

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

**ТРУДЫ
ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, том 180
выпуск 4**

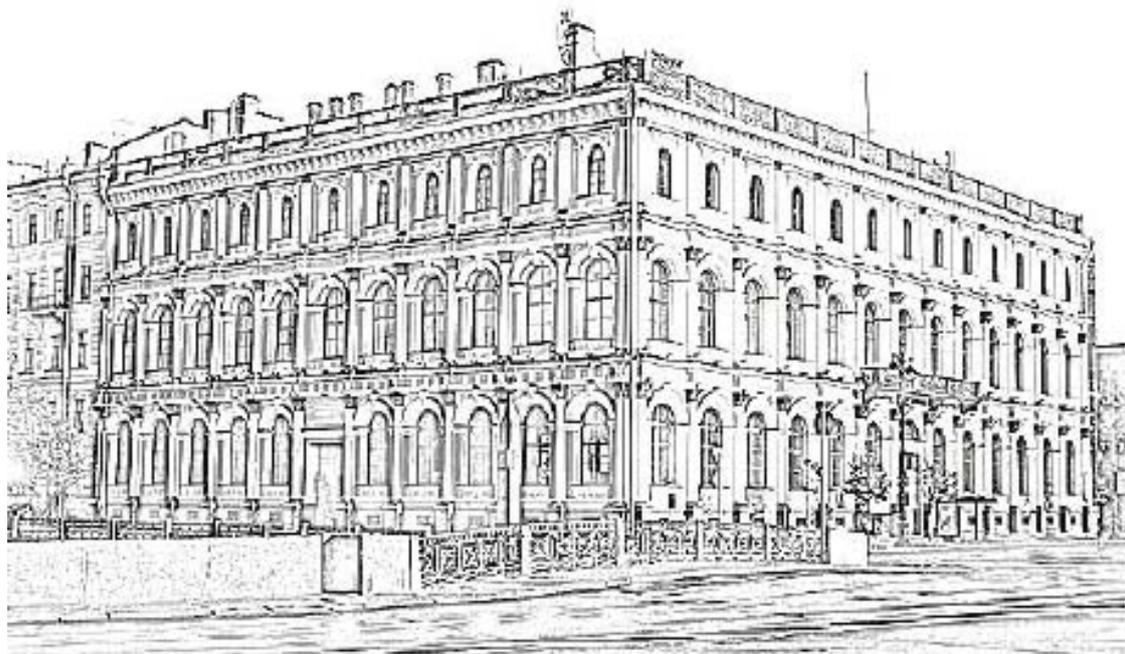
(основаны Р. Э. Регелем в 1908 г.)

**САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2019**

**PROCEEDINGS
ON APPLIED BOTANY, GENETICS
AND BREEDING, vol. 180
issue 4**

(founded by Robert Regel in 1908)

**ST. PETERSBURG
2019**



**PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY,
GENETICS AND BREEDING**

volume 180
issue 4



Editorial board:

I. N. Anisimova, O. S. Afanasenko, G. A. Batalova, A. Berville, L. A. Beshpalova, N. B. Brutch, A. Börner, I. G. Chukhina, A. Diederichsen, V. I. Dorofeev, M. V. Duka, N. I. Dzyubenko, G. V. Eremin, N. Friesen, T. A. Gavrilenko, N. P. Goncharov, V. M. Gorina, K. Hammer, E. H. B. Hatefov, V. Holubec, E. K. Khlestkina (Chief Editor), A. V. Kilchevsky, V. N. Korzun, M. M. Levitin, I. G. Loskutov, T. V. Matveeva, S. S. Medvedev, N. V. Mironenko, I. V. Mitrofanova, O. P. Mitrofanova, A. I. Morgunov, H. A. Muminjanov, M. A. Pintea, E. K. Potokina, E. E. Radchenko, I. D. Rashal, A. V. Rodionov, L. J. Schipilina, M. M. Silantyeva, T. N. Smekalova, O. V. Soloduhina, I. A. Tikhonovich, E. K. Turuspekoy, M. A. Vishnyakova, N. M. Zoteeva

Editor in charge of this issue: *E. K. Khlestkina, E. A. Sokolova*

ST. PETERSBURG

2019

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ**

**том 180
выпуск 4**



Редакционная коллегия:

И. Н. Анисимова, О. С. Афанасенко, Г. А. Баталова, А. Бервилле, А. Бернер, Л. А. Беспалова, Н. Б. Брач, М. А. Вишнякова (зам. главного редактора), Т. А. Гавриленко, В. Голубец, Н. П. Гончаров, В. М. Горина, Н. И. Дзюбенко, А. Дидериксен, В. И. Дорофеев, М. В. Дука, Г. В. Еремин, Н. М. Зотеева, А. В. Кильчевский, В. Н. Корзун, М. М. Левитин, И. Г. Лоскутов (зам. главного редактора), Т. В. Матвеева, С. С. Медведев, Н. В. Мироненко, И. В. Митрофанова, О. П. Митрофанова (зам. главного редактора), А. И. Моргунов, Х. А. Муминджанов, Е. К. Потокينا, М. А. Пынтя, Е. Е. Радченко, И. Д. Раиаль, А. В. Родионов, М. М. Силантьева, Т. Н. Смекалова, О. В. Солодухина, И. А. Тихонович, Е. К. Туруспеков, Н. В. Фризен, Е. К. Хлесткина (главный редактор), К. Хаммер, Э. Б. Хатефов, И. Г. Чухина, Л. Ю. Шипилина (ответственный секретарь)

Ответственные редакторы выпуска: *Е. К. Хлесткина, Е. А. Соколова*

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

2019

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ. Т. 180, вып. 4. СПб., 2019. 194 с.

