



Исследование мутагенного эффекта фосфемиды на ячмене

Н. В. Тетяников¹, Н. А. Боме²

¹ Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, Москва, Россия

² Тюменский государственный университет, Тюмень, Россия

Автор, ответственный за переписку: Николай Валерьевич Тетяников, tetyannikovnv@ya.ru

Актуальность. Метод индуцированного мутагенеза применяется с целью кратковременного повышения частоты мутаций, позволяющих с большей вероятностью получить растения, несущие новые аллели и ценные для селекции признаки. Поиск новых веществ, обладающих высокой мутагенной активностью, представляет интерес для развития мутационной селекции. Для ячменя таким мутагеном является фосфемид.

Материалы и методы. Полевые и лабораторные испытания проводились в 2016–2018 гг. Три генотипа ячменя были обработаны водным раствором препарата фосфемид в концентрациях 0,002% и 0,01%, экспозиция – 3 часа. Статистическая обработка экспериментальных данных проведена методами многофакторного дисперсионного анализа с использованием программного обеспечения Statistica 7. Для средних величин была рассчитана ошибка среднего (S_x). Достоверность различий ($P < 0.05$) определена при помощи t -критерия Стьюдента. Проведена оценка частоты мутаций (Mf), мутагенной результативности (ME) и эффективности (Me).

Результаты и заключение. Выявлено, что наибольший вклад в формирование полевой всхожести семян мутантных популяций в поколениях M_1 и M_2 вносил мутагенный фактор (20,36%), а также взаимодействие факторов «генотип × среда» (18,55%) и «мутаген × среда» (14,93%). Концентрация 0,01% отнесена к полулетальной для двух образцов. В поколении M_2 мутагенная результативность 0,002-процентной концентрации фосфемиды превышала 0,01-процентную более чем в 4 раза. Низкая концентрация была более эффективна и действенна для сорта 'Зерноградский 813' (17,43%) и образца Dz02-129 (12,04%). Для образца С.И. 10995 высокая концентрация фосфемиды оказалась более эффективной (29,66%), обеспечив высокую частоту мутаций (9,79%) на фоне относительно низкой летальности (33,00%). В спектре мутаций выделено 9 различных типов. В поколении M_3 отчетливое наследование изменений подтвердилось в 46,43% семей. Наибольшее число семей с подтвержденными изменениями отмечено у образца С.И. 10995 в опыте с более высокой концентрацией.

Ключевые слова: индуцированный мутагенез, мутант, зерновые культуры, частота мутаций, химический мутаген

Благодарности: исследования проводятся в рамках реализации государственного задания ФНЦ садоводства и питомниководства № 0432-2021-0003 «Сохранить, пополнить, изучить генетические коллекции сельскохозяйственных растений и создать репозитории плодовых и ягодных культур, заложенные свободными от вредоносных вирусов растениями».

Авторы выражают благодарность главному специалисту Л. И. Вайсфельд за оказание методических консультаций при использовании фосфемиды в лабораторных исследованиях.

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

Для цитирования: Тетяников Н.В., Боме Н.А. Исследование мутагенного эффекта фосфемиды на ячмене. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(4):141-151. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-4-141-151

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2022-4-141-151

Studies on mutagenic effect of phosphemide in barley

Nikolay V. Tetyannikov¹, Nina A. Bome²¹ Federal Horticultural Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, Moscow, Russia² University of Tyumen, Tyumen, Russia**Corresponding author:** Nikolay V. Tetyannikov, tetyannikovnv@ya.ru

Background. The method of induced mutagenesis is used to temporarily increase the frequency of mutations, allowing a higher probability of obtaining plants with new alleles and traits valuable for breeding. The search for new agents with high mutagenic activity is of particular interest for the development of mutational breeding. A new mutagen for barley is phosphemide.

Materials and methods. Field and laboratory studies were conducted in 2016–2018. Three barley genotypes were treated with an aqueous solution of phosphemide at two concentrations: 0.002% and 0.01%, exposure: 3 hours. Experimental data were statistically processed by the analysis of variance (ANOVA) using Statistica 7. The error of the mean (S_x) was calculated for the mean values. Significance of differences ($P < 0.05$) was determined by Student's *t*-test. Mutation frequency (Mf), mutagenic effectiveness (ME), and efficiency (Me) were assessed.

Results and conclusion. It was found that the greatest contribution to formation of field seed germination of mutant populations in M_1 and M_2 generations was made by the mutagenic factor (20,36%) and interaction of the genotype × environment (18,55%) and mutagen × environment factors (14,93%). The concentration of 0.01% was recognized as semi-lethal for two accessions. In the M_2 generation, the mutagenic effectiveness of the 0.002% phosphemide concentration exceeded that of 0.01% more than 4 times. The low concentration was more effective for cv. 'Zernogradsky 813' (17.43%) and accession Dz02-129 (12.04%). For C.I. 10995, a higher concentration of phosphemide had greater effect (29.66%) providing a high mutation frequency (9.79%) against a relatively low lethality (33.00%). Nine different types were identified in the mutation spectrum. In M_3 generation, distinct inheritance of the changes was confirmed in 46.43% of families. The highest number of families with confirmed changes was recorded for C.I. 10995 in the experiment with a higher concentration.

Keywords: induced mutagenesis, mutant, cereals, mutation frequency, chemical mutagen

Acknowledgements: the research is carried out within the framework of the state task assigned to the Federal Horticultural Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, No. 0432-2021-0003 "Preserve, replenish, and study genetic collections of agricultural plants and establish repositories of fruit and berry crops planted free of viruses".

The authors are grateful to L. I. Weisfeld, Chief Expert, for providing methodological advice in the use of phosphemide in laboratory studies.

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

For citation: Tetyannikov N.V., Bome N.A. Studies on mutagenic effect of phosphemide in barley. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(4):141-151. DOI: 10.30901/2227-8834-2022-4-141-151

Введение

В условиях растущего влияния контрастности факторов окружающей среды и глобально меняющегося климата минимизация действия абиотических и биотических стрессов представляется важным условием для оптимального развития растений и получения высококачественной продукции. Вместе с тем в научном сообществе широко обсуждается проблема генетической эрозии, возникающая в результате вовлечения в селекционную работу ограниченного числа генотипов, что приводит к сужению генетического разнообразия в возделываемых сортах и утрате отдельных генов или комбинаций генов устойчивости к стрессовым факторам (Second Global Plan..., 2011). Эти процессы обуславливают необходимость создания, поиска и привлечения генетически разнообразного материала в селекционный процесс (Megersa, 2014). Основополагающую роль в адаптации к отрицательному воздействию факторов окружающей среды играет генетическая изменчивость (Cattivelli et al., 2010).

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) – одна из важнейших зерновых культур во всем мире. В селекции ячменя наиболее эффективным способом повышения урожайности и устойчивости к стрессовым факторам является повышение адаптивного потенциала растений за счет внедрения в селекционный процесс генетически разнообразного исходного материала (Kumar et al., 2020). Одним из действенных методов создания нового исходного материала и расширения генетического разнообразия растений является индуцированный мутагенез.

Встречающееся в природе разнообразие растений представляет собой результат хронологических спонтанных мутаций, образовавшихся путем генотипической рекомбинации в популяциях, в условиях стрессового взаимодействия с факторами окружающей среды (Saini et al., 2020). Для искусственного кратковременного повышения частоты мутаций в организме применяются различные физические или химические мутагены. Они позволяют с большей вероятностью получить растения, несущие аллели и признаки, представляющие практическую ценность и экономическую значимость (Jain, 2010). Метод индуцированного мутагенеза считается действенным средством генетической реконструкции сельскохозяйственных растений (Raina et al., 2016; Saravanan, Sabsan, 2019).

Использование мутагенных агентов обеспечивает расширение генетической изменчивости количественных признаков растений за счет образования новых аллелей путем точечных (изменение нуклеотидной последовательности ДНК), хромосомных (инверсия, транслокация, дупликация, делеция) или геномных (полиплоидия, анеуплоидия и гаплоидия) мутаций (Oladosu et al., 2016). При этом наиболее значимые изменения наблюдаются в улучшении адаптивных, продуктивных, качественных характеристик растений (Jankowicz-Cieslak, 2016; Prasad et al., 2022).

На сегодняшний момент существует большое число как физических, так и химических мутагенов, эффективность которых оценивается способностью индуцировать высокую частоту полезных мутаций при минимальном биологическом ущербе (Rapport, 1966; Kodum, Afza 2003). В настоящее время развитие мутационной селекции связано с поиском новых агентов, обладающих высокой мутагенной активностью, и изучением специфичности их действия на различные сельскохозяйственные

культуры. Для ячменя одним из таких мутагенов является фосфемид (ди-(этиленимид)-пиримидил-2-амидофосфорной кислоты).

Фосфемид является алкилирующим соединением, производным этиленимином (Weisfeld et al., 2016). Первые работы по изучению цитогенетического эффекта препарата были проведены в 60–70-е годы прошлого века (Chernov et al., 1963; Chernov, 1964; Weisfeld, 1965). Результаты исследований Л. И. Вайсфельд продемонстрировали ингибирующее действие фосфемиды на митотическую активность клеток, а также зависимость частоты хромосомных перестроек от концентраций препарата. При этом очень высокие концентрации способствовали разрушению веретена деления и фрагментации хромосом. Было сделано предположение о взаимодействии фосфемиды с белками посредством этилениминных групп и возможном включении в структуру хромосом во время синтеза ДНК благодаря пиримидиновому основанию (Weisfeld, 1965, 2014). Современные исследования влияния фосфемиды на генотипическую изменчивость хозяйственно ценных признаков культурных растений начались после синтеза препарата в 2014 г. Объектом исследования служили сорта озимой и яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) (Bome, 2014; Ripberger, Bome, 2014).

Выявленный мутагенный эффект препарата открыл возможность его использования в расширении генетического разнообразия растений и создании нового исходного материала для практической селекции. Ранее на ячмене фосфемид не применялся, в связи с чем целью данного исследования явилось изучение специфичности действия мутагена и проведение оценки его результативности и эффективности по частоте и спектру мутаций.

Материал и методы исследования

Растительный материал

Объектом исследования послужили три образца ячменя, полученные из мировой коллекции ВИР: 'Зерноградский 813' (к-30453, Россия, var. *erectum*), относящийся к подвиду двурядного ячменя subsp. *distichon* L., и образцы Dz02-129 (к-22934, Эфиопия, var. *nigripallidum*), С.1. 10995 (к-30630, Перу, var. *sinicum*) – подвид многорядного (син. шестирядного) ячменя subsp. *vulgare*. Отобранные генотипы различались по ботанической и географической принадлежности, имели различия в рядности колоса, характере остей, окраске зерновки, а также по результатам предварительной полевой оценки характеризовались как достоинствами, так и недостатками в проявлении количественных признаков и биологических свойств.

Методика обработки мутагеном

Для обработки мутагеном брали по 300 зерен каждого образца ячменя (M_0). Сухие зерна обрабатывали водным раствором препарата фосфемид в концентрациях 0,002% ($2 \cdot 10^{-3}M$) и 0,01% ($1 \cdot 10^{-2}M$), экспозиция составила три часа, после чего промывали их в проточной воде в течение 40 мин. В качестве контроля использовали зерна, выдержанные в дистиллированной воде. Семена высушивались и сразу же высевались на экспериментальном участке. Обработка выполнена в соответствии с методическими указаниями (Weisfeld, 2016).

Полевые исследования

Закладка опыта проводилась в 2016–2018 гг. на экспериментальном участке Тюменского государственного университета. Посев, учеты и наблюдения выполнены

в соответствии с методикой полевого опыта (Dospekhov, 2014) и методикой возделывания и использования индуцированных мутантов (Enken, 1967). Для получения первого поколения (M_1) посев осуществляли по 25 зерен в 4-кратной повторности для каждого варианта. Длина рядка учетной делянки – 1 м, число рядков – 2, междурядье – 15 см, глубина посева – 5-6 см, расстояние между растениями в рядке – 10 см. Растения M_1 убраны индивидуально. Посев второго поколения (M_2) проводили семьями по 20 зерен в каждой. Семья представляет собой потомство колосьев с растений M_1 . Всего высеяно 286 семей. Путем визуальных наблюдений и описания растений M_2 в процессе их вегетации были отобраны измененные по морфологическим признакам и биологическим свойствам формы в контрольных и обработанных мутагеном популяциях сортов. На третье поколение (M_3) высевали семьи по 20 зерен в каждой, собранные с растений второго поколения, имеющие фенотипические отклонения от исходного образца. Всего высеяно 112 семей. В третьем поколении учитывали семьи, в которых четко наследовался измененный признак.

Статистический анализ

Статистическая обработка экспериментальных данных проведена методами многофакторного дисперсионного анализа с использованием программного обеспечения Statistica 7. Для средних величин была рассчитана ошибка среднего (S_x). Достоверность различий ($P < 0.05$) определена при помощи t -критерия Стьюдента. Частоту мутаций (Mf), мутагенную результативность (ME) и эффективность (Me) оценивали на основе расчетов С. Ф. Копзак et al. (1965).

$$\text{Частота мутаций (Mf)} = \frac{PM}{OP} \times 100$$

$$\text{Мутагенная результативность (ME)} = \frac{Mf}{C \times T}$$

$$\text{Мутагенная эффективность (Me)} = \frac{Mf}{L} \times 100,$$

где Mf – частота мутаций, %; PM – число растений с жизнеспособными мутациями, шт.; OP – общее число проанализированных растений, шт.; C – концентрация мутагена, mM; T – время обработки, час; L – процент летальности в поколении M_1 .

Результаты и обсуждение

Под влиянием мутагенной обработки нередко наблюдается угнетение клеточного деления верхушечной и корневой меристемы, что приводит к замедлению ростовых процессов и поздней гибели проростков или же полной неспособности семян к прорастанию (Enken, 1967; Khan et al., 2009). Чувствительность к мутагенному фактору может определяться как видовыми, так и генотипическими особенностями организмов. Одним из показателей, по которому устанавливается степень повреждающего эффекта мутагена, является полевая всхожесть семян.

В первом поколении наибольшее угнетение ростовых процессов отмечено у сорта 'Зерноградский 813' при концентрации 0,01%: снижение всхожести в сравнении с контролем наблюдалось почти в три раза (рис. 1). Такой же эффект был обнаружен у образца Dz02-129 в варианте опыта с более высокой концентрацией. В то же время образец С.І. 10995 не имел достоверных различий по полевой всхожести семян между опытными вариантами и контролем, что говорит о его меньшей чувствительности к мутагенному фактору. Выживаемость контрольных

растений в M_1 составила 83,31–94,34%, в то время как в вариантах опыта с мутагеном – 89,87–100,00%. Предполагается, что наибольшая частота мутаций в поколении M_2 наблюдается при концентрациях мутагена, обеспечивающих выживаемость растений в M_1 на уровне 80–100% (Zoz, 1966).

Во втором поколении общая тенденция к снижению полевой всхожести семян в опытных вариантах сохранилась. Достоверное снижение наблюдалось у сорта 'Зерноградский 813' при концентрации 0,002% и у образца С.І. 10995 при двух концентрациях. В поколении M_3 в опытных вариантах с мутагеном отмечено статистически значимое увеличение всхожести у сорта 'Зерноградский 813' при концентрации 0,002% (на 20,88%), у образцов Dz02-129 и С.І. 10995 – при двух концентрациях (на 18,65–22,87%). Полученные данные позволяют предположить, что повреждающий эффект мутагена наиболее активно проявляется в поколении M_1 , и менее – в M_2 . В последующих поколениях в результате жесткого отбора под действием мутагена наблюдается повышение устойчивости мутантных растений к стресс-факторам.

Оценку значимости и вклада мутагенного фактора в формирование полевой всхожести семян ячменя определяли путем многофакторного дисперсионного анализа. Под фактором «генотип» понимали генетические особенности каждого из изученных коллекционных образцов ячменя. Под фактором «мутаген» рассматривались применяемые концентрации химического мутагена. Фактор «окружающая среда» отражает метеорологические особенности (среднесуточная температура воздуха, количество выпавших осадков) в период роста и развития растений. Наибольший вклад в формирование рассматриваемого признака вносил мутагенный фактор (20,36%), а также взаимодействие факторов «генотип × среда» (18,55%) и «мутаген × среда» (14,93%) (табл. 1).

Меньший эффект отмечен от генотипических особенностей ячменя (9,44%), а также совместного взаимодействия трех факторов (5,67%). Наличие достоверных эффектов мутагенного фактора, а также его взаимодействия с другими факторами подтверждается статистически достоверной значимостью ($F_{\text{факт.}} > F_{\text{теор.}}$).

Основными показателями, определяющими генетическую активность и эффективность мутагенов, является частота и спектр мутаций. Как правило, частота спонтанных мутаций очень низкая и в среднем составляет 10^{-5} – 10^{-6} событий на локус в поколении (Jansson, Orsahl-Ferstad, 2003; Bhat et al., 2019). В зависимости от используемого мутагена, его концентрации/дозы и экспозиции, сорта и культуры, частота индуцированных мутаций может превышать частоту мутаций естественного возникновения в десятки или сотни раз.

В нашем исследовании видимых изменений в поколении M_1 не наблюдалось. Посев второго поколения проводили семьями (потомство отдельных растений, полученных в M_1). Всего в M_2 было высеяно 286 семей. В опытных вариантах по трем образцам проанализировано 280 семей; если переводить рассматриваемые значения на количество растений, то в семьях опытных вариантов проанализировано 2870 растений. С видимыми изменениями выделено 112 семей, или 217 растений. Суммарная частота мутаций в варианте с меньшей концентрацией составила 6,92%, с высокой – 8,21% (табл. 2).

Мутагенная результативность и эффективность являются важными показателями, отражающими успешность применяемого мутагена для определенной культу-

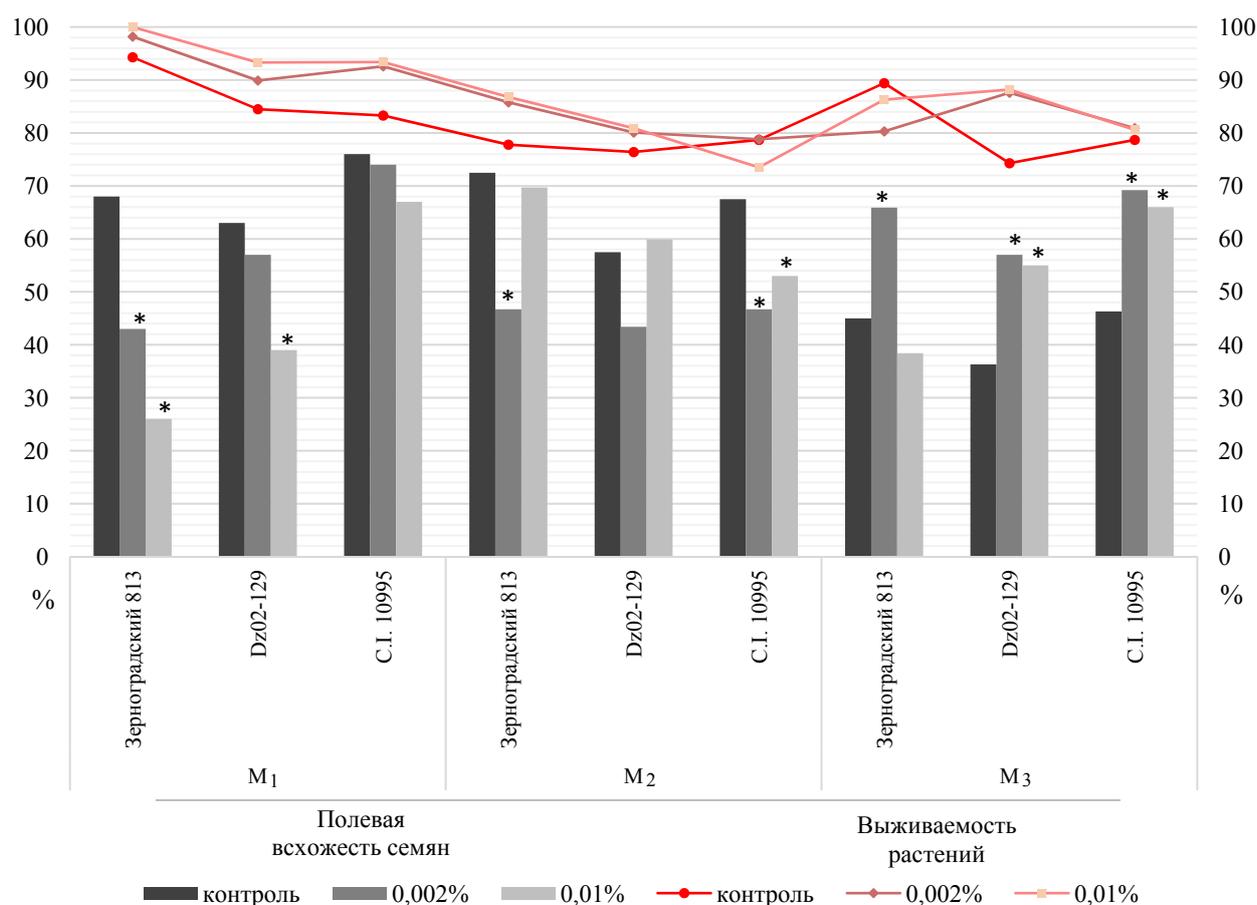


Рис. 1. Влияние мутагена на полевую всхожесть семян и выживаемость растений ячменя в поколениях M_1 , M_2 , M_3 (различия с контролем достоверны при $P < 0,05$)

Fig. 1. Effect of the mutagen on field seed germination and survival of barley plants in the M_1 , M_2 and M_3 generations (differences with the control are significant at $P < 0.05$)

Таблица 1. Вклад факторов и их взаимодействия в формирование полевой всхожести семян в поколениях M_1 и M_2
Table 1. Contribution of the factors and their interaction to field seed germination in the M_1 and M_2 generations

| Источник варьирования | df | mS | F _{факт.} | P-Значение |
|-----------------------------|----|---------|--------------------|------------|
| Фактор C_A (генотип) | 2 | 863,87 | 9,24* | 0,0004 |
| Фактор C_B (мутаген) | 2 | 1863,40 | 19,93* | 0,0000 |
| Фактор C_C (среда) | 1 | 4,55 | 0,05 | 0,8262 |
| $C_A \times C_B$ | 4 | 158,47 | 1,70 | 0,1646 |
| $C_A \times C_C$ | 2 | 1697,67 | 18,16* | 0,0000 |
| $C_B \times C_C$ | 2 | 1366,7 | 14,62* | 0,0000 |
| $C_A \times C_B \times C_C$ | 4 | 259,37 | 2,77* | 0,0360 |
| Неучтенный фактор C_z | 54 | 93,48 | - | - |

Примечание: df – степень свободы; mS – средний квадрат; * $P < 0,05$

Note: df – degrees of freedom; mS – mean squares; * $P < 0.05$

Таблица 2. Частота мутаций, мутагенная результативность и эффективность фосфемиды в поколении M_2
Table 2. Mutation frequency, mutagenic effectiveness and efficiency of phosphemide in the M_2 generation

| Вариант опыта | Число изученных, шт. | | Число выделенных, шт. | | Mf, % | ME, % | L, % | Me, % |
|---------------|----------------------|-------|-----------------------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | растений | семей | растений | семей | | | | |
| 0,002% | 1445 | 160 | 100 | 60 | 6,92 | 1,15 | 42,00 | 16,48 |
| 0,01% | 1425 | 120 | 117 | 52 | 8,21 | 0,27 | 56,00 | 14,66 |
| Σ мутаген | 2870 | 280 | 217 | 112 | 7,56 | - | - | - |

Примечание: Mf – частота мутаций, ME – мутагенная результативность, L – процент летальности, Me – мутагенная эффективность

Note: Mf – mutation frequency, ME – mutation effectiveness, L – lethality percentage, Me – mutation efficiency

ры и конкретного генотипа. Под результативностью понимается мера частоты индуцированных мутаций на единицу дозы/концентрации мутагена. Эффективность же показывает отношение частоты мутаций к биологическому ущербу, полученному от мутагенной обработки в M_1 (повреждение всходов, стерильность пыльцы, летальность) (Majhi, Mogali, 2020).

кая концентрация фосфемиды оказалась более эффективной (29,66%), обеспечив высокую частоту мутаций на фоне относительно низкой летальности (33,00%). Частота жизнеспособных мутаций у сорта 'Зерноградский 813' зарегистрирована на уровне 8,03–9,94%; у образцов Dz02-129 – 5,18–5,93%; у С.И. 10995 – 6,20–9,79% (табл. 3).

Таблица 3. Частота мутаций у различных генотипов ячменя, мутагенная результативность и эффективность фосфемиды в поколении M_2
Table 3. Mutagenic frequency in different barley genotypes, effectiveness and efficiency of phosphemide in the M_2 generation

| Вариант опыта | Число изученных растений, шт. | Число выделенных растений, шт. | Mf, % | ME, % | L, % | Me, % |
|--------------------------|-------------------------------|--------------------------------|-------|-------|-------|-------|
| Зерноградский 813 | | | | | | |
| 0,002% | 392 | 39 | 9,94 | 1,66 | 57,00 | 17,43 |
| 0,01% | 361 | 29 | 8,03 | 0,27 | 74,00 | 10,85 |
| Dz02-129 | | | | | | |
| 0,002% | 424 | 22 | 5,18 | 0,86 | 43,00 | 12,04 |
| 0,01% | 421 | 25 | 5,93 | 0,20 | 61,00 | 9,72 |
| С.И. 10995 | | | | | | |
| 0,002% | 629 | 39 | 6,20 | 1,03 | 26,00 | 23,84 |
| 0,01% | 643 | 63 | 9,79 | 0,33 | 33,00 | 29,66 |

Примечание: расшифровка обозначений приведена в таблице 2

Note: see the note to Table 2 for the list of abbreviations

Расчет мутагенной результативности позволил установить, что применяемая 0,002-процентная концентрация мутагена превышала 0,01-процентную более чем в четыре раза. Как видно из таблицы 2, процент летальности в варианте опыта с большей концентрацией был выше (56,00%), что отразилось на снижении общей эффективности (14,66%).

Рассматривая действие мутагена для каждого образца в частности, наблюдалась общая тенденция к снижению мутагенной результативности с увеличением концентрации. Низкая концентрация была более эффективна и действенна для сорта 'Зерноградский 813' (17,43%) и образца Dz02-129 (12,04%), поскольку высокая концентрация способствовала повышению процента летальности, в среднем на 17–18%. Для образца С.И. 10995 высо-

кое действие химических мутагенов на различные культуры неодинаково, в связи с чем важно иметь информацию о специфичности действия используемого вещества и спектре индуцируемых мутаций при различных концентрациях, позволяющих отбирать нужные формы начиная с поколения M_1 (Pathirana, 2021). Мутации, возникающие под действием фосфемиды, были разнообразны как по характеру проявления, так и по частоте встречаемости различных типов мутантов, однако общий спектр изменений для двух концентраций фосфемиды был одинаков. Обнаруженные нами типы мутантов затрагивали стебель, листья, колос, физиологические показатели роста и развития, встречались системные мутации. Спектр изменений, отклоняющихся от контроля, во втором поколении был достаточно широким: раннеспелые и позд-

неспелые формы, крупнокосые, с изменением разновидности, окраски колоса и остей; выделены растения, у которых отмечено изменение в строении колоса (булавовидность, ветвистость, искривления остей, фурук и выступа колосового стержня). Также отмечены низкорослые, устойчивые к полеганию растения, с восковым налетом на стебле. Некоторые из обнаруженных мутаций представлены на рисунке 2.

Частота встречаемости мутантов при 0,01% уменьшалась в следующем порядке: РС (50,40%) > ИР (20,00%) > КР (17,60%) > ИСК (4,00%) > УП (2,40%) > ОКР (2,40%) > ПС (1,60%) > НР (0,80%) > ВН (0,80%). Высокая доза мутагена способствовала процентному повышению крупных мутаций, затрагивающих структуру колоса.

За фенотипическое проявление морфологических признаков ячменя отвечают гены или группы генов, ал-



Рис. 2. Мутации ячменя, наблюдаемые в поколении M_2 :

a – изменение интенсивности черной окраски колоса; **b** – образование остей у фурукатного генотипа; **c** – изменение расположения колосков в колосе (ветвистость); **d** – низкорослые мутанты; **e** – курчавый колос; **f** – раннее колошение

Fig. 2. Barley mutations observed in the M_2 generation:

a – change in the intensity of black color of the spike; **b** – formation of awns in the hooded genotype; **c** – change in spikelet arrangement on the spike (branching); **d** – dwarf mutants; **e** – curly spike; **f** – early earing

Всего зарегистрировано 266 фенотипических изменений. Были выделены множественные мутанты, относящиеся к разным типам. Так, например, нередко ранне-спелость сочеталась с крупным колосом или черная окраска колоса сопровождалась высокой устойчивостью к полеганию и восковым налетом на солоmine. Наибольшее число видимых мутаций обнаружено в варианте с концентрацией мутагена 0,002% – 141 шт., с концентрацией 0,01% – 125 шт. (табл. 4).

Порядок частоты встречаемости различных типов мутантов при концентрации фосфемиды 0,002% выглядит следующим образом: КР (32,62%) > РС (19,14%) > УП (13,48%) > ВН (10,64%) > ОКР (9,93%) > ИСК (7,80%) > НР (4,26%) > ИР (1,42%) > ПС (0,71%).

лельное состояние которых определяет тот или иной вариант (Søgaard et al., 1987). Рассматривая мутабельность изучаемых образцов, следует отметить специфичность в индуцировании типов мутаций. Наибольшая доля изменений у сорта 'Зерноградский 813' приходится на ранне-спелые (34,72%) и крупнокосые (36,11%) мутанты. Различными изменениями в строении колоса характеризовались 12 растений из 10 семей. Доля низкорослых и позднеспелых мутантов составила 9,72 и 2,78% соответственно (табл. 5).

У образца из Эфиопии выявленные множественные мутанты отчетливо выделялись на фоне неизмененных растений, характеризуясь комплексом таких признаков, как высокая устойчивость к полеганию, сильное проявление

Таблица 4. Спектр мутаций ячменя в поколении M_2 при различных концентрациях фосфемид
Table 4. Mutation spectrum of barley in the M_2 generation at different concentrations of phosphemide

| Вариант опыта | Всего мутантов, шт. | Частота встречаемости различных типов мутантов, % | | | | | | | | |
|---------------|---------------------|---------------------------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|-------------|-------------|--------------|
| | | РС | ПС | НР | УП | ВН | КР | ОКР | ИСК | ИР |
| 0,002% | 141 | 19,14 | 0,71 | 4,26 | 13,48 | 10,64 | 32,62 | 9,93 | 7,80 | 1,42 |
| 0,01% | 125 | 50,40 | 1,60 | 0,80 | 2,40 | 0,80 | 17,60 | 2,40 | 4,00 | 20,00 |
| Всего | 266 | 33,83 | 1,13 | 2,63 | 8,27 | 6,02 | 25,56 | 6,39 | 6,02 | 10,15 |

Примечание: РС – раннеспелый; ПС – позднеспелый; НР – низкорослый; УП – устойчивый к полеганию; ВН – с восковым налетом на стебле; КР – крупноколосый; ОКР – изменение окраски колоса; ИСК – изменение в строении колоса; ИР – изменение разновидности колоса

Note: PC – early-ripening; PS – late-ripening; NP – semi-dwarf; UP – lodging-resistant; VN – with a wax coating on the stem; KP – large spike; OKP – change in the spike color; ISK – change in the spike structure; IR – change in the ear type

Таблица 5. Мутабельность изучаемых генотипов ячменя в поколении M_2
Table 5. Mutability of the studied barley genotypes in the M_2 generation

| Вариант опыта | Частота встречаемости различных типов мутантов, % | | | | | | | | |
|-------------------|---------------------------------------------------|------|------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | РС | ПС | НР | УП | ВН | КР | ОКР | ИСК | ИР |
| Зерноградский 813 | 34,72 | 2,78 | 9,72 | – | – | 36,11 | – | 16,67 | – |
| Dz02-129 | 20,59 | 1,47 | – | 23,53 | 22,06 | 10,29 | 22,06 | – | – |
| С.І. 10995 | 32,18 | – | – | 8,04 | – | 29,89 | – | – | 29,89 |

Примечание: расшифровка обозначений приведена в таблице 4

Note: see the note to Table 4 for the list of abbreviations

ние воскового налета на солоmine, а также изменение интенсивности черной окраски зерновок и остей. Кроме того, были выделены типы мутаций, затрагивающие изменение сроков вегетации (20,59%), формирование крупных колосьев (10,29%), а также позднеспелые формы (1,47%). По литературным источникам известно, что меланиновые пигменты, придающие черную окраску колосу, играют важную роль в адаптации к биотическому и абиотическому стрессу (Long et al., 2019). Образование данного цвета контролируется геном *Blp1*, доминантные аллели которого *Blp1.b* (*B*), *Blp1.Mb* (*B^{mb}*), *Blp1.g* (*B^g*) определяют насыщенный черный, темный и серый цвет зерновки (Shoeva et al., 2018). Вероятно, в нашем исследовании, применение фосфемид индуцировало мутации, затрагивающие данный ген, что стало причиной изменения комплекса признаков, что дает основание полагать о возможном плейотропном действии данного гена. В литературе отмечается возможная связь локуса *Blp1* с массой 1000 зерен и шириной зерновок (Shoeva et al., 2021).

Фуркатный образец С.І. 10995 имел четыре типа мутаций. Большую часть изменений занимают раннеспелые (32,18%), крупноколосые (29,89%) и с изменением разновидности колоса (28,89%). Меньший процент приходится на устойчивые к полеганию – 8,04%. Заставляет обратить на себя внимание тот факт, что в спектре видимых мутаций только у данного образца на 26 растениях в 13 семьях обнаружены мутанты с отличающейся от исходной разновидности, из которых большая доля обнаружена в варианте с высокой концентрацией мутагена (0,01%). В частности, нами были обнаружены остистые многорядные и двурядные формы ячменя. В литературных источниках имеются сведения, согласно которым фуркатность ячменя определяется геном *Kar1* (*K*), явля-

ясь доминирующим признаком над остистостью, контролируемой группой генов *lks*, и безостостью, связанной с геном *Lks1* (Müller et al., 1995; Huang et al., 2021). Для проявления фуркатности необходимо наличие двух доминантных генов, указывающих на их комплементарный эффект или рецессивный эпистаз нормальной ости над фуркатностью (Woodward, Rasmussen, 1957; Huang et al., 2021). Образование фенотипа с остями может быть обусловлено произошедшей мутацией в пределах данного гена.

Один из полученных нами мутантов, помимо изменения остистости, характеризовался изменением рядности колоса. Известно, что группа генов *Vrs* и выявленные локусы связаны с полным или частичным изменением фертильности боковых колосков, рецессивные аллели которых могут независимо влиять на преобразование двурядного колоса в многорядный (Bull et al., 2017). Главным геном, отвечающим за латеральную фертильность и соответственно рядность колоса ячменя, является *Vrs1*. В нормальном, функционирующем состоянии данный ген обеспечивает проявление фенотипа с двурядным колосом. Проявление многорядного колоса объясняется мутацией в работе данного гена *vrs1* (Alqudah et al., 2016). Как показало наше исследование, фосфемид способен вызывать сильные структурные изменения ячменя посредством мутаций, затрагивающих гены, связанные с важными морфологическими признаками ячменя. В зависимости от генотипа, низкая или высокая концентрация мутагена повышают частоту проявления того или иного типа мутаций.

Подтверждение рецессивных мутаций и наследуемости измененных признаков, выделенных в M_2 , проводится на основе посева третьего поколения. При этом неред-

ко в M_3 могут возникать новые мутации, но с меньшей частотой (Ingelbrecht et al., 2018). Отчетливое наследование изменений, выявленных в M_2 , подтвердилось в 52 семьях из 112 изученных в поколении M_3 , что составило 46,43% (табл. 6).

результатам трехлетней оценки мутантов планируется выделить и размножить лучшие высокопродуктивные и высокоадаптивные линии для дальнейшего изучения в контрольном питомнике, малом и конкурсном сортоиспытании.

Таблица 6. Число семей с подтвержденными и новыми мутациями в поколении M_3
Table 6. Number of families with confirmed and new mutations in the M_3 generation

| Вариант опыта | Число семей с изменениями, шт. | | | | | |
|-------------------|--------------------------------|-------|----------------------|-------|------------------------------|-------|
| | выделено в M_2 | | подтверждено в M_3 | | с новыми изменениями в M_3 | |
| | 0,002% | 0,01% | 0,002% | 0,01% | 0,002% | 0,01% |
| Зерноградский 813 | 23 | 17 | 4 | 3 | 6 | - |
| Dz02-129 | 12 | 11 | 5 | 9 | 9 | 8 |
| С.І. 10995 | 25 | 24 | 9 | 22 | 15 | 16 |
| Всего | 60 | 52 | 18 | 34 | 30 | 24 |

Наибольшее число семей с подтвержденными изменениями по признакам устойчивости к полеганию, раннеспелости, остистости и рядности колоса отмечено у образца С.І. 10995 в опыте с более высокой концентрацией – 22 шт., или 91,66%. Минимальный процент семей с подтвержденными мутациями по признакам раннеспелости и крупности колоса (17,39–17,64%) наблюдался у сорта ‘Зерноградский 813’ в двух вариантах опыта. У образца Dz02-129 из Эфиопии общее число семей с наследуемыми изменениями составило 5 и 9 шт., или 41,66 и 81,81% соответственно; при этом выделенные в M_2 множественные мутанты с изменениями окраски колоса, интенсивности воскового налета и устойчивости к полеганию сохранили данный комплекс признаков в последующих поколениях. Общее число семей с изменениями по опыту с концентрацией 0,002% составило 18 шт. (30,00%), с 0,01% – 34 шт. (65,38%). Модификационная изменчивость чаще проявлялась по таким признакам, как ранние сроки созревания, крупный колос, изменения в строении колоса (булавовидность, ветвистость). Признаки низкорослости и позднеспелости в M_3 также не подтвердились. В семьях с крупными мутациями, помимо оценки на константность, проводили отбор новых ценных мутантов в семьях с расщеплением. Так, в 54 семьях поколения M_3 обнаружены растения, отличающиеся от отобранных в поколении M_2 по таким признакам, как раннеспелость, устойчивость к полеганию, а также в трех семьях образца С.І. 10995 наблюдали выщепление остистых многорядных форм.

В последующих поколениях при проведении экологического испытания перспективных мутантов в Центральном регионе РФ (Московская обл.) на опытном поле отделения генофонда и биоресурсов растений ФНЦ садоводства и питомниководства закрепленные признаки передавались по наследству, новых семей с расщеплением не обнаружено. Проведенная комплексная оценка (2020 и 2021 г.) показала, что мутантные растения Тюменской репродукции поколения M_5 , а также местной репродукции поколения M_6 продемонстрировали хорошие адаптивные свойства и высокий биологический потенциал. Были отмечены мутанты, превышающие исходные образцы по полевой всхожести семян, устойчивости к полеганию, а также по ряду элементов продуктивности. По

Заклучение

Таким образом, изученный мутагенный эффект фосфемиды демонстрирует перспективность использования данного препарата для индуцирования полезных мутаций и расширения генетического разнообразия растений. Полученные результаты показывают генотипическую специфичность в проявлении частоты и спектра мутаций. Обработка мутагеном в двух концентрациях способствовала получению девяти различных типов мутаций, представляющих практический интерес в улучшении ценных признаков ячменя.

Оценка повреждающего эффекта мутагена показала, что наиболее активное угнетение ростовых процессов в опытных вариантах приходится на первое поколение. Концентрация фосфемиды 0,01% отнесена к полулетальной для сорта ‘Зерноградский 813’ и образца Dz02-129, в то время как у образца С.І. 10995 не выявлено достоверных различий с контрольным вариантом (семена, выдержанные в дистиллированной воде). Наибольший вклад в формирование полевой всхожести семян мутантных популяций в M_1 и M_2 вносил мутагенный фактор (20,36%), а также взаимодействие факторов «генотип × среда» (18,55%) и «мутаген × среда» (14,93%).

Самая высокая частота мутаций обнаружена у сорта ‘Зерноградский 813’ в опыте с концентрацией 0,002% – 9,94% и у образца С.І. 10995 при концентрации 0,01% – 9,79%; у образца Dz02-129 она находилась в пределах 5,18–5,93% при двух концентрациях.

Мутагенная результативность применяемой 0,002-процентной концентрации фосфемиды на ячмене превышала 0,01-процентную концентрацию в четыре раза. Низкая концентрация была более эффективна и действительна для сорта ‘Зерноградский 813’ (17,43%) и образца Dz02-129 (12,04%). Для образца С.І. 10995 высокая концентрация фосфемиды оказалась более эффективной (29,66%), обеспечив высокую частоту мутаций на фоне относительно низкой летальности.

В поколении M_3 отчетливое наследование изменений, выявленных в поколении M_2 , подтвердилось в 52 семьях, что составило 46,43%. Наибольшее число семей с подтвержденными изменениями отмечено у образца С.І. 10995 в опыте с более высокой концентрацией фосфемиды.

References / Литература

- Alqudah A.M., Koppolu R., Wolde G.M., Graner A., Schnurbusch T. The genetic architecture of barley plant stature. *Frontiers in Genetics*. 2016;7:117. DOI: 10.3389/fgene.2016.00117
- Bhat T.A., Gulfishan M., Zahid M.T. Induced Mutagenesis. In: *Mutagenesis and Cytotoxicity: A review*. Saarbrücken: LAP LAMBERT Academic Publishing; 2019. p.11-22.
- Bome N.A. Reaction of winter wheat accessions in the M₁ generation to seed treatment with chemical mutagens (Реакция образцов озимой мягкой пшеницы в M₁ на обработку семян химическими мутагенами). *Natural and Technical Sciences*. 2014;11-12(78):126-129. [in Russian] (Боме Н.А. Реакция образцов озимой мягкой пшеницы в M₁ на обработку семян химическими мутагенами. *Естественные и технические науки*. 2014;11-12(78):126-129).
- Bull H., Casao M.C., Zwirek M., Flavell A.J., Thomas W.T.B., Guo W., Zhang R. et al. Barley *SIX-ROWED SPIKE3* encodes a putative Jumonji C-type H3K9me2/me3 demethylase that represses lateral spikelet fertility. *Nature Communications*. 2017;8(1):936. DOI: 10.1038/s41467-017-00940-7
- Cattivelli L., Ceccarelli S., Romagosa I., Stanca M. Abiotic stresses in barley: problems and solutions. In: S.E. Ullrich (ed.). *Barley: Production, Improvement, and Uses*. Chichester: Blackwell Publishing Ltd.; 2010. p.282-306. DOI: 10.1002/9780470958636.ch10
- Chernov V.A. Cytotoxic agents in cancer chemotherapy (Тситотоксические вещества в химиотерапии злокачественных новообразований). Moscow: Meditsina; 1964. [in Russian] (Чернов В.А. Цитотоксические вещества в химиотерапии злокачественных новообразований. Москва: Медицина; 1964).
- Chernov V.A., Grushina A.A., Lytkina L.G. Antineoplastic activity of phosphazene (Противоопухолевая активность фосфазина). *Farmakologiya i toksikologiya = Pharmacology and Toxicology*, 1963;26(1):102-108. [in Russian] (Чернов В.А., Грушина А.А., Лыткина Л.Г. Противоопухолевая активность фосфазина. *Фармакология и токсикология*. 1963;26(1):102-108).
- Dospikhov B.A. Methodology of field trial (with fundamentals of statistical processing of research results) (Методика полевого опыта [с основами статистической обработки результатов исследований]). 5-е изд. Moscow: Альянс; 2014. [in Russian] (Доспихов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд. Москва: Альянс; 2014).
- Enken V.B. The use of experimental mutagenesis in the breeding of legumes and other crops (Использование экспериментального мутагенеза в селекции бобовых и других культур). Moscow: Kolos; 1967. [in Russian] (Енкен В.Б. Использование экспериментального мутагенеза в селекции бобовых и других культур. Москва: Колос; 1967).
- Huang B., Wu W., Hong Z. Genetic interactions of awnness genes in barley. *Genes*. 2021;12(4):606. DOI: 10.3390/genes12040606
- Ingelbrecht I., Jankowicz-Cieslak J., Szurman M., Till B.J., Szarejko I. Chemical mutagenesis. In: M.M. Spencer-Lopes, B.P. Forster, L. Jankuloski (eds). *Manual on Mutation Breeding*. 3rd ed. Rome: FAO/IAEA; 2018. p.51-82.
- Jain S.M. Mutagenesis in crop improvement under the climate change. *Romanian Biotechnological Letters*. 2010;15(2):88-106.
- Jankowicz-Cieslak J., Till B.J. Chemical mutagenesis of seed and vegetatively propagated plants using EMS. *Current Protocols in Plant Biology*. 2016;1(4):617-635. DOI: 10.1002/cppb.20040
- Jansson C., Opsahl-Ferstad HG. Mutants and Transgenics – a comparison of barley resources in crop breeding. In: K. Esser, U. Lüttge, W. Beyschlag, F. Hellwig (eds). *Progress in Botany*. Vol. 64. Heidelberg: Springer; 2003. p.42-52. DOI: 10.1007/978-3-642-55819-1_3
- Khan S., Al-Qurainy F., Anwar F. Sodium azide: a chemical mutagen for enhancement of agronomic traits of crop plants. *Environment and We: an International Journal of Science & Technology*. 2009;(4):1-21.
- Kodym A., Afza R. Physical and chemical mutagenesis. *Methods in Molecular Biology*. 2003;236:189-204. DOI: 10.1385/1-59259-413-1:189
- Konzak C.F., Nilan R.A., Wagner J., Foster R.J.. Efficient chemical mutagenesis. *Radiation Botany*. 1965;5:49-70.
- Kumar S., Patial M., Sharma R. Efficient Barley Breeding. In: S.S. Gosal, S.H. Wani (eds). *Accelerated Plant Breeding. Vol. 1 Cereal Crops*. New York, NY: Springer; 2020. p.309-364. DOI: 10.1007/978-3-030-41866-3_13
- Long Z., Jia Y., Tan C., Zhang X-Q., Angessa T., Broughton S. et al. Genetic mapping and evolutionary analyses of the black grain trait in barley. *Frontiers in Plant Science*. 2019;9:1921. DOI: 10.3389/fpls.2018.01921
- Majhi P.K., Mogali S.C. Studies on mutagenic effectiveness and efficiency of gamma rays in greengram [*Vigna radiate* (L.) Wilczek]. *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*. 2020;9(3):1475-1484. DOI: 10.20546/ijcmas.2020.903.172
- Megersa G. Genetic erosion of barley in North Shewa Zone of Oromiya Region, Ethiopia. *International Journal of Biodiversity and Conservation*. 2014;6(3):280-289. DOI: 10.5897/IJBC2013.0673
- Müller K. J., Romano N., Gerstner O., Garcia-Marotot F., Pozzi C., Salamini F. et al. The barley Hooded mutation caused by a duplication in a homeobox gene intron. *Nature*. 1995;374(6524):727-730. DOI: 10.1038/374727a0
- Oladosu Y., Rafii M.Y., Abdullah N., Hussin G., Ramli A., Rahim H.A. et al. Principle and application of plant mutagenesis in crop improvement: a review. *Biotechnology and Biotechnological Equipment*. 2016;30(1):1-16. DOI: 10.1080/13102818.2015.1087333
- Pathirana R. Mutations in plant evolution, crop domestication and breeding. *Tropical Agricultural Research and Extension*. 2021;24(3):124-157. DOI: 10.4038/tare.v24i3.5551
- Prasad B.K., Singh G., Kumar R., Sharma A.K. Induced mutations in barley (*Hordeum vulgare* L.). *The Pharma Innovation Journal*. 2022;11(1):577-584.
- Raina A., Laskar R.A., Khursheed S., Amin R., Tantray Y.R., Parveen K. et al. Role of mutation breeding in crop improvement – past, present and future. *Asian Research Journal of Agriculture*. 2016;2(2):1-13.
- Rapoport I.A. Peculiarities and mechanism of action of supermutagens (Особенности и механизм действия супермутagenов). In: *Supermutagenes (Supermutageny)*. Moscow: Nauka; 1966. p.9-22. [in Russian] (Рапопорт И.А. Особенности и механизм действия супермутagenов. В кн.: *Супермутagenы*. Москва: Наука; 1966. С.9-22).
- Ripberger E.I., Bome N.A. Application of chemical mutagenesis to the selection of valuable genotypes of soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Fundamental Research*. 2014;(9-1):90-95. [in Russian] (Рипбергер Е.И., Боме Н.А. Использование химического мутагенеза в расширении границ отбора ценных генотипов мягкой яровой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Фундаментальные исследования*. 2014;(9-1):90-95).

- Saini H.K., Akhatar J., Vasistha N.K. Mutagenesis in crop improvement. In: *Classical and Molecular Approaches in Plant Breeding*. Delhi: Narendra Publishing House; 2020. p.137-159.
- Saravanan K., Sabesan T. Physical and chemical mutagenesis methods for development of insect-resistant crop varieties. In: A.K. Chakravarthy, V. Selvanarayanan (eds). *Experimental Techniques in Host-Plant Resistance*. Singapore: Springer; 2019. p.295-301. DOI: 10.1007/978-981-13-2652-3_30
- Second Global Plan of Action for Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Rome: FAO; 2011. Available from: <https://www.fao.org/3/i2624e/i2624e00.pdf> [accessed Mar. 16, 2022].
- Shoeva O.Y., Glagoleva A.Y., Kukoeva T.V. Effects of the *Blp1* locus, which controls melanin accumulation in the barley ear, on the size and weight of seeds. *Proceedings on Applied Botany Genetics and Breeding*. 2021;182(2):89-95. DOI: 10.30901/2227-8834-2021-2-89-95
- Shoeva O.Yu., Strygina K.V., Khlestkina E.K. Genes determining the synthesis of flavonoid and melanin pigments in barley. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2018;22(3):333-342. [in Russian] [Шоева О.Ю., Стрыгина К.В., Хлесткина Е.К. Гены, контролирующие синтез флавоноидных и меланиновых пигментов ячменя. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2018;22(3):333-342]. DOI: 10.18699/VJ18.369
- Søgaard B., von Wettstein-Knowles P. Barley: genes and chromosomes. *Carlsberg Research Communications*. 1987;52:123-196. DOI: 10.1007/BF02907531
- Weisfeld L.I. About cytogenetic mechanism of chemical mutagenesis. In: A.I. Opalko, L.I. Weisfeld, S.A. Bekizarova, N.A. Bome, G.E. Zaikov (eds). *Ecological Consequences of Increasing Crop Productivity: Plant Breeding and Biotic Diversity*. New York, NY: Apple Academic Press; 2014. p.259-269.
- Weisfeld L.I. Cytogenetic effect of phosphazene on human and mouse cells in tissue culture (Tsitogeneticheskoye deystviye fosfazina na kletki cheloveka i myshi v kulture tkani). *Genetika = Genetics*. 1965;(4):85-92. [in Russian] [Вайсфельд Л.И. Цитогенетическое действие фосфази́на на клетки человека и мыши в культуре ткани. *Генетика*. 1965;(4):85-92).
- Weisfeld L.I., Bome N.A., Bekuzarova S.A. Mechanism of action of the chemical mutagen phosphemide (Mekhanizm deystviya khimicheskogo mutagena fosfemida). In: *Proceedings of the 6th International Scientific and Practical Conference "Prospects for the development of the agro-industrial sector in modern conditions" (Materialy 6-y Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii "Perspektivy razvitiya APK v sovremennykh usloviyah")*; April 7-8. 2016; Vladikavkaz, Russia. Vladikavkaz: Gorsky State Agrarian University; 2016. p.36-39. [in Russian] [Вайсфельд Л.И., Боме Н.А., Бекузарова С.А. Механизм действия химического мутагена фосфемиды. В кн.: *Материалы 6-й Международной научно-практической конференции «Перспективы развития АПК в современных условиях»*; 7-8 апреля 2016 г.; Владикавказ, Россия. Владикавказ: Горский государственный аграрный университет; 2016. С.36-39).
- Woodward R.W., Rasmussen D.C. Hood and awn development in barley determined by two gene pairs. *Agronomy Journal*. 1957;49(2):92-94. DOI: 10.2134/agronj1957.00021962004900020009x
- Zoz N.N. Chemical mutagenesis in higher plants (Khimicheskii mutagenez u vysshikh rasteniy). In: *Supermutagenes (Supermutageny)*. Moscow: Nauka; 1966. p.93-105. [in Russian] [Зоз Н.Н. Химический мутагенез у высших растений. В кн.: *Супермутageny*. Москва: Наука; 1966. С.93-105).

Информация об авторах

Николай Валерьевич Тетяников, кандидат сельскохозяйственных наук, научный сотрудник, Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, 115598 Россия, Москва, ул. Загорьевская, 4, tetyannikovnv@ya.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8496-5365>

Нина Анатольевна Боме, доктор сельскохозяйственных наук, заведующая кафедрой, Тюменский государственный университет, 625003 Россия, Тюмень, ул. Володарского, 6, bomena@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5467-6538>

Information about the authors

Nikolay V Tetyannikov, Cand. Sci. (Agriculture), Researcher, Federal Horticultural Research Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, 4 Zagoryevskaya St., Moscow 115598, Russia, tetyannikovnv@ya.ru, <https://orcid.org/0000-0002-8496-5365>

Nina A. Bome, Dr. Sci. (Agriculture), Head of a Department, University of Tyumen, 6 Volodarskogo St., Tyumen 625003, Russia, bomena@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5467-6538>

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 26.05.2022; одобрена после рецензирования 26.06.2022; принята к публикации 01.12.2022. The article was submitted on 26.05.2022; approved after reviewing on 26.06.2022; accepted for publication on 01.12.2022.