoyan E.R. et al., 2019; Bazhenov et al., 2021), хромосомной инженерии (Ablova et al., 2016; Davoyan R.O. et al., 2019a) и биотехнологические подходы (создание дигаплоидных форм) (Davoyan R.O. et al., 2019b), а в настоящее время начата апробация внедрения геномной селекции (Federal Scientific and Technical Program…, 2021). Применение методов хромосомной инженерии и маркер-ориентированной селекции среди прочего позволяет реализовывать стратегию генетической защиты растений, позволяющей снижать число химических обработок или совсем отказываться от них. Одновременно для управления фитопатологической ситуацией в агроценозах пшеницы и контроля за ней служит внедренный метод сортовой мозаики: «мозаичное» размещение сортов, различающихся по степени устойчивости к болезням; он позволяет опережать патогены через быструю сортосмену, оптимизировать фитопатологическую ситуацию и стабилизировать валовые сборы зерна озимой пшеницы (Bespalova, Ablova, 2019).

Таким образом, сочетание в работе коллектива под руководством Л. А. Беспаловой подходов традиционной селекции с современными методами биотехнологии и хромосомной инженерии растений, а также разработанной авторами инновационной схемы селекционного процесса, позволило развить и реализовать новую систему индустриальной селекции, в результате использо-

вания которой коллектив авторов поставил на поток создание конкурентоспособных сортов пшеницы мягкой с уникальным сочетанием хозяйственно ценных признаков (качество зерна, адаптивность к абиотическим и биотическим стрессорам, короткий вегетационный период). На основе разработанной схемы агроэкологической оценки сортов внедрена в производство не имеющая аналогов в мире система «мозаичного» прецизионного применения сортов (сортовая мозаика).

Все это позволяет обеспечивать около 10% мирового производства зерна пшеницы (Ministry of Science…, 2021).

В Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию в Российской Федерации, сейчас находятся около 100 сортов пшеницы мягкой, созданных коллективом под руководством академика Л. А. Беспаловой. В России они ежегодно занимают около 7 млн га посевных площадей, за рубежом – 6,5 млн га. Имеет место высокая степень коммерциализации полученных результатов, заключены 2785 действующих лицензионных договоров на право их использования индустриальными партнерами (Ministry of Science…, 2021).

Таким образом, высочайший профессионализм коллектива во главе с академиком РАН Л. А. Беспаловой, развитие лучших традиций научной школы, созданной несколько десятилетий назад в Национальном центре зерна имени П.П. Лукьяненко, и внедрение новых инновационных подходов позволили получить результаты, не имеющие аналогов в мире, которые не просто вносят существенный вклад в реализацию Доктрины продовольственной безопасности Российской Федерации и способствуют конкурентоспособности на мировом рынке, но и являются основой независимости нашей страны в вопросах продовольственной безопасности.

Людмила Андреевна носит звание Героя труда Кубани, награждена Золотой медалью имени академика П. П. Лукьяненко, орденом Трудового Красного Знамени, орденом Почета, медалью ордена «За заслуги перед Отечеством». В 2014 г. академик Л. А. Беспалова была участником эстафеты Олимпийского огня. Ее имя включено в список граждан России, представленных в Зале национальной трудовой славы «Гордость России – люди труда»!

References / Литература

Ablova I.B., Bespalova L.A., Kolesnikov F.A., Nabokov G.D., Kovtunenko V.Ya., Filobok V.A. et al. Principles and methods of wheat breeding on tolerance to diseases in KRIA named after P.P. Lukyanenko. *Grain Economy of Russ*ia. 2016;(5):32-36. [in Russian] (Аблова И.Б., Беспалова Л.А., Колесников Ф.А., Набоков Г.Д., Ковтуненко В.Я., Филобок В.А. и др. Принципы и методы селекции пшеницы на устойчивость к болезням в КНИИСХ им. П.П. Лукьяненко. *Зерновое хозяйство России*. 2016;(5):32-36). URL: https://www.zhros.online/jour/article/view/332 [дата обращения: 27.12.2021].

Bazhenov M.S., Chernook A.G., Bespalova L.A., Gritsay T.I., Polevikova N.A., Karlov G.I. et al. Alleles of the GRF3-2A gene in wheat and their agronomic value. *International Journal of Molecular Sciences*. 2021;22(22):12376. DOI: 10.3390/ijms222212376

Bespalova L.A. Development of the gene pool as the main factor of the third green revolution in wheat breeding (Razvitiye genofonda kak glavny faktor tretyey zelenoy revolyutsii v selektsii pshenitsy). *Herald of the Russian Academy of Sciences*. 2015;85(1):9-11. [in Russian] (Беспалова Л.А. Развитие генофонда как главный фактор третьей зеленой революции в селекции пшеницы. *Вестник Российской академии наук*. 2015;85(1):9-11). DOI: 10.7868/S086958731501003X

Bespalova L.A., Ablova I.B. "Mosaic" of varieties as a method of management and control over the phytopathological situation in wheat agrocenoses. In: *Crop Protection Against Hazardous Organisms: Proceedings of the IX International Scientific and Practical Conference; June 17–21, 2019; Krasnodar* (*Zashchita rasteniy ot vrednykh organizmov: materialy IX mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii; 17–21 iyunya 2019 g.; Krasnodar*). Krasnodar: Kuban State Agrarian University; 2019. p.28-31. [in Russian] (Беспалова Л.А., Аблова И.Б. «Мозаика» сортов как метод управления и контроля за фитопатологической ситуацией в агроценозах пшеницы. В кн.: *Защита растений от вредных организмов: материалы IX международной научно-практической конференции, Краснодар, 17–21 июня 2019 г.*. Краснодар: Кубанский государственный аграрный университет; 2019. С.28-31). URL: https://www.elibrary.ru/download/elibrary_41331668_29935738.pdf [дата обращения: 29.12.2021].

Borovik A.N., Bespalova L.A., Miroshnichenko T.Yu., Tsvirinko V.G., Ponomarev D.A., Belyakova A.Yu. et al. Spherical winter wheat: breeding results and prospects for use in arid conditions of Kalmykia (Pshenitsa sharozyernaya ozimaya: rezultaty selektsii i perspektivy ispolzovaniya v zasushlivykh usloviyakh Kalmykii). In: *Breeding and Seed Production – the Basis of Field Productivity: a collection of scientific papers of the Scientific and Practical Conference; April 19, 2017; Elista* (*Selektsiya i semenovodstvo – osnova produktivnosti poley: sbornik nauchnykh trudov nauchno-prakticheskoy konferentsi; 19 aprelya 2017 g.; Krasnodar)*. Krasnodar: EDVI; 2017. p.69-78. [in Russian] (Боровик А.Н., Беспалова Л.А., Мирошниченко Т.Ю., Цвиринько В.Г., Пономарев Д.А., Белякова А.Ю. и др. Пшеница шарозёрная озимая: результаты селекции и перспективы использования в засушливых условиях Калмыкии. В кн.: *Селекция и семеноводство – основа продуктивности полей: сборник научных трудов научно-практической конференции, 19 апреля 2017 г., Элиста, Россия*. Краснодар: ЭДВИ; 2017. С.69-78).

Davoyan E.R., Bespalova L.A., Davoyan R.O., Agaeva E.V., Bukreeva G.I., Zubanova Yu.S. et al. Allelic variants for *Waxy* genes in common wheat lines bred at the Lukyanenko National Grain Center. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(7):910-915. DOI: 10.18699/VJ19.566

Davoyan E.R., Bespalova L.A., Davoyan R.O., Zubanova Yu.S., Mikov D.S., Filobok V.A. et al. Use of molecular markers in wheat breeding for resistance to leaf rust at the Lukyanenko Research Institute of Agriculture. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2014;18(4-1):732-738. [in Russian] (Давоян Э.Р., Беспалова Л.А., Давоян Р.О., Зубанова Ю.С., Миков Д.С., Филобок В.А., Худокормова Ж.Н. Использование молекулярных маркеров в селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(4-1):732-738). URL: https://elibrary.ru/download/elibrary_22768011_50752084.pdf [дата обращения: 25.12.2021].

Davoyan R.O., Bebyakina I.V., Davoyan E.R., Mikov D.S., Zubanova Yu.S., Boldakov D.M. et al. The development and study of common wheat introgression lines derived from the synthetic form RS7. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019a;23(7):827-835. [in Russian] (Давоян Р.О., Бебякина И.В., Давоян Э.Р., Миков Д.С., Зубанова Ю.С.,

Болдаков Д.М. и др. Создание и изучение интрогрессивных линий мягкой пшеницы, полученных на основе синтетической формы RS7. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019a;23(7):827-835). DOI: 10.18699/VJ19.556

Davoyan R.O., Davoyan E.R., Bebyakina I.V., Zinchenko A.N., Mikov D.S., Zubanova Yu.S. et al. Studying of the efficiency of haploproducers of corn for stimulating the formation of haploid embryos of common wheat. *Rice Growing*. 2019b;4(45):12-18. [in Russian] (Давоян Р.О., Давоян Э.Р., Бебякина И.В., Зинченко А.Н., Миков Д.С., Зубанова Ю.С., Болдаков Д.М. Изучение эффективности гаплопродюсеров кукурузы для стимулирования образования гаплоидных зародышей мягкой пшеницы. *Рисоводство*. 2019b;4(45):12-18).

Federal Scientific and Technical Program for the Development of Genetic Technologies for 2019–2027 (Federalnaya nauchno-tekhnicheskaya programma razvitiya geneticheskikh tekhnologiy na 2019–2027 gody). Moscow; 2021. [in Russian] (Федеральная научно-техническая программа развития генетических технологий на 2019–2027 годы. Москва; 2021). URL: https://gentech.ntr.ru/vserossijskij-institut-geneticheskih-resursov-rastenij-poluchil-finansirovanie-na-programmu-selektsii-pshenitsy-i-na-razvitie-bioresursnoj-kollektsii-rastenij/ [дата обращения: 26.12.2021].

Filobok V.A., Bespalova L.A., Guenkova E.A., Zubanova Yu.S., Mikov D.S. Breeding of alternative lifestyle varieties based on molecular marking of the *Vrn* and *Ppd* genes (Selektsiya sortov alternativnogo obraza zhizni na osnove molekulyarnogo markirovaniya genov *Vrn* i *Ppd*). In: *Genetic Potential and Its Implementation in Plant Breeding, Seed Production and Reproduction: a collection of articles based on the materials of the All-Russian Scientific and Practical Conference of the Kuban Branch of VOGiS; March 21, 2018; Krasnodar* (*Geneticheskiy potentsial i yego realizatsiya v selektsii, semenovodstve i razmnozhenii rasteniy: sbornik statey po materialam Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii Kubanskogo otdeleniya VOGiS; 21 marta 2018 g.; March 21, 2018; Krasnodar*). Krasnodar: Kuban State Agrarian University; 2018. p.94-95. [in Russian]. (Филобок В.А., Беспалова Л.А., Гуенкова Е.А., Зубанова Ю.С., Миков Д.С. Селекция сортов альтернативного образа жизни на основе молекулярного маркирования генов *Vrn* и *Ppd*. В кн.: *Генетический потенциал и его реализация в селекции, семеноводстве и размножении растений: сборник статей по материалам Всероссийской научно-практической конференции Кубанского отделения ВОГиС; 21 марта 2018 г.; Краснодар, Россия*. Краснодар: Кубанский государственный аграрный университет; 2018. С.94-95).

Lukyanenko P.P. Breeding and seed production of winter wheat: Selected works (Selektsiya i semenovodstvo ozimoy pshenitsy: Izbrannye trudy). Moscow: Kolos; 1973. [in Russian] (Лукьяненко П.П. Селекция и семеноводство озимой пшеницы: Избранные труды. Москва: Колос; 1973).

Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation. [in Russian] (Министерство науки и высшего образования Российской Федерации): [сайт]. URL: https://minobrnauki.gov.ru/upload/2021/04/work/%D0%A021-059.pdf [дата обращения: 29.12.2021].

P.P. Lukyanenko National Grain Center. [in Russian] (Национальный центр зерна имени П.П. Лукьяненко): [сайт]. URL: https://ncz-russia.ru/ [дата обращения: 29.12.2021].

Romanenko A.A., Bespalova L.A., Kudryashov I.N., Ablova I.B. New cultivar policy and cultivar agricultural practice of winter wheat (Novaya sortovaya politika i sortovaya agrotekhnika ozimoy pshenitsy). Krasnodar: EDVI; 2005. [in Russian] (Романенко А.А., Беспалова Л.А., Кудряшов И.Н., Аблова И.Б. Новая сортовая политика и сортовая агротехника озимой пшеницы. Краснодар: ЭДВИ; 2005).

Shurovenkova L.I., Anfilova N.A., Merezhko A.F., Bespalova L.A., Kudryashov I.N., Vasiliev A.V., Bukreeva G.I., Borovik A.N., Mitrofanova O.P. Emmer wheat (*Triticum turgidum* L. subsp. *dicoccum* (Schrank ex Schubl.) Thell). Cultivar 'Runo' (Pshenitsa polba (*Triticum turgidum* L. subsp. *dicoccum* (Schrank ex Schubl.) Thell). Sort 'Runo'). Russian Federation; breeding achievement patent number: 4782; 2009. [in Russian] (Шуровенкова Л.И., Анфилова Н.А., Мережко А.Ф., Беспалова Л.А., Кудряшов И.Н., Васильев А.В., Букреева Г.И., Боровик А.Н., Митрофанова О.П. Пшеница полба (*Triticum turgidum* L. subsp. *dicoccum* (Schrank ex Schubl.) Thell). Сорт 'Руно'. Российская Федерация; патент на селекционное достижение RU 4782; 2009).

Информация об авторе

Елена Константиновна Хлесткина, доктор биологических наук, профессор РАН, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, director@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8470-8254

Information about the author

Elena K. Khlestkina, Dr. Sci. (Biology), Professor of the RAS, Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, director@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8470-8254

Статья поступила в редакцию 10.01.2022; одобрена после рецензирования 14.02.2022; принята к публикации 28.02.2022
The article was submitted on 10.01.2022; approved after reviewing on 14.02.2022; accepted for publication on 28.02.2022.

Научная статья
УДК 58:001.83:93/94(47+57+44)
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-259-267

CC BY

Бюро интродукции ВИР и его взаимодействие с французскими учреждениями в 1920–1930-е гг. (по материалам ЦГАНТД СПб)

Е. С. Хаблова[1, 2]

[1] *Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

[2] *Университет Сорбонна, Париж, Франция*

Автор, ответственный за переписку: Елизавета Сергеевна Хаблова, samomamo@yandex.ru

В данной статье рассматривается франко-советское научное сотрудничество на примере взаимодействия Бюро интродукции Всесоюзного института растениеводства и французских семеноводческих фирм. Показываются задачи, поставленные перед Бюро интродукции, а также масштабы интродукционной работы. Отмечается размах деятельности Бюро, несмотря на многочисленные препятствия, которые он встречал. Так, семенной обмен был осложнен организационными трудностями, такими как нарушение условий поставки Торговым представительством СССР во Франции или же транспортными компаниями, а также финансовые затруднения. Сильнейшее влияние на работу Бюро интродукции оказывали идеологические конфликты, инициированные управляющими отдела А. К. Колем и позднее Г. Н. Шлыковым. Более того, само научное взаимодействие между СССР и Францией осложнялось политической обстановкой в мире, где СССР и Франция не могли считаться союзниками. Несмотря на означенные проблемы, период с 1926 по 1933 г. считается самым продуктивным в вопросе взаимодействия Бюро и французских семеноводческих фирм за то время, что Н. И. Вавилов был директором ВИР.

Ключевые слова: Бюро интродукции ВИР, Н. И. Вавилов, семенной фонд, франко-советское научное взаимодействие, Торгпредство СССР во Франции

Благодарности: Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Выражаю особую благодарность Ирине Викторовне Котелкиной, Татьяне Михайловне Озерской и Маргарите Афанасьевне Вишняковой за особую помощь при подготовке данной статьи.

Для цитирования: Хаблова Е.С. Бюро интродукции ВИР и его взаимодействие с французскими учреждениями в 1920-1930-е гг. (по материалам ЦГАНТД СПб). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(1):259-267. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-259-267

© Хаблова Е.С., 2022

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-259-267

Plant Introduction Bureau of the Institute of Plant Industry and its relations with France in the 1920–1930s (based on the documents from the Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg)

Elizaveta S. Khablova[1, 2]

[1] *St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia*

[2] *Sorbonne Université, Paris, France*

Corresponding author: Elizaveta S. Khablova, samomamo@yandex.ru

This article examines French–Soviet scientific cooperation focusing on the example of interactions between the Plant Introduction Bureau of the Institute of Plant Industry and French seed production companies. Objectives of the Bureau and the scope of its plant introduction activities are shown. Despite the importance of the Plant Introduction Bureau, its work encountered a number of obstacles. For example, the seed exchange was impeded by organizational problems, such as the neglect of delivery terms by the USSR Trade Office in France or by transport companies, and by financial constraints. There were also ideological conflicts, initiated by A. K. Kol and later by G. N. Shlykov, the heads of the Plant Introduction Bureau. Moreover, scientific links between the USSR and France were aggravated by the political situation in the world, where the USSR and France could not be regarded as allies. Despite these problems, the period from 1926 through 1933, when Nikolai Vavilov was Director of the Institute of Plant Industry, is considered the most productive in terms of cooper cooperation between the Plant Introduction Bureau and French seed production companies.

Keywords: Plant Introduction Bureau of VIR, Nikolai Vavilov, seed stock, French–Soviet scientific interactions, USSR Trade Office in France

Acknowledgments: The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work. Special thanks are addressed to Irina V. Kotelkina, Tatiana M. Ozerskaya and Margarita A. Vishnyakova for their particular help in preparing this publication.

For citation: Khablova E.S. Plant Introduction Bureau of the Institute of Plant Industry and its relations with France in the 1920–1930s (based on the documents from the Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(1):259-267. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-1-259-267

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) хранит богатейший и старинный семенной фонд в мире. Институт получил всемирную известность благодаря Николаю Ивановичу Вавилову, возглавлявшему Институт с 1921 по 1940 г. В эти годы институт активно развивался, пройдя путь от Отдела прикладной ботаники Сельскохозяйственного ученого комитета до Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства. Разрастаясь, он становился все более значимым для растениеводства и агрономии Советского Союза. Выйдя на всесоюзный уровень, он активно взаимодействовал с заграничными исследовательскими центрами, институтами, лабораториями и другими научными и хозяйственными организациями. Согласно отчетам о работе института за 1925–1926 и 1927–1928 гг., основной его целью было заявлено изучение культурных растений мира, поэтому одной из задач института избрали создание мировой коллекции всех главнейших возделываемых растений мира, а также растений, могущих быть введенными в культуру[1]. Для этого проводились экспедиции и обследования внутри СССР и за границей; необходимые образцы получали из различных учреждений путем выписки и обмена, а также от добровольных корреспондентов. Таким образом, институт занимался семенным обменом с другими странами, объемы которого увеличивались из года в год. Идея о необходимости создания мировой коллекции растений, по мнению Николая Ивановича Вавилова, являлась одной из первостепенных. Для ее реализации Вавилов лично отправлялся в многочисленные экспедиции и налаживал контакты с зарубежными учеными. Так, одним из продуктивных направлений международного сотрудничества, инициированных Николаем Ивановичем, являлось взаимодействие с французскими учеными и организациями.

Непосредственно выпиской необходимых институту образцов семян и растений (в том числе из-за границы), занимались сотрудники Бюро интродукции. Подразделение часто переименовывалось, но направления его деятельности сохранялись[2]. Сущность работы Бюро интродукции описана в «Положении об отделах института (генетики и селекции, агрометеорологии, интродукции)» от 1931 г.: «*В системе отдела Н. К. [Новых культур] и интродукции осуществляется организация и подготовительная работа по организации внутрисоюзных и заграничных экспедиций, имеющих целью привлечение в СССР желательного к введению разнообразия сортов и форм старых и новых культур и их изучения на месте произрастания. С этой целью Отдел […] принимает меры через корреспондентскую связь с заграничными научно-исследовательскими учреждениями и специалистами для установления контакта и содействия с их стороны заграничным экспедициям Института растениеводства*.» (TsGANTD of SPb, F. R-318, Op. 12, D. 33, p. 19). О масштабах осуществляемой интродукции можно судить по статье И. Г. Лоскутова «От Бюро по прикладной ботанике до института по генетическим ресурсам растений», в которой приводятся следующие цифры. Так, в 1940 г. количество собранных образцов пшеницы составляет более 36 000, кукурузы – более 10 000, бобовых – более 23 000, овощных – около 18 000. Общее количество составляет 250 000 экземпляров (Loskutov, 2020). Таковы достижения Института растениеводства за время, когда Н. И. Вавилов был его директором, лишь по одному направлению работы. В письме от 9 мая 1922 г., когда началась активная работа по созданию семенного фонда, Вавилов писал Александру Ивановичу Мальцеву, что институт получил огромное количество семян из Америки, Франции, Англии и Германии (Scientific Legacy…, 1987).

О количестве и характере писем, направляемых Бюро интродукции иностранным корреспондентам, возможно узнать из письма Н. И. Вавилова и начальника отдела Г. Н. Шлыкова в Сектор внешнего и внутреннего карантина Народного комиссариата земледелия (Наркомзема) СССР. Заместитель Ленинградского Карантинного инспектора в своем отношении № 22610 от 26 октября 1934 г. просит предоставить копии всех писем, отправленных институтом иностранным корреспондентам для получения семян, так как полученный материал приходит часто зараженным. Это означает, что иностранные корреспонденты должны быть проинформированы об этом решении и о том, что их отправления были признаны зараженными. Всесоюзный институт растениеводства на это заявляет, что такое требование не может быть выполнено. Вавилов и Шлыков объясняют свой ответ следующим образом: во-первых, Отдел интродукции ведет обмен с более чем 10 000 корреспондентов, которые присылают свои материалы в основном бесплатно; далеко не всегда отдел отсылал в обмен имеющиеся в распоряжении института семена. Поэтому решение Наркомзема может нарушить уже налаженную систему поставок семян. Во-вторых, увеличивающееся количество выявленных инфекций связано напрямую с расширением деятельности Бюро интродукции, поэтому в здании института были организованы карантинный пункт и приемная оранжерея, которые не были подразделениями ВИРа[3], но находились в нем, поскольку только ВИР в то время имел право выписывать образцы из-за границы. Наконец, объем писем, отправленных за границу, составляет несколько тысяч, поэтому представить все копии писем невозможно по техническим причинам (TsGANTD of SPb, F. R-318, Op. 12, D. 76, p. 30–32).

Таким образом, представляется возможным оценить масштаб работы Бюро интродукции. В частности, сотрудники бюро вели активную переписку с французскими организациями и учеными. В переписке Бюро интродукции с научными учреждениями и коммерческими компаниями Франции по вопросам обмена и приобретения семян с 1926 по 1933 г. насчитывается более 110 французских адресов в 44 населенных пунктах. По данным интродукционных журналов, из Франции, в период с 1925 по 1941 г. было получено около 7 тысяч, из французских колоний, протекторатов и подконтрольных Франции территорий – более 3 тысяч, в общей сложности – более 10 тысяч. Чтобы проиллюстрировать размах этой деятельности, нами была составлена «Карта французских адресов в переписке Отдела интродукции ВИР с 1926 по 1933 г.»[4] и приведен список этих организаций. В некоторых городах были коммерческие компании, которые являлись постоянными корреспондентами института, на-

[1] Этой цели институт придерживался и далее

[2] В 1922–1923 гг. – Бюро интродукции; Отдел информации и интродукции (с музеем) в 1924 г.; Бюро интродукции и информации в 1925–1926 гг.; Бюро интродукции в 1927–1928 гг.; в 1929 г. – Отдел интродукции с 1) секцией обмена с заграницей, 2) секцией семенного фонда, 3) секцией новых культур, 4) секцией регистрации, 5) секцией карантина; в 1930–1931 гг. – Отдел интродукции и новых культур; Отдел новых культур и интродукции в 1934–1937 гг.; Бюро интродукции в 1938–1940 гг.

[3] Ленинградская карантинная лаборатория Ленинградской областной инспекции по карантину растений.

[4] Составлена по материалам ЦГАНТД СПб, Ф. Р-318, Оп. 12, Д. 4, 7, 13, 32, 41, 46, 61, 73.

пример знаменитая частная семеноводческая фирма Vilmorin-Andrieux et Cie (Вильморен-Андриё и компания), в которой Николай Иванович Вавилов проходил стажировку в 1914 г. в Верьер-ле-Бюисон. Также в некоторых населенных пунктах находилось сразу несколько адресов. Так, в Марселе находились сразу Колониальный институт Марселя (Institut colonial de Marseille), Парк Борели (Parc Borély), управление Сельскохозяйственной службы Буш-дю-Рон Министерства сельского хозяйства (Ministère de l'agriculture, direction des services agricoles des Bouches-du-Rhône), а также частные адреса: директор ботанического сада Эдуард Хекель (Mr. Le Prof Edouard Heckel), господин Фондар – директор сельскохозяйственной службы Буш-дю-Рон (M. Fondard, directeur des services agricoles des Bouches-du-Rhône) и Анри Жюмель – профессор факультета наук, директор Колониального музея и ботанического сада (Henri Jumelle, Prof. A la fac. Des sciences, Directeur du Musée colonial et du jardin Botanique).

Отметим, что в 1926–1933 гг. Бюро интродукции обменивалось образцами не только с метрополией Франции, но и с французскими протекторатами и подконтрольными ей территориями, с государствами, такими как Тунис и Марокко (например, с доктором Бёфом (Boeuff) из Туниса и профессором Мьежем (Miège) из Марокко), а также с французским Алжиром[5]. Стоит отметить, что такое взаимодействие было возможно только в рамках самого ВИР и благодаря его ученым, которые через Отдел интродукции поддерживали и развивали связи с коллегами. Типами организаций являлись: ботанические сады, колониальные институты, частные семенные компании, экспериментальные хозяйства, университеты и агрономические институты, а также другие ботанические, агрономические, научные и хозяйственные учреждения. Перечень этих организаций представлен ниже (рисунок).

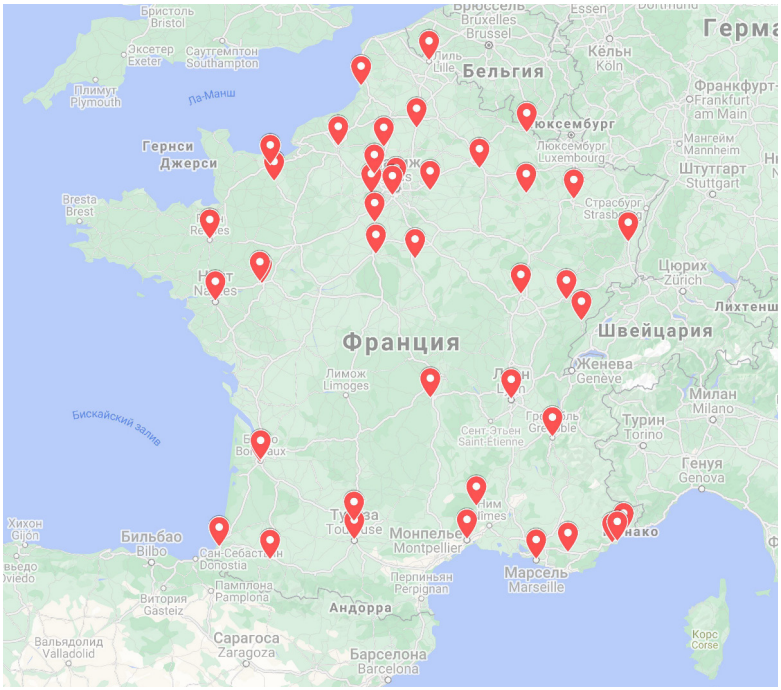


Рисунок. Карта, на которой обозначены адреса французских учреждений, с которыми Отдел интродукции ВИР вел переписку в период с 1926 по 1933 г.

Figure. Map showing the addresses in France that the Plant Introduction Bureau of the Institute of Plant Industry contacted by correspondence from 1926 to 1933

Список адресов ученых, фирм, ботанических садов, институтов, экспериментальных станций и других учреждений, с которыми Отдел интродукции ВИР вел переписку в период с 1926 по 1933 гг.

1. A la maison Denaiffe et fils, Carignan, France.
2. A la maison L. Renault, 98, route d'Olivet, Orléans, France.
3. Arboretum des Barres et Fructicatum Vilmorinianum, Les Barres, Nogent-sur-Vernisson, Loiret.
4. Coopérative de Production de semences sélectionnées, de Seine-et-Oise.
5. D. Vidal, Station d'Essais de semences, Montpellier, France.
6. Dir. du Centre de recherches Agronomiques d'Alsace, 8, rue Kléber, Colmar (Haut-Rhin).
7. Directeur Prof. C. Oueva, institut et Jardin Botanique de l'université, Dijon, France.
8. Direction de l'institut et du jardin Botanique de l'université de Besançon.
9. Direction du jardin botanique de l'université de Montpellier, France.
10. Direction du jardin Botanique de la ville du Parc de la tête d'Or, Lyon.
11. Direction du jardin Botanique de Rouen, France.
12. Direction générale des Eaux et Forêts, Nogent-sur-Vernisson, Loiret.
13. Dr. Evreinov, Domaine Bernardine, Nohic, Tarn-et-Garonne, France.
14. E. Maquerlot, Grandes Pépinières de Fismes, Marne, France.

[5] Эти территории были обследованы Н. И. Вавиловым в ходе Средиземноморской экспедиции (1926–1927 гг.), во время которой он установил прочные контакты с французскими учеными и институтами.

15. Ecole nationale d'agriculture, Montpellier.
16. Etablissement Horticole, B. Carriat, Antibes, Alpes Maritimes, France.
17. Etablissement Michel Chérot, I, Place des Deux-Roues, Paris, 1er arrondissement.
18. Etablissement Vilmorin-Andrieux, Quai de la Mégisserie, Paris.
19. Etablissements de Sélection Généalogique, Tourneurs frères, coulommiers (Seine-et-Marne).
20. Etablissements des Grands Roseraies du Val de la Loire, Orléans.
21. F. Foucard, Etablissement Horticole, 63, route d'Olivet, 63, Orléans, Loiret.
22. Ferme expérimentale, Avrillé, France.
23. Fondation d'Amélioration des plantes, Avertissements agricoles, Bordeaux (Villenave-d'Ornon).
24. Graines et Plantes – Rivoire Père et fils, 16, rue d'Algérie, Lyon.
25. Henri Jumelle, Prof. A la fac. Des sciences, Directeur du Musée colonial et du jardin Botanique, 105, rue Edmond Rostand, Marseille, France.
26. Institut agricole de Beauvais, Oise, France.
27. Institut colonial de Marseille.
28. Institut colonial, 16, Place de la Bourse, Bordeaux, France.
29. Jardin Botanique de Caen.
30. Jardin Botanique de l'université de Liège.
31. Jardin Botanique de l'université, Bordeaux.
32. Jardin Botanique de Nancy, France.
33. Jardin Botanique de Talence, près Bordeaux, Gironde.
34. Jardin Botanique de Grenoble, France.
35. Jardin Botanique Toulouse.
36. Jardin Botanique, Côte d'Or, Dijon.
37. Jardin Botanique, Les Barres, Loiret.
38. Jardin Botanique, Lille, France.
39. Jardin Botanique, villa Thuret, Antibes, France.
40. Jardin d'acclimatation "Les tropiques", chemin des grottes St. Helene, Nice, France.
41. Jardin d'Acclimatation, Cannes, Alpes Maritimes, France.
42. Jardin de Marseille (Parc Borély), Marseille, France.
43. des plantes, Museum d'Histoire Naturelle, 61, rue de Buffon, Paris, 5eme, France.
44. Jardin des Plantes, Orléans, France.
45. Jardin des Plantes, Service des Plantations et Jardins de la ville de Nantes, Nantes.
46. Jardins Botaniques, Nantes, France.
47. M. Aymard, Président société d'horticulture et d'histoire naturelle de l'Hérault, rue Durand 19, Montpellier.
48. M. Broux, Institut de recherche agronomique, 42, Rue de Bourgogne, VIII, Paris.
49. M. Fondard, directeur des services agricoles des Bouches-du-Rhône, Marseille.
50. M. le Docteur F. Beufe, chef de service Botanique de la régence, Tunis.
51. M. Miranda (directeur) institut Alpin, Lautaret.
52. Maison A. Alliot, Serge Alliot fils, 11, rue du Canteleu, Lille.
53. Maison Cayeux et le clerc, 8, Quai de la Mégisserie, Paris.
54. Marcel James, USSY (Calvados), France (Etablissement d'Horticulture).
55. Maurice Jeanson, Domaine du Marquenterre, St. Quentin-en-Tourmont.
56. Messrs. André Clément-Marot, 23, Avenue de Paris, 163 Rueil, (S.-&-C.).
57. Messrs. Lemoine et Fils, rue de Montet 136 à 142, Nancy, France.
58. Messrs. O. Genest-Barge, 2 rue de la Barre, Lyon.
59. Meunissier à Verrières-le-Buisson, Seine-et-Oise.
60. Ministère de l'agriculture, direction des services agricoles des Bouches-du-Rhône, Marseille.
61. Ministère de l'agriculture, institut des recherches agronomiques station centrale d'essais de semences, rue Platon, 4, (XVe arr.), Paris.
62. Ministère de l'agriculture, institut des recherches agronomiques, station agricole, Alès (Gard).
63. Monsieur 1er rédacteur du bulletin de l'agence Générale de Colonies, Paris, France.
64. Monsieur Crépin (Station d'Amélioration des Plantes de grande culture de Dijon, 27, rue de Rouen, France).
65. Monsieur G. Bouvet, Dir. Jardin des plantes, rue Boreau, Maine et Loire Angers, France.
66. Monsieur Jean Laborde, prés. société d'acclimatation du Golfe de Gascogne, mairie de Biarritz, Pyrénées, France.
67. Monsieur le Barillier, Président société d'horticulture de L'arrondissement de Bayonne – Biarritz, à Bayonne.
68. Monsieur le dir, jardin botanique de Lyon, au parc de la Fête d'Or, France.
69. Monsieur le Directeur, Jardin Botanique, Toulouse, France.
70. Monsieur le Directeur, Jardin d'acclimatation, Cannes, Alpes Maritimes.
71. Monsieur le Directeur, Jardin des Plantes de l'université de Montpellier, France.
72. Monsieur le directeur, Société nationale d'acclimatation de France, Paris, VIIIe, 198, Boulevard Saint-Germain.
73. Monsieur le Dr. A. Robertson Proshowsky, villa de Tropiques, Nice, France.
74. Monsieur M. J. Dubaquie, station Agronomique, Bordeaux, France.
75. Mr. Ch. Brioux, Directeur de la Station Agronomique de la Seine-intérieure, Avenue de Caen, rue Blaise Pascal, Rouen.
76. Mr. G. Durivault, Pavillon de la Direction, Jardin des plantes, Nantes, Loire inf., France.
77. Mr. A. Tison, Prof. Faculté des sciences, université des Rennes, Rennes Ille-et-Vilaine.
78. Mr. Bois, Prof. De culture au Museum National d'Histoire naturelle, 61 rue Buffon, Paris V.
79. Mr. E. Miège, Rabat, 67, Avenue de Témara.
80. Mr. Eberhardt, Prof. De Botanique Agricole, Faculté des sciences, université de Besançon, Doubs, France.
81. Mr. Jules Jollivet, directeur de la station spéciale de Conflans-Sainte-Honorine pour l'amélioration des semences, Quai de la République, II, a Conflans-Sainte-Honorine, Seine-et-Oise.
82. Mr. Le Prof Edouard Heckel, Directeur Jardin Botanique, Marseille, France.
83. Mr. Léon Marie Joseph Gustave Nicolas, Prof. Botanique à la Faculté des sciences, Directeur de l'institut Agricole de l'université. Toulouse, France.
84. Mr. Mirande, Prof. De Botanique, université de Grenoble.
85. Mr. René Viguier, Dir. Prof. A la fac des sciences de l'université de Caen, institut botanique, Jardin des plantes, Calvados, France.
86. Mr. U.A.A. Bernard, Chef de service à l'institut national d'agronomie coloniale, avenue de la Belle-Gabrielle, 45 bis, A Nogent-sur-Marne, France.
87. Mr. Paul Mirat, président société d'horticulture et de viticulture des Bases-Pyrénées à Pau.
88. Mr. T. Borman, station de sélection de Montfort L'Amaury, Seine-et-Oise, France.
89. Muséum national d'Histoire naturelle, Fondation d'une chaire de Productions coloniales d'origine végétale.

90. Office sylvicole d'Orléans et de Sologne.
91. P. Bernaix (rosiériste), Les incomparables roses lyonnaises, Lyon-Villeurbanne.
92. Pépinières Croux et fils, A. Brochet, Chatenay.
93. Prof. Ducomet – secrétaire de l'association international des sélectionneurs des plantes de Grande Culture.
94. Prof. F. Heim Balsac, conservatoire national des Arts et Métiers, Paris.
95. Prof. Louis Ravaz, Directeur, école nationale d'agriculture, station d'essais de semences, Montpellier, Héraut.
96. Raoul Lemaire, Etablissements agricoles de Roye, Somme.
97. Schribaux, Prof., Dir. De la station d'essais de semences et de la station Génétique de Paris.
98. Station agronomique Bar-le-Duc, Meuse, France.
99. Station agronomique de Franche Comté, Besançon, France.
100. Station agronomique de la Seine-inférieure, avenue de Caen, 36, rue Blaise Pascal, Rouen, France.
101. Station Agronomique du Nord, Lille Artois, France.
102. Station agronomique, Bar-le-Duc, Meuse, France.
103. Station Agronomique, Nantes.
104. Station d'amélioration des plantes de grande culture, Clermont-Ferrand, Puy de Dôme, France.
105. Station d'amélioration des plantes et d'avertissements agricoles, Bordeaux, (Villenave-d'Ornon, Gironde).
106. Station d'Essais Semences, Montpellier.
107. Station de Botanique et de culture, Antibes, Alpes Maritimes, France.
108. Station des semences, institut national agronomique, Ve, 16, rue Claude Bernard, Paris.
109. Station génétique et de pathologie végétale de l'institut de recherche agronomiques, Antibes, Alpes Maritimes.
110. Station séricole de l'institut de recherches Agronomiques. Alais, Gard, France.
111. The Salgues foundation of Brignoles (France), for the development of biological sciences.
112. Université de Grenoble, faculté des sciences, laboratoire de botanique.
113. Vilmorin Andrieux et Cie. (Verrières-le-Buisson, Seine-et-Oise).

Несмотря на то что работа Отдела интродукции имела большое значение не только для Института растениеводства, но и для агрономии и растениеводства всего СССР, она сталкивалась со многими трудностями, прежде всего с организационными и административными проблемами. Действительно, с доставкой иностранных грузов часто происходил ряд проблем: неполнота получения, отсутствие необходимых для доставки лицензий[6], несоблюдение технических инструкций и нарушение технических условий поставки. Дорогостоящие закупки, как правило, осуществлялись через Торговое представительство СССР во Франции, которое связывалось с поставщиками и заказывало необходимые для института семена и растения. Так, ВИР (на тот момент еще Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур) в 1925 г. заказал через Торговое представительство СССР во Франции растения у следующих компаний: «Лемуан э фис» (Lemoine et fils) в г. Нанси, «Пепиньер кру э фис» (Pépinières Croux et fils) в коммуне Шатене и у «Левавассёр» (Levavasseur) в коммуне Усси. Заказ не был доставлен в институт до начала похолодания, в связи с чем Отдел интродукции в своем письме от 16 октября 1925 г. просит Торговое представительство отложить отправку растений до весны 1926 г., поскольку растения могут погибнуть в пути из-за холода. Однако Торгпредство в письме от 26 ноября 1925 г. ответило, что отправит все заказанные растения до наступления холодов, добавляя: *«Мы распорядились фирмам сделать самую тщательную упаковку»* (TsGANTD of SPb, F. R-318, Op. 11, D. 100, p. 28). Растения прибыли в СССР зимой. При получении груза выяснилось, что большинство растений были мертвыми или полумертвыми, растения оказались низкого качества и маленького размера, а количество растений, согласно накладной, должно было быть больше, упаковка же не подходила для транспортировки на дальние расстояния. Отдел интродукции оказался недовольным транспортной компанией «Дерутра» (Derutra) из города Гамбург, которая осуществляла перевозку. Многие растения не соответствовали заявленному заказу. Далее в своем письме от 17 декабря 1925 г. Торгпредство пишет по поводу растений, которые не соответствовали запросу Отдела интродукции: *«[…] Будем знать, что Ваши заказы предназначены исключительно для научных работ Института и в будущем будем строго придерживаться ваших спецификаций…»* (TsGANTD SPb F. R-318, Op. 11, D. 100, p. 46). В своем письме от 8 января 1926 г. Торгпредство объясняет причины, почему заказанные растения были присланы позже заявленного срока: «*Задержка в отправке уже упакованных растений произошла вследствие несвоевременного получения лицензии […] Отправка будет производиться не дожидаясь лицензий*…» (TsGANTD of SPb, F. R-318, Op. 11, D. 100, p. 37).

Отсутствие товарных лицензий было частой проблемой в вопросе ввоза растений и семян из Франции. Например, в письме от 24 февраля 1926 г. Торговое представительство заявило о невозможности ввоза посылок от фирмы «Вильморен-Андриё и ко.» из-за отсутствия у них лицензий (TsGANTD of SPb, F. R-318, Op. 11, D. 101, p. 40), даже несмотря на то, что фирма Вильморенов была одной из знаменитейших во Франции и неоднократно ранее участвовала в обмене с институтом через Отдел интродукции. Для решения этой проблемы институт обратился к Николаю Петровичу Горбунову, председателю совета Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур при СНК СССР, также являвшемуся первым управляющим делами Совета народных комиссаров СССР (TsGANTD of SPb, F. R-318, Op. 11, D. 101, p. 41). К сожалению, по имеющимся архивным данным, результат данного обращения неизвестен.

Другой же проблемой была цена на растения и семена, поскольку заказы иногда были относительно дорогостоящими. В «Переписке с Торгпредством СССР во Франции о заграничных заказах на семена и растения с приложением финансовых документов» за 1925–1926 гг. были обнаружены заказы Отдела интродукции из Франции на сумму 10 000 рублей (TsGANTD of SPb, F. R-318, Op. 11, D. 101, p. 112). Для сравнения, средняя зарплата рабочих крупной промышленности в СССР в 1926–1927 гг. составляла 70 рублей в месяц (Work in the USSR…, 1928). Несмотря на то что для крупных научных покупок сумма в 10 000 рублей не являлась критичной для финансирования государством, часто возникали трудности в обосновании полезности той или иной закупки.

Работа Бюро интродукции и новых культур находилась под сильным идеологическим давлением, поскольку его руководители, А. К. Коль и позднее Г. Н. Шлыков, были противниками Н. И. Вавилова и его идей по интродукции растений. По свидетельству Евгении Николаев-

[6] Без лицензии советская таможня не пропускала посылки. Таким образом, семена и растения часто приходили с опозданием, живые же растения прибывали мертвыми.

ны Синской, Александр Карлович Коль был часто недоволен работой института, часто предлагал непродуктивные и даже нежизнеспособные идеи, в целом был очень конфликтным человеком (Sinskaya, 1991). Так, 29 января 1931 г. была опубликована статья А. К. Коля в газете «Экономическая жизнь» под названием «Прикладная ботаника или ленинское обновление земли? Лицом к новому социалистическому строительству» (Kol, 1931). В ней говорится о том, что ленинская миссия по обновлению земли была заменена исследованиями Николая Ивановича Вавилова происхождения культурных растений; Коль настаивает на том, что Институт растениеводства – реакционное учреждение. Стоит отметить, что он был против собирания Вавиловым мировой коллекции растений, считая это прихотью Вавилова, которая обосновывалась лишь его частными теоретическими интересами. Коль видел работу Бюро интродукции в полном заимствовании селекционных сортов других стран и заявлял, что Институт растениеводства уделяет мало внимания интродукции (Esakov, 2008). Таким образом, в его статье дискредитировалась не только деятельность самого Николая Ивановича, но и Бюро интродукции. Следует отметить, что сущность работы Бюро интродукции воспринималась по-разному Вавиловым и Колем. Как было сказано, Коль полагал, что заимствования иностранных селекционных сортов будет достаточно для советской агрономии, на что Вавилов замечал на страницах газеты «Экономическая жизнь» в статье «Работа Всесоюзного института растениеводства в области интродукции новых растений», что в готовом виде невозможно найти достаточно зимостойкие сорта озимой пшеницы за границей, ибо почти все без исключения заграничные сорта озимой пшеницы гибнут в наших суровых условиях. Чтобы решить практически задачи селекции необходимо привлечение всего наличного исходного мирового сортового материала из основных районов происхождения культур, из горных районов, которые, благодаря суровости условий, особенно интересны (Vavilov, 1931). Таким образом, обвинение Коля в том, что Вавилов был против интродукции и привлечения семенного материала, было беспочвенным. Следует заметить, что написанная Колем статья явилась следствием уже начавшегося процесса травли Николая Ивановича и его политики в управлении Институтом растениеводства. Так, Э. И. Колчинский и С. В. Шалимов указывают на то, что роль этой статьи часто переоценивается в истории преследования Вавилова и его идей; тем не менее она является примером той критики, которая брала начало из Бюро интродукции (Kolchinskii, Shalimov, 2012).

Г. Н. Шлыков, руководитель Бюро интродукции с 1931 г., также был противником идей Николая Ивановича Вавилова. Позже он стал не только сторонником Т. Д. Лысенко, но и свидетельствовал против Николая Вавилова. В сборнике документов «Суд палача. Николай Вавилов в застенках НКВД. Биографический очерк. Документы.» опубликована справка на Вавилова Николая Ивановича от 1940 г., согласно которой Шлыков был допрошен и засвидетельствовал следующее: «*В Институте растениеводства действует в течение многих лет вредительская организация. ВИР практически импотентен, пассивен в разрешении актуальных запросов нашего сельского хозяйства и опирается в своей работе на чуждую нам методологию.*» (The executioner's justice…, 1999). Шлыков утверждает, что в институте распространяются различные опасные теории, что его сотрудники выступают против материализма; даже селекция растений опасна, по мнению Шлыкова. В целом он настаивает на том, что институт Вавилова оторван от практики советской агрономии и занимается скорее теоретическими вопросами, что в общем совпадало с мнением А. К. Коля. До своего ареста в 1940 г. Вавилов замечал, что Шлыков мало увлечен научной и организационной работой и занимается больше вопросами идеологии и политики. Стоит отметить, что ни Коль, ни Шлыков не считались компетентными работниками института.

В итоге деятельность руководителей Бюро интродукции стала одним из факторов, нарушивших коммуникацию института с иностранными организациями. Что же касается взаимодействия советских научных учреждений с французскими в целом, то ситуация осложнялась и другими обстоятельствами. Научные связи между Францией и СССР обосновывались контекстом внешней политики, который не был стабилен и часто менялся в связи со сменой кабинетов министров во Франции. Тенденции в развитии советско-французских научных связей в 1920–1930-е гг. можно описывать периодами. Так, научное сообщение между двумя странами начало восстанавливаться после политического признания СССР Францией в 1924 г., которое стало возможным после прихода к власти во Франции «Левого картеля» во главе с Эдуаром Эррио. Далее французскими учеными Сильвэном Леви и Полем Ланжевеном 24 ноября 1925 г. был основан Комитет по восстановлению научных связей с Россией, задачами которого стали обмен публикациями, налаживание поездок советских ученых во Францию и французских в СССР, проведение совместных работ и установление научного сотрудничества между учеными двух упомянутых стран. Импульс, который был дан развитию советско-французских отношений, встретил сопротивление в связи с тем, что к власти пришел кабинет министров во главе с Раймоном Пуанкаре, который открыто придерживался антисоветских взглядов. В целом в 1927 г. СССР встретился с рядом трудностей на политической арене: убийство полпреда Войкова в Варшаве, осложнение советско-китайских отношений, а также заявление Великобритании о разрыве дипломатических связей с СССР; все эти события не улучшали отношения СССР и стран Европы. Тем не менее уже в 1932–1933 гг. вновь наблюдается сближение Франции и СССР. В 1932 г. к власти во Франции снова пришел «Левый картель», поэтому французское правительство оказалось снисходительным к взаимодействию с СССР. Указанное сближение было недолгим: годы с 1935 по 1940-е представляются периодом снижения частоты контактов между французскими и советскими учеными. Из «Отчетов о научных командировках отделов и лабораторий института растениеводства» (TsGANTD of SPb, F. R-318, Op. 11, D. 1151, 1552), а также из «Переписки с НКИД и полпредами СССР за границей о заграничных командировках» (TsGANTD of SPb, F. R-318, Op. 11, D. 1171) следует вывод что начиная с 1936 г. поездки сотрудников Института растениеводства в Западную Европу прекратились. Учитывая вышесказанное, а также внутриполитическую ситуацию в СССР и продолжающиеся идеологические конфликты во Всесоюзном научно-исследовательском институте растениеводства, стоит отметить, что научный обмен института с французскими учреждениями в данный период был практически элиминирован.

Таким образом, семенной обмен между ВИР и французскими научными и хозяйственными учреждениями встречал ряд проблем. Несмотря на это, период с 1926 по 1933 г. стал одним из наиболее плодотворных в сотруд-

ничестве с Францией за период управления институтом Николаем Ивановичем Вавиловым (1921–1940 гг.). Так, наибольшее количество писем во французской переписке Бюро интродукции было найдено во временной промежуток с 1928 по 1930-е гг. В период с 1921 по 1940 г. Всесоюзный институт растениеводства обрел всемирную известность и был авторитетным научно-исследовательским центром, получив в мировом научном сообществе имя Института мировых растительных ресурсов (Gorbatenko, 2007). Большая часть французских организаций, с которыми связывался Институт растениеводства, была представлена частными семеноводческими фирмами, которые могли поддерживать семенной обмен даже несмотря на сложную политическую ситуацию в мире. Работа Бюро интродукции была осложнена все возрастающей идеологической критикой со стороны его управляющих, тем не менее оно продолжало свою работу. Одним из перспективных направлений исследований в контексте рассматриваемой темы является выяснение того, какие закупки чаще всего производил отдел; с какими фирмами чаще контактировал, что позволит выяснить пути соприкосновения советского и французского растениеводства.

References / Литература

Esakov V.D. Nikolai Ivanovich Vavilov: pages of biography (Nikolai Ivanovich Vavilov: stranitsy biografii). Moscow: Nauka; 2008. [in Russian] (Есаков В.Д. Николай Иванович Вавилов: страницы биографии. Москва: Наука; 2008).

Gorbatenko L.E. N. I. Vavilov – the inventor of the plant introduction theory. *Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding*. 2007;164:34-49. [in Russian] (Горбатенко Л.Е. Н. И. Вавилов – основоположник теории интродукции растений. *Труды по прикладной ботанике, генетики и селекции*. 2007;164:34-49).

Kol A.K. Applied botany or Leninist renewal of the land? Facing the needs of socialist development (Prikladnaya botanika ili leninskoye obnovleniye zemli? Litsom k nuzhdam sotsialisticheskogo stroitelstva). *Ekonomicheskaya zhizn = Economic Life.* 1931;13/Sh(28):3. [in Russian] (Коль А.К. Прикладная ботаника или ленинское обновление земли? Лицом к нуждам социалистического строительства. *Экономическая жизнь*. 1931;13/Ш(28):3).

Kolchinskii E.I., Shalimov S.V. N.I. Vavilov's "Sixth Continent" (« Shestoy kontinent » N.I. Vavilova). *Studies in the History of Science and Technology*. 2012;4:16-50. [in Russian] (Колчинский Э.И., Шалимов С.В. «Шестой континент» Н.И. Вавилова. *Вопросы истории естествознания и техники*. 2012;4:16-50). URL: http://ihst.nw.ru/Files/User/Shalimov/Shalimov_04.pdf [дата обращения: 24.08.2021].

Loskutov I.G. From the Bureau on Applied Botany to the Institute for Plant Ggenetic Resources (commemorating the 125th anniversary of VIR). *Vavilovia*. 2020;3(1):42-59. [in Russian] (Лоскутов И.Г. От Бюро по прикладной ботанике до института по генетическим ресурсам растений (в ознаменование 125-летия ВИР). *Vavilovia*. 2020;3(1):42-59). DOI: 10.30901/2658-3860-2020-1-42-59

Loskutov I.G. The history of the world collection of plant genetic resources in Russia. St. Petersburg: VIR; 2009. [in Russian] (Лоскутов И.Г. История мировой коллекции генетических ресурсов растений в России. Санкт-Петербург: ВИР; 2009).

Scientific Legacy. Vol. 5. Nikolai Ivanovich Vavilov: From the epistolary heritage, 1911–1928 (Nauchnoye nasledstvo. T. 5. Nikolai Ivanovich Vavilov: Iz epistolyarnogo naslediya). Moscow: Nauka; 1980. [in Russian] (Научное наследство. Т. 5. Николай Иванович Вавилов: Из эпистолярного наследия, 1911–1928 гг. Москва: Наука; 1980).

Sinskaya E.N. Memoirs about N.I. Vavilov (Memuary o N.I. Vavilove). Kyiv: Naukova Dumka; 1991. [in Russian] (Синская Е.Н. Мемуары о Н.И. Вавилове. Киев: Наукова думка; 1991).

The executioner's justice. Nikolai Vavilov in the dungeons of the NKVD: Biographical sketch. Documents (Sud palacha. Nikolai Vavilov v zastenkakh NKVD. Biograficheskiy ocherk. Dokumenty). 2nd ed. Moscow: Academia; 1999. [in Russian] (Суд палача. Николай Вавилов в застенках НКВД. Биографический очерк. Документы. Изд. 2. Москва: Academia; 1999).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 11. D. 100. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. 318. Оп. 11. Д. 100).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 11. D. 101. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. 318. Оп. 11. Д. 101).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 11. D. 184. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. 318. Оп. 11. Д. 184).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 11. D. 1151 [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. 318. Оп. 11. Д. 1151).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 11. D. 1152. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. 318. Оп. 11. Д. 1152).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 11. D. 1171. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. 318. Оп. 1171).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 12. D. 4. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. Р-318. Оп. 12. Д. 4).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 12. D. 7. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. Р-318. Оп. 12. Д. 7).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 12. D. 13. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. Р-318. Оп. 12. Д. 13).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 12. D. 32. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. Р-318. Оп. 12. Д. 32).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 12. D. 33. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб), Ф. Р-318. Оп. 12. Д. 33).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 12. D. 41. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. Р-318. Оп. 12. Д. 41).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 12. D. 46. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. Р-318. Оп. 12. Д. 46).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 12. D. 61. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. Р-318. Оп. 12. Д. 61).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 12. D. 73. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. Р-318. Оп. 12. Д. 73).

TsGANTD of SPb: Central State Archive of Scientific and Technical Documentation of St. Petersburg (Tsentralny gosudarstvenny arkhiv nauchno-tekhnicheskoy dokumentatsii Sankt-Peterburga). F. R-318. Op. 12. D. 76. [in Russian] (Центральный государственный архив научно-технической документации Санкт-Петербурга (ЦГАНТД СПб). Ф. Р-318. Оп. 12. Д. 76).

Vavilov N. I. Work of the USSR Institute of Plant Industry in the field of introduction of new plants (Rabota Vsesojuznogo instituta rastenievodstva v oblasti introdukcii novyh rastenij). *Jekonomicheskaja zhizn = Economic Life.* 1931;13/III(20). [in Russian] (Вавилов Н.И. Работа Всесоюзного института растениеводства в области интродукции новых растений. *Экономическая жизнь*, 1931;13/III(20).

Work in the USSR. 1926–1928: Diagrams. Moscow: VTsSPS; 1928. [in Russian] (Труд в СССР. 1926–1928 гг.: Диаграммы. Москва: ВЦСПС; 1928).

Информация об авторе

Елизавета Сергеевна Хаблова, студент II курса магистратуры, кафедра истории нового и новейшего времени, Институт истории, Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9, Университет Сорбонна, 75006 Франция, Париж, рю де л'Эколь де медсин, 21, samomamo@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-1468-9462

Information about the author

Elizaveta S. Khablova, second-year master degree student, Department of Modern and Contemporary History, Institute of History, St. Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russia, Sorbonne Université, 21 rue de l'École de médecine, Paris 75006, France, samomamo@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-1468-9462

Статья поступила в редакцию 25.08.2021; одобрена после рецензирования 15.02.2022; принята к публикации 01.03.2022.
The article was submitted on 25.08.2021; approved after reviewing on 15.02.2022; accepted for publication on 01.03.2022.

Кобылянский Владимир Дмитриевич (1928–2022)
Vladimir Dmitrievich Kobylansky (1928–2022)

Владимир Дмитриевич Кобылянский более полувека проработал в ВИР, занимаясь различными зерновыми культурами, прошел путь от младшего научного сотрудника до заведующего отделом и заместителя директора института. Он являлся видным исследователем в области сбора, изучения и использования генетических ресурсов растений, пользовался заслуженным авторитетом и уважением среди научной общественности в стране и за рубежом. Он был известным и признанным специалистом по ботанике, генетике и селекции зерновых культур, но наибольших успехов достиг, работая с рожью.

Научная деятельность Владимира Дмитриевича была посвящена решению наиболее актуальных проблем сельскохозяйственной биологии применительно к задачам селекции зерновых культур, его теоретические разработки легли в основу новой естественной системы и филогении рода *Secale* L., основанной на идеях Н. И. Вавилова о политипности видов.

Ему принадлежит концепция создания генетической коллекции растений – источников и доноров генов, контролирующих хозяйственно ценные признаки, используемые в селекции. Его заслугой стало первооткрытие генов, контролирующих цитоплазматическую мужскую стерильность (ЦМС) у ржи, а также разработка методов создания генетических систем ЦМС, пригодных для селекции гибридной ржи.

Кобылянский Владимир Дмитриевич являлся первооткрывателем гена доминантной короткостебельности у ржи и комплементарных рецессивных генов короткостебельности. В результате его сотрудничества с коллегами-иммунологами были выявлены и генетически идентифицированы первые олигогены, контролирующие устойчивость ржи к наиболее вредоносным патогенам – возбудителям бурой и стеблевой ржавчины, мучнистой росы и др. На основе созданных доноров генов устойчивости впервые были предложены стратегия и технологии селекции ржи на иммунитет.

Последнее время он усиленно работал над выведением практически новой зерновой культуры – кормовой ржи. При авторском участии Владимира Дмитриевича выведено и занесено в Государственные реестры России, Украины и Белоруссии более десятка сортов озимой короткостебельной ржи, среди которых сорта ‘Ильмень’, ‘Ника’, ‘Эстафета Татарстана’, ‘Эра’, ‘Снежана’, а также созданы сорта многоцелевого использования с пониженным содержанием водорастворимых пентозанов. Результаты его исследований опубликованы в сотнях научных статьях, в авторских свидетельствах на изобретения и монографиях. Много сил и времени Владимир Дмитриевич отдавал подготовке кадров, фактически создав школу селекционеров озимой ржи «Поиск и использование новых генов ценных признаков в разработке оригинальных технологий создания высокоурожайных неполегающих, зимостойких, устойчивых к болезням, адаптированных к условиям возделывания, с высокими пищевыми и кормовыми качествами зерна сортов озимой ржи». Отличительными чертами школы являются преемственность идей, научных подходов и традиций, формирование творческого коллектива единомышленников, комплексное решение актуальных научно-практических проблем современной биологической и сельскохозяйственной науки. Под его руководством подготовили и защитили диссертации 28 аспирантов и 5 докторов наук.

Владимир Дмитриевич Кобылянский был награжден многочисленными правительственными наградами и являлся «Заслуженным деятелем науки РФ». За научные достижения он был удостоен «Золотой медали имени Н. И. Вавилова» ВАСХНИЛ и премии имени Н. И. Вавилова в области биологических наук Правительства (СПб и СПбНЦ); за большой вклад в работу ВИР он был награжден медалью академика Н. И. Вавилова «За особые заслуги в деле сохранения Вавиловской коллекции мировых генетических ресурсов растений».

Среди научной общественности в стране и за рубежом Владимир Дмитриевич пользовался заслуженным авторитетом и уважением, своим примером учил нас делу преданного служения науке.

Светлая память о неутомимом труженике, подвижнике, талантливом ученом, преданном делу науки коллеге и верном соратнике будет всегда жить в наших сердцах.

ВИРОВЦЫ

**Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции /
Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding**

**Научный рецензируемый журнал /
Scientific Peer Reviewed Journal**

ISSN 2227-8834 (Print); ISSN 2619-0982 (Online)
4 выпуска в год (ежеквартально) / Publication frequency: quarterly
https://elpub.vir.nw.ru; e-mail: **trudyVIR@vir.nw.ru**

Языки: русский, английский / Languages: Russian, English
Индексируется в РИНЦ (НЭБ), Scopus, RSCI, DOAJ, AGRIS, входит в перечень изданий, публикации которых учитываются Высшей аттестационной комиссией России (ВАК РФ) при защите диссертаций на соискание ученых степеней кандидата и доктора наук / Indexed/abstracted by the Russian Science Citation Index on eLIBRARY.RU platform, Scopus, Russian Science Citation Index (RSCI) on the Web of Science platform, DOAJ, AGRIS, included in the list of publications recognized by the Russian Higher Attestation Commission (VAK RF) when candidade and doctoral dissertations are defended.

Открытый доступ к полным текстам / Open access to full texts
https://elpub.vir.nw.ru
http://www.vir.nw.ru/trudy
https://www.elibrary.ru/contents.asp?titleid=27909

Требования к статьям и правила рецензирования, электронный архив в открытом доступе и иная дополнительная информация размещены на сайте журнала **https://elpub.vir.nw.ru** / Full information for authors, reviewers, and readers (open access to electronic versions and subscription to print editions) can be found at **https://elpub.vir.nw.ru**

Прием статей через электронную редакцию на сайте журнала **https://elpub.vir.nw.ru**.
Предварительно необходимо зарегистрироваться как автору, затем в правом верхнем углу страницы выбрать «Отправить рукопись». После завершения загрузки материалов обязательно выбрать опцию «Отправить письмо», в этом случае редакция автоматически будет уведомлена о получении новой рукописи / Manuscripts are accepted via the online editing resource at the Journal's website **https://elpub.vir.nw.ru**. The sender needs to register as the author and select in the upper righthand corner "Send a manuscript". After the loading of the materials, the option "Send a letter" is to be chosen, so that the editors would be automatically informed that a new manuscript has been received.

Научный редактор: *Е.А. Соколова*
Корректура: *А.Г. Крылов*
Компьютерная верстка: *А.В. Иванов*

Адрес редакции:
Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42
Тел.: (812) 314-49-14; e-mail: trudyVIR@vir.nw.ru; i.kotielkina@vir.nw.ru

Почтовый адрес редакции
Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42, 44

Подписано в печать 25.03.2022. Формат 70×100$^{1}/_{8}$.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 33,75. Тираж 300 экз. Заказ № 376/1.

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» (ВИР),
редакционно-издательский сектор ВИР

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42

Отпечатано в типографии ООО «Р–КОПИ»
Россия, 190000, Санкт-Петербург, Россия, пер. Гривцова, 6Б