Представлены результаты мобилизации и изучения генетических ресурсов растений с территории Астраханской области. Выявлены дикие родичи культурных растений на территории Калининградской области. Исследовано воздействие фитогормонов на прорастание пыльцы яблони со сниженной жизнеспособностью. Определено качество семян коллекции циамопсиса четырехкрыльничкового, или гуара (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.), при длительном хранении в неконтролируемых условиях. Изучены генетические ресурсы пшеницы мягкой яровой в условиях Северного Казахстана. Для 570 образцов коллекции сои впервые выполнена первичная характеристика по основным хозяйственно ценным признакам в условиях Приморского края РФ. У перспективных образцов столовой свеклы коллекции ВИР проанализирована взаимосвязь накопления бетанина с особенностями строения фотосинтетического аппарата и корнеплода в разных агроклиматических условиях. Рассмотрены особенности изучения и поддержания коллекции картофеля на фоне вирусных и вирусоподобных заболеваний. С использованием SSR-маркеров дана оценка генетического полиморфизма современных сортов льна-долгунца. Выявлена роль пластидных генов в эффекте гетерозиса и формировании морфофизиологических признаков растений подсолнечника. Проанализировано генетическое разнообразие популяций *Tulipa suaveolens* Волгоградской области. Установлено наследование количественных признаков и взаимодействия «генотип – среда» в комбинации скрещивания семенного и бессемянного сортов винограда (*Vitis vinifera* L.). Генетика чувствительности скороспелых линий яровой мягкой пшеницы ВИР на яровизацию и фотопериод исследована с использованием аллель-специфичных праймеров для генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Ppd-D1*. Охарактеризованы актуальные направления, методы и результаты селекции рапса и горчицы во ВНИИМК. Выделен новый подвид пшеницы *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal. Уточнено распространение амаранта запрокинутого (*Amaranthus retroflexus*) и горчицы сарептской (*Brassica juncea*) в Монголии. Дана оценка компонентному составу флавоноидных пигментов и окраске цветков у *Prunus mira* и гибридных сортов декоративного персика. Проведен скрининг резистентных к мучнистой росе образцов ячменя из Эфиопии по устойчивости к абиотическим стрессорам. Для условий Северо-Запада РФ проанализированы полевая устойчивость диких видов картофеля к фитофторозу и перспективность использования современных европейских сортов яровой мягкой пшеницы в селекции на устойчивость к мучнистой росе. Обсуждается аллельное разнообразие генов, контролирующей реакцию на яровизацию и чувствительность к фотопериоду среди сортов яровой мягкой пшеницы различного географического происхождения. Меланоз проса посевного (*Panicum miliaceum* L.) рассмотрен как фактор снижения качества зерна. Табл. 58, рис. 47, диагр. 3, библиогр. 458 назв.

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

PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY, GENETICS AND BREEDING. Vol. 180, iss.4. SPb., 2019. 194 p.

The results of collecting and studying plant genetic resources in Astrakhan Province are presented. The territory of Kaliningrad Province has been explored to identify local crop wild relatives. The effect of phytohormones on the germination of apple pollen with reduced viability has been studied. The collection of guar accessions (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) has been assessed for seed quality after long-term storage under uncontrolled conditions. Spring bread wheat genetic resources have been studied in the environments of Northern Kazakhstan. For the first time, 570 soybean accessions from VIR have been tested for their economically useful properties in Primorsky Territory, Russian Far East, and their primary characterization has been made. Promising table beet accessions from the VIR collection have been analyzed to find out how the accumulation of betanin is linked with the structural features of their photosynthetic apparatus and root under various agroclimatic conditions. Specific features of the study and maintenance of a potato collection threatened by viruses and virus-like diseases are discussed. SSR markers have been employed to evaluate the genetic polymorphism of modern common flax cultivars. The role of plastid genes in a heterosis effect and the formation of morphophysiological traits is described for sunflower plants. The genetic diversity of *Tulipa suaveolens* populations has been analyzed in Volgograd Province. Genotype–environment interactions and inheritance of quantitative traits have been studied in a hybrid combination between seeded and seedless grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). The genetics of responses to vernalization and photoperiod in spring bread wheat lines from the VIR collection has been investigated using allele-specific primers for the genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* and *Ppd-D1*. Priority trends, methods and achievements in rapeseed and mustard breeding at the Pustovoit Institute of Oil Crops (VNIIMK) are reported. A new subspecies of wheat has been identified: *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal. The data on the distribution of *Amaranthus retroflexus* and *Brassica juncea* in Mongolia are updated. The component composition of flavonoid pigments and flower color have been evaluated for *Prunus mira* and hybrid cultivars of ornamental peach. Powdery mildew resistant barley accessions from Ethiopia have been screened for tolerance to abiotic stressors. For the environmental conditions of Northwestern Russia, wild potato species have been tested in the field for late blight resistance, and the prospects of employing modern European cultivars in spring bread wheat breeding for resistance to powdery mildew are analyzed. Allelic diversity has been studied in the genes controlling responses to vernalization and photoperiod among spring bread wheat varieties of diverse geographic origin. Melanosis of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) is shown as a grain quality reducing factor.

Tabl. 58, fig. 47, dtagr. 3, ref. 458.

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

© Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт
генетических ресурсов растений
имени Н.И. Вавилова,
2019

CONTENTS

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

- Burlyayeva M. O., Gridnev G. A., Miroshnichenko E. V.**
Mobilization of plant genetic resources from the territory of Astrakhan Province, Russia..... 9
- Pavlov A. V., Verzhuk V. G., Bondaruk D. D.**
The effect of phytohormones and light on the germination of apple pollen with reduced viability.....27
- Shipilina L. Yu.**
Crop wild relatives of Kaliningrad Province recommended for *in situ* conservation32

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

- Babkenov A. T., Babkenova S. A., Kairzhanov E. K.**
Studying genetic resources of spring bread wheat in the environments of Northern Kazakhstan 44

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

- Rakovskaya N. V., Zabegayeva O. N., Dzyubenko E. A.,**
Seed quality evaluation in the collection of *Cyamopsis tetragonoloba*
after long-term storage under uncontrolled conditions..... 48
- Seferova I. V., Bulakh P. P.**
Results of testing soybean accessions at the Far East Experiment Station of VIR in 1990–201759
- Sokolova D. V.**
Environmental and geographic study of betanin accumulation
in promising red beet accessions from the VIR collection..... 66
- Truskinov E. V., Sitnikov M. N.**
Specific features of the study and maintenance of a potato collection
threatened by viruses and virus-like diseases.....75

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

- Bazanov T. A., Ushchapovskii I. V., Lemesh V. A., Bahdanava M. V., Lahunovskaya A. V.**
Genetic polymorphism of modern common flax (*Linum usitatissimum* L.) cultivars
developed at Russian breeding centers using SSR markers..... 81
- Kritskaya T. A., Kashin A. S.**
Genetic diversity of *Tulipa suaveolens* Roth populations in Volgograd Province..... 88
- Rigin B. V., Zuev E. V., Andreeva A. S., Pyzhenkova Z. S., Matvienko I. I.**
The line Rico is the earliest maturing accession in the VIR collection of spring bread wheat..... 94
- Roychev V.**
Genotype–environment interactions and inheritance of quantitative traits in a hybrid combination
between seeded and seedless grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.) 99
- Usatov A. V., Makarenko M. S., Kovalevich A. A., Gubaidullina A. M.**
The role of plastid genes in a heterosis effect and the formation of morphophysiological traits in sunflower plants..... 113

DOMESTIC PLANT BREEDING AT THE PRESENT STAGE

- Bochkaryova E. B., Gorlova L. A., Serdyuk V. V., Strelnikov E. A.**
Breeding of winter rapeseed inbred lines for the development of parent forms for hybrids..... 121
- Gorlova L. A., Bochkaryova E. B., Strelnikov E. A., Serdyuk V. V.**
The use of classical and modern methods in rapeseed (*Brassica napus*) breeding at VNIIMK126
- Trubina V. S.**
Current trends, methods and results of brown mustard (*Brassica juncea*) and black mustard (*Brassica nigra*) breeding132

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

Dorofeyev V.I., Ganbold E. New data on the distribution of <i>Amaranthus retroflexus</i> and <i>Brassica juncea</i> in Mongolia	139
Komar-Tyomnaya L. D., Zaitsev G. P. Component composition of flavonoid pigments and flower color in <i>Prunus mira</i> and hybrid cultivars of ornamental peach.	141
Smekalova T. N., Kobylansky V. D. A new subspecies of wheat: <i>Triticum dicocon</i> (Schrank) Schuebl. subsp. <i>nudicocon</i> Kobyl. et Smekal.	148

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Abdullaev R. A., Yakovleva O. V., Kosareva I. A., Radchenko E. E., Batasheva B. A. Screening of powdery mildew resistant barley accessions from Ethiopia for tolerance to abiotic stressors.....	152
Zoteyeva N. M. Late blight resistance of wild potato species under field conditions in the Northwest of Russia.....	159
Lebedeva T. V., Zuev E. V., Brykova A. N. Prospects of employing modern European cultivars of spring bread wheat in the breeding for powdery mildew resistance in the Northwestern region of Russia	170

SURVEYS

Kalybekova Zh. T. Allelic diversity of genes controlling responses to vernalization and photoperiod among spring bread wheat varieties of diverse geographic origin (a review)	177
Kulemina T. V. Melanosis as a factor reducing grain quality in proso millet (<i>Panicum miliaceum</i> L.) (a review).....	186

СОДЕРЖАНИЕ

МОБИЛИЗАЦИЯ И СОХРАНЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Бурляева М. О., Гриднев Г. А., Мирошниченко Е. В. Мобилизация генетических ресурсов растений с территории Астраханской области.....	9
Павлов А. В., Вержук В. Г., Бондарук Д. Д. Воздействие фитогормонов и освещенности на прорастание пыльцы яблони со сниженной жизнеспособностью.....	27
Шипилина Л. Ю. Дикие родичи культурных растений Калининградской области	32

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Бабкенов А. Т., Бабкенова С. А., Каиржанов Е. К. Изучение генетических ресурсов пшеницы мягкой яровой в условиях Северного Казахстана	44
---	----

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Раковская Н. В., Забегаева О. Н., Дзюбенко Е. А. Оценка качества семян коллекции циамописа четырехкрыльникового при длительном хранении в неконтролируемых условиях.....	48
Сеферова И. В., Булах П. П. Результаты изучения образцов сои на Дальневосточной опытной станции ВИР в 1990–2017 гг.	59
Соколова Д. В. Эколого-географическое изучение накопления бетанина у перспективных образцов столовой свеклы коллекции ВИР	66
Трускинов Э. В., Ситников М. Н. Особенности изучения и поддержания коллекции картофеля на фоне вирусных и вирусоподобных заболеваний.....	75

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Базанов Т. А., Ущাপовский И. В., Лемеш В. А., Богданова М. В., Лагуновская Е. В. Генетический полиморфизм современных сортов льна-долгунца (<i>Linum usitatissimum</i> L.) русской селекции с использованием SSR-маркеров.....	81
Крицкая Т. А., Кашин А. С. Оценка генетического разнообразия популяций <i>Tulipa suaveolens</i> Волгоградской области.....	88
Ригин Б. В., Зуев Е. В., Андреева А. С., Пыженкова З. С., Матвиенко И. И. Линия Рико – самая скороспелая среди представителей коллекции яровой мягкой пшеницы ВИР.....	94
Ройчев В. Взаимодействия «генотип – среда» и наследование количественных признаков в комбинации скрещивания семенного и бессемянного сортов винограда (<i>Vitis vinifera</i> L.).....	99
Усатов А. В., Макаренко М. С., Ковалевич А. А., Губайдуллина А. М. Исследование роли пластидных генов в эффекте гетерозиса и формировании морфофизиологических признаков растений подсолнечника	113

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Бочкарева Э. Б., Горлова Л. А., Сердюк В. В., Стрельников Е. А. Селекция инбредных линий рапса озимого для создания родительских форм гибридов	121
Горлова Л. А., Бочкарева Э. Б., Стрельников Е. А., Сердюк В. В. Использование классических и современных методов в селекции рапса (<i>Brassica napus</i>) во ВНИИМК.....	126
Трубина В. С. Актуальные направления, методы и результаты селекции горчицы сарептской (<i>Brassica juncea</i>) и горчицы черной (<i>Brassica nigra</i>)	132

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Дорофеев В. И., Ганболд Э.

Новые сведения по распространению амаранта запрокинутого (*Amaranthus retroflexus*) и горчицы сарептской (*Brassica juncea*) в Монголии139

Комар-Тёмная Л. Д., Зайцев Г. П.

Компонентный состав флавоноидных пигментов и окраска цветков у *Prunus mira* и гибридных сортов декоративного персика 141

Смекалова Т. Н., Кобылянский В. Д.

Новый подвид пшеницы *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal. 148

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Абдуллаев Р. А., Яковлева О. В., Косарева И. А. Радченко Е. Е., Баташева Б. А.

Скрининг резистентных к мучнистой росе образцов ячменя из Эфиопии по устойчивости к абиотическим стрессорам152

Зотеева Н. М.

Устойчивость диких видов картофеля к фитофторозу в полевых условиях Северо-Запада РФ159

Лебедева Т. В., Зуев Е. В., Брыкова А. Н.

Перспективность использования современных европейских сортов яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к мучнистой росе в Северо-Западном регионе РФ170

ОБЗОРЫ

Калыбекова Ж. Т.

Аллельное разнообразие генов, контролирующих реакцию на яровизацию и чувствительность к фотопериоду среди сортов яровой мягкой пшеницы различного географического происхождения (обзор)177

Кулемина Т. В.

Меланоз как фактор низкого качества зерна проса посевного (*Panicum miliaceum* L.) (обзор)..... 186

МОБИЛИЗАЦИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ С ТЕРРИТОРИИ АСТРАХАНСКОЙ ОБЛАСТИ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-9-26

УДК 582.5/9+633/635:581.9

Поступление/Received: 22.09.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

М. О. БУРЛЯЕВА^{1*}, Г. А. ГРИДНЕВ²,
Е. В. МИРОШНИЧЕНКО³

¹ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
*✉ m.burlyaeva@vir.nw.ru

² Екатеринбургская опытная станция – филиал ВИР,
Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
393023 Россия, Тамбовская обл., Никифоровский р-н,
с. Екатеринбург;
✉ ekosvir@yandex.ru

³ Астраханская опытная станция – филиал ВИР,
Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
416162 Россия, Астраханская обл., Приволжский р-н,
с. Яксово;
✉ aos_vir@mail.ru

MOBILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES FROM
THE TERRITORY OF ASTRAKHAN PROVINCE, RUSSIA

M. O. BURLYAIEVA^{1*}, G. A. GRIDNEV²,
E. V. MIROSHNICHENKO³

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
*✉ m.burlyaeva@vir.nw.ru

² Yekaterinino Experiment Station of VIR, N.I. Vavilov
All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
Yekaterinino, Tambov Province 393023, Russia;
✉ ekosvir@yandex.ru

³ Astrakhan Experiment Station of VIR, N.I. Vavilov All-
Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
Yaksatovo, Astrakhan Province 416462, Russia;
✉ aos_vir@mail.ru

Актуальность Растительность Астраханской области с давних пор привлекала естествоиспытателей. Тем не менее следует констатировать, что из-за труднодоступности ряда местообитаний и «подвижности» ландшафтов в Волго-Ахтубинской пойме и дельте Волги из-за постоянного взаимодействия рек и моря не все районы исследованы достаточно полно. Значительные ресурсы полезных растений аридных степей и пустынь региона до сих пор практически не используются. Изучение и мобилизация ценных образцов, форм и видов из природных растительных сообществ позволит сохранить биоресурсы опустыненных степей и пустынь и увеличить их использование в аридных зонах. **Методы.** Маршрут экспедиции проходил по Черноярскому, Енотаевскому, Наримановскому, Красноярскому, Харабалинскому, Ахтубинскому, Приволжскому, Камызякскому, Икрянинскому и Лиманскому районам Астраханской области. Работы проводились маршрутным методом в период с 12 по 30 августа 2017 г. Протяженность маршрута составила 2467 км. **Результаты.** Было проведено изучение разнообразия дикорастущих родичей культурных растений и староместных сортов в различных природных комплексах бассейна р. Волги. Описано 68 фитоценозов, собрано 160 образцов семян 39 видов (25 родов) староместных сортов и диких родичей кормовых, плодовых, зерновых, овощных и технических культур. Многие из привлеченных в коллекцию форм и популяций заслуживают по своим ценным биологическим признакам интродукционного испытания и вовлечения в селекцию, особенно, как источники жаро-, засухо- и солеустойчивости.

Ключевые слова: экспедиция, Волго-Ахтубинская пойма, дельта Волги, дикорастущие родичи культурных растений.

Background. The vegetation in Astrakhan Province has for a long time attracted the interest of natural scientists. However, due to inaccessibility of a number of habitats and 'landscape fluidity' in the Volga-Akhtuba floodplain and the Volga estuary, not all of its areas have been explored comprehensively enough. The local vast resources of useful plants of arid steppes and deserts, including crop wild relatives (CWR), have until now remained unused. Studying and mobilizing valuable plant samples, forms and species from natural communities would help to preserve the bioresources of desertified steppes and deserts, and enhance their utilization in arid areas. **Methods.** The collecting mission's route passed through Chernoyarsky, Yenotaevsky, Narimanovsky, Krasnoyarsky, Kharabalinsky, Akhtubinsky, Privolzhsky, Kamyzyaksky, Limansky and Ikryaninsky districts of Astrakhan Province. With the itinerary-based method of surveying, the explorations were carried out from August 12 through August 30, 2017. The length of the route was 2,467 km. Coordinates of the collecting sites and altitudes above sea level were identified with a Garmin etrex 20x navigation device. **Results.** The diversity of CWR and landraces was explored in various natural ecosystems of the Volga river basin. Sixty-eight phytocenoses were described, and 160 seed samples of 39 plant species (25 genera) were collected, representing old landraces and wild relatives of fodder, fruit, cereal, vegetable and fiber crops. Many of the collected plant forms and populations with valuable biological traits deserve to be included in introduction trials and breeding programs, especially those that may serve as sources of heat, drought and salt tolerance.

Key words: collecting mission, Volgo-Akhtuba floodplain, Volga estuary, crop wild relatives.

Астраханская область расположена на юго-востоке Восточно-Европейской равнины, занимает Волго-Ахтубинскую пойму, дельту р. Волги и прилегающие к ней пустыни и полупустыни Прикаспийской низменности. Ее площадь составляет 44,1 тыс. км². Большая часть территории лежит ниже уровня океана. Самая высокая точка области – г. Большая Богдо, высотой 149 м н.у.м. (Voznesenskaya, Beschetnova, 2009). На севере рельеф имеет волнисто-равнинный характер (Черноярский и Ахтубинский районы), который придает ему распространенные здесь барханные пески, соляные купола, гипсовые бугры, сухие ложбины древних русел рек и овраги (Nikolaev, 1962). В Ахтубинском районе располагается соленое озеро Баскунчак (его площадь – 102 км²). Мощность поверхностной залежи соли на нем достигает 10–18 м, глубина залегания соли – 6 км. Равнина около озера пересечена оврагами, балками, карстовыми воронками и пещерами (Golovachev, Chuikov, 1998).

Южная часть изучаемой территории по обе стороны от Волго-Ахтубинской поймы (Енотаевский, Наримановский, Харабалинский и частично Красноярский районы) представлена бугристо-грядовыми закрепленными и полужакрепленными песками, барханами и котловинами (Kochurov et al., 2004).

Волго-Ахтубинская пойма – одна из крупнейших в мире речных долин, ее площадь равна 20 тыс. км² – лежит между р. Волгой и ее левым притоком р. Ахтубой. Обширные участки поймы левого берега Волги занимают прирусловые отмели. На правом берегу Волги рядом с руслом располагаются приречные валы и гривы (до 10 м высотой), образуя вытянутые вдоль реки системы гряд. Вниз по течению высота грив постепенно понижается. Внутренняя поверхность поймы почти плоская, на некоторых участках с небольшими возвышениями (до 0,4 м) или блюдцеобразными озерами и болотами (глубиной до 1,5 м). К югу от левого рукава Волги, реки Бузан, пойма переходит в дельту, площадь которой составляет 24 тыс. км², а протяженность вдоль берега Каспийского моря – 200 км. Наиболее значительными притоками Волги являются Бузан, Бахтемир, Болда, Камызяк, Кигач, которые в свою очередь дробятся на рукава, протоки, ерики. Насчитывают от 800 до 1200 таких рек. Водотоки дельты имеют собственные долины. На них располагаются поодиночке или группами бугры Бэра и межбугровые ильмени. Большая часть культурной зоны занята водоемами, открытыми в сторону моря. Суша здесь представлена островами и отходящими от них косами (Voznesenskaya, Beschetnova, 2009; Laktionov et al., 2014).

Астраханская обл. считается самым засушливым регионом Европейской части России (Voznesenskaya, Beschetnova, 2009), характеризуется очень жарким летом (в отдельные годы температура достигает +40°C, а сумма активных температур – выше 3400 С) и сильными засухами. Среднегодовая сумма осадков – 259,4 мм (Agroclimatic Manual..., 1961). Каспийское море и реки поймы оказывают некоторое влияние на климат, обуславливая создание местного микроклимата в узкой прибрежной полосе моря и рек.

Почвенный покров представлен бурями светло-каштановыми, аридными бурями полупустынными и пойменными почвами, а также песчаными массивами (Voznesenskaya, Beschetnova, 2009). Бурые почвы встречаются в комплексе со светло-каштановыми, солонцами и солончаками. Пойменные почвы (луговые, ильменно-луговые, лугово-болотные) занимают большие

территории Волго-Ахтубинской поймы и дельты Волги. Они имеют наибольшую ценность для выращивания сельскохозяйственных культур (зерновых, овощных, бахчевых, плодовых). В Лиманском районе распространены ильменные, бурые (на буграх Бэра), супесчаные и суглинистые почвы, характеризующиеся разной степенью засоления и солонцеватости.

Особенности географического положения, климата, почв определяют разнообразие и пестроту растительного покрова региона. На одной территории могут произрастать северные бореальные и пустынные иранотуранские виды. В пределах нашей страны трудно найти место, где в одном местообитании представлены растения от прибрежно-водных до пустынных. Большая часть области занята опустыненными степями и северными пустынями (Safonova, 2002). Пойменная растительность представлена лесами, кустарниковыми зарослями, лугами и прибрежно-водными травянистыми сообществами. Развитие растений в Волго-Ахтубинской пойме и дельте Волги сильно связано с изменчивостью уровня полых вод и периодов затопления (Laktionov, 2009).

Сбор и изучение культурных растений и их дикородичей в низовьях Волги одним из первых начал Н. И. Вавилов в 1920 г., в период преподавания в университете г. Саратова. Его интересовали способы земледелия в засушливых условиях и на засоленных почвах, а также агротехнические приемы, которые использовало местное население для выращивания бахчевых, проса и пшеницы. Во время экспедиции он посещал местные городские базары, изучал ассортимент культур, возделываемых в Астраханской губернии, собирал ценные образцы винограда, арбуза, дынь. Большое внимание в этой поездке он уделял и дикорастущим видам, особенно лотосу и чилиму, произрастающим в дельте Волги. Сбор семян этих водных растений он осуществлял на лодке, обследуя обширную сеть рукавов и водотоков дельты (Reznik, 2017). Сведения, полученные Н. И. Вавиловым в этом путешествии, легли в основу работы «Полевые культуры Юго-Востока» (Vavilov, 1922).

Первые экспедиции ВИР (в тот период Всесоюзный институт прикладной ботаники и новых культур) в Нижнее Поволжье были проведены З. Н. Жеребиной в 1928, 1929 г. (из отчетов архива отдела интродукции ВИР). В них проводился сбор и изучение условий произрастания местных сортов зерновых, кормовых, технических, овощных и бахчевых культур, полевых и сорных горчиц. В 1931, 1932 г. В. В. Суворовым в этом регионе исследовались дикорастущие донники, а в 1931 г. В. И. Мацкевичем – местные овощные культуры. Следующая экспедиция по Волго-Ахтубинской пойме и Нижнему Поволжью была осуществлена Ф. Д. Лихоносом и В. В. Малыченко только в 1961 г. Основное внимание в ней уделялось сбору и изучению плодовых культур.

В период с 1961 по 1996 г. сотрудниками ВИР было проведено 14 экспедиций по Астраханской области. В основном они были направлены на сбор староместных образцов плодово-ягодных культур и их дикорастущих родичей. Несколько маршрутов было проложено по местным опытным станциям и колхозам с целью изучения ассортимента выращиваемых плодовых и восполнения сортов, утраченных на станциях ВИР. Часть собранного материала передавалась для размножения на различные сортоучастки, расположенные в области. Большинство экспедиционных обследова-

ний осуществлялась Волгоградской опытной станцией ВИР (ВОС ВИР). Сотрудники станции (Т. Г. Беляева, А. Н. Болгов, Ф. Д. Лихонос, М. С. Катаржин, М. М. Киринов, А. Я. Лобачев, В. В. Малыченко и другие) проводили планомерное и последовательное исследование районов Астраханской области. В 1970 г. задачей экспедиции был сбор морозоустойчивых сортов после суровых зим 1968, 1969 г., которые нанесли очень сильный ущерб садоводческим хозяйствам (частным садам, сортоучасткам, садам опытных станций, дикорастущим растениям и др.). В 1980 г. мониторинг дикорастущих косточковых культур в Астраханской области выполняли заведующий отделом плодовых культур В. Л. Витковский и сотрудники Крымской опытной станции ВИР (Г. В. Еремин, В. С. Нижников, В. М. Гарковенко и А. В. Исачкин). Ими были сделаны описания растительности от Волгограда до Астрахани вдоль левого и правого берега р. Волги, выявлены новые местообитания диких видов вишни, миндаля и терна, определены границы ареалов этих таксонов.

Несколько экспедиционных отрядов ВОС ВИР занимались изучением огородных культур в старых поселениях татар и заброшенных садах. Целью двух экспедиций была мобилизация овощных и кормовых культур. Одна из них собирала семена позднеспелых кормовых растений и галофитов (Ю. Д. Сосков, А. А. Хамидов в 1993 г.), вторая – аридных и силосных трав (А. В. Бухтеева, Л. Л. Малышев в 1985 г.). Благодаря изысканиям сотрудников коллекции ВИР пополнились многими ценными сортами, гибридами, формами: плодовых (яблони, айвы, груши, сливы, терна, алычи, вишни, черешни, малины, ежевики, смородины, персика, винограда), овощных (тыквы, томата, баклажана, перца, капусты, лука, чеснока) и кормовых (люцерны, донника, тимopheвки, костра, вейника, кохии, солодки и др.) культур. В 1993, 1994 г. на ВОС ВИР под руководством В. В. Коринца был организован поход по маршруту, пройденному в XVIII веке С. Гмелиным и И. Комовым. В ходе этого мероприятия были осуществлены: сбор образцов, оценка природных возобновляемых энергетических ресурсов и экологического состояния окружающей среды. С 1996 по 2017 г. институт не проводил экспедиций в этом регионе.

Беглый анализ экспедиций ВИР (по доступным нам источникам) показал недостаточную изученность генетических ресурсов культурных растений и их дикорастущих родичей в Астраханской области. Исключение составили только плодовые культуры, которые регулярно исследовались в прошлом веке. Несмотря на то что этот край выделяется крайне суровыми для развития растений условиями – жарой, засухой, засоленностью почв, там произрастают виды, устойчивые к этим неблагоприятным факторам и представляющие интерес для сельскохозяйственного производства в аридных зонах. Многие из них могут быть использованы как источники ценных признаков в селекции адаптивных и устойчивых сортов и интродуцированы как кормовые, лекарственные, медоносные, пищевые, витаминные и эфирно-масличные растения.

Кроме того, следует отметить, что из-за хозяйственной деятельности был нарушен исторически сложившийся ход природных процессов в дельте и Волго-Ахтубинской пойме; отрицательное влияние на природу оказало развитие гидроэнергетики и регулирование волжского стока в нижнем и среднем течении Волги. Все эти факторы вызвали понижение уровней ве-

сенне-летних половодий, сокращение периода разливов, изменение интенсивности подъема и спада воды. В результате происходит быстрое зарастание устья растительностью, изменение ландшафта и состава растительных сообществ (Rusanov et al., 1990).

Большое влияние на экосистемы оказали также ведущая ранее почти сплошная распашка степей и перевыпас скота. Уровень антропогенного воздействия на аридные экосистемы достигал предельного значения, началось опустынивание Юго-Востока и, как следствие этого, изменение флористических комплексов степей и пустынь региона. В настоящее время во многих оросительных каналах отсутствует вода, большинство возделываемых в прежние годы полей заброшено, на них наблюдается лишь редко растущая пустынная растительность, перемежающаяся с участками голой земли.

Недостаточная изученность генетических ресурсов культурных растений и их родичей в Астраханской области, слабая представленность образцов семян и гербария в коллекции ВИР вызвали необходимость проведения обследования данного региона. *Основными целями и задачами* экспедиции стали: исследование разнообразия дикорастущих родичей культурных растений (ДРКР) и местных сортов в разных природных зонах; сбор семян и гербария генетических ресурсов культурных растений и их дикорастущих родичей для пополнения коллекций ВИР; фиксирование местонахождений ДРКР для уточнения их ареалов на территории России.

Методы

Маршрут экспедиции проходил по Черноярскому, Енотаевскому, Наримановскому, Красноярскому, Харабалинскому, Ахтубинскому, Приволжскому, Камызякскому, Икрянинскому и Лиманскому районам Астраханской области. Сбор образцов осуществлялся на левом и правом берегах Волго-Ахтубинской поймы, прилегающих к ней территориях пустынь и полупустынь, в дельте р. Волги, на Дамчикском участке Астраханского государственного природного биосферного заповедника, в Государственном природном заповеднике «Богдинско-Баскунчакский», на склонах г. Большая Богдо и на западном берегу оз. Баскунчак. Высота над уровнем моря варьировала от минус 35 м до 162 м. Протяженность маршрута составила 2467 км.

Работы проводились маршрутным методом в период с 12 по 30 августа 2017 г. Путь следования экспедиционного отряда представлен на карте (рис. 1) и в списке мест сбора образцов (табл. 1). Координаты и высоты над уровнем моря (н. у. м.) мест сбора определяли с помощью GPS-навигатора Garmin etrex 20x.

Результаты

Участниками экспедиции проводилось изучение разнообразия генетических ресурсов растений в различных природных комплексах бассейна р. Волги, расположенных на территории Волго-Ахтубинской поймы, дельты и приграничных с ними зонах опустыненных степей, полупустынь и пустынь. В коллекцию привлекался материал с максимальным диапазоном изменчивости морфологических признаков, из различных эколого-ценотических групп и ботанико-географических районов. Были обследованы заливные луга, берега рек, рукавов, ериков, култуков, падин, лиманов, оросительных каналов, старицы, ильмени, рисовые

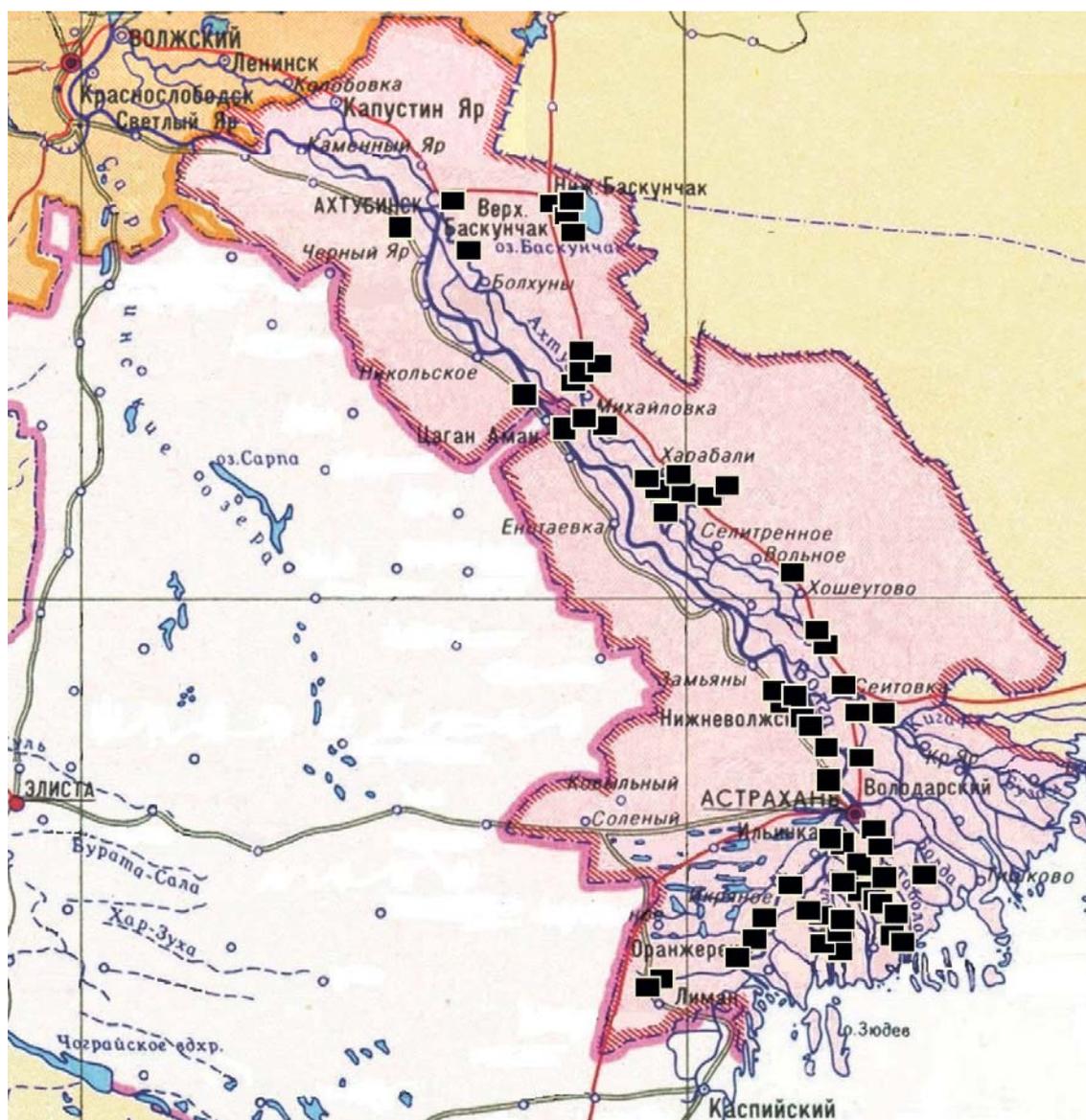


Рис. 1. Маршрут экспедиции и точки сбора образцов (Астраханская область, 2017 г.)

Fig. 1. The itinerary of the collecting mission and collecting sites (Astrakhan Province, 2017)

чеки, галерейные пойменные и парковые леса, опустыненные степи и пустыни. Собирали как местные сорта культурных растений, так и дикие виды, относящиеся к диким родичам культурных растений (ДРКР) или перспективные для введения в культуру.

Всего было изучено 68 местообитаний и собран гербарий 10 видов (60 листов): *Aeluropus pungens* (Bieb.) C. Koch, *Agropyron fragile* (Roth) Nevski, *A. pectiniforme* Roem. et Schult., *Eragrostis minor* Host, *Melilotus albus* Medik., *M. wolgicus* Poir., *M. dentatus* (Waldst. & Kit.) Pers., *M. polonicus* (L.) Pall., *Medicago sativa* L., *Solanum kitagawae* Schonbeck-Temesy (см. табл. 1).

В 65 пунктах были найдены и привлечены в коллекцию ВИР 160 образцов (обр.) семян, относящихся к 39 видам (см. табл. 1, табл. 2). Из них наибольшее число (28 видов, 140 обр.) – дикие родичи кормовых культур и виды, перспективные для использования на корм, – *Astragalus* sp. (1), *A. vulpinus* Willd. (1), *Glycyrrhiza aspera* Pall. (5), *G. glabra* L. (6), *Lotus corniculatus* L. (6), *Medicago coerulea* Less. ex Ledeb. (6), *M. sativa* (4),

Melilotus sp. (1), *M. albus* (3), *M. officinalis* (L.) Pall. (7), *M. polonicus* (2), *M. dentatus* (1), *M. wolgicus* (4), *Trifolium fragiferum* L. (1), *Aeluropus pungens* (1), *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult. (12), *A. fragile* (13), *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (6), *Bromus squarrosus* L. (2), *B. tectorum* L. (1), *Elytrigia lolioides* (Kar. et Kir.) Nevski (8), *E. repens* (L.) Nevski (27), *Eragrostis minor* (1), *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski (3), *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. (6), *Koeleria glauca* (Spreng.) DC. (4), *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert (1), *Poa bulbosa* L. (subsp. *vivipara* (Koeler) Arcang.) (6). Значительно меньшее число образцов было собрано для пополнения коллекций генетических ресурсов овощных (3 вида: *Asparagus officinalis* L. (1), *Solanum kitagawae* (2), *S. nigrum* L. (2) – 5 обр.), технических (2 вида: *Abutilon theophrasti* Medik. (2), *Helianthus lenticularis* Dougl. ex Lindl. (3) – 5 обр.), зерновых (2 вида: *Aegilops cylindrica* Host (2), *Hordeum leporinum* Link (1) – 3 обр.) и плодовых (4 вида: *Armeniaca vulgaris* Lam. (2), *Elaeagnus angustifolia* L. (3), *Prunus cerasifera* Ehrh. (1), *Rubus caesius* L. (1). – 7 обр.) культур.

Таблица 1. Места сбора образцов на территории Астраханской области, 2017 г.

Table 1. Plant collecting sites within Astrakhan Province, 2017

Место сбора	Координаты, высота н. у. м.	Название вида
Астраханская область		
Черноярский район, долина р. Волги, окрестности п. Зубовка, рядом с ериком Подовским и на краю поля с посадками перца, в зарослях вместе с полынью и другими сложноцветными.	N 48°07'467" E 046°03'086", h 9 m	Семена: <i>Melilotus officinalis</i> , <i>M. wolgicus</i> Poir., <i>Elytrigia lolioides</i> , <i>Medicago coerulea</i> , <i>Agropyron fragile</i> (Roth) Nevski
Енотаевский район, на границе с Республикой Калмыкия, долина р. Волги, правый берег, в овраге у бахчи, вместе с ивняком (<i>Alhagi maurorum</i> Medik., <i>Artemisia</i> sp. и др.).	N 47°29'588" E 046°45'561", h 5 m	Семена: <i>Agropyron fragile</i>
Наримановский район, окрестности п. Нариманов, полупустыня, песчаные холмы (<i>Tamarix ramosissima</i> Ledeb., <i>Alhagi maurorum</i> , <i>Euphorbia</i> sp., <i>Artemisia</i> sp., <i>Kochia</i> sp., <i>Centaurea wolgensis</i> DC. и др.).	N 46°42'390" E 047°49'520", h -22 m	Семена: <i>Agropyron fragile</i> , <i>Astragalus vulpinus</i> Willd., <i>Astragalus</i> sp. Гербарий: <i>Astragalus</i> sp., <i>Eragrostis minor</i> Host
Наримановский район, окрестности п. Нариманов, полупустыня, на обочине дороги рядом с песчаными холмами (<i>Artemisia</i> sp., <i>Kochia</i> sp., <i>Centaurea wolgensis</i> и др.).	N 46°42'656" E 047°49'409", h -30 m	Гербарий: <i>Melilotus wolgicus</i>
Наримановский район, окрестности п. Нариманов, правый берег р. Волга,вейниково-солодково-злаковый луг, рядом с ивовым редколесьем.	N 46°42'737" E 047°50'151", h -32 m	Семена: <i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>Glycyrrhiza aspera</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Asparagus officinalis</i> L., <i>Elaeagnus angustifolia</i> L.
Наримановский район, окрестности п. Нариманов, заболоченный луг с ивняком около грунтовой дороги (<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin ex Steud., <i>Alhagi maurorum</i> , <i>Atriplex</i> sp., <i>Agropyron</i> sp., <i>Leymus racemosus</i> и др.).	N 46°42'488" E 047°50'060", h -30 m	Семена: <i>Medicago sativa</i> L., <i>Leymus racemosus</i> (Lam.) Tzvel., <i>Agropyron desertorum</i> (Fisch. ex Link) Schult., <i>A. fragile</i> Гербарий: <i>Medicago sativa</i>
Наримановский район, окрестности п. Остров Верхний, заливной луг на берегу р. Волги, около посаженного ясеневоего леса, с изредка встречающимися тополями, среди <i>Elytrigia repens</i> , <i>Inula</i> sp., <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Asparagus</i> sp. и др.).	N 46°42'484" E 047°50'059", h -25 m	Семена: <i>Bromopsis inermis</i>
Наримановский район, между п. Волжское и г. Астрахань, песчаные холмы с единичными растениями <i>Artemisia</i> sp., <i>Kochia</i> sp., <i>Centaurea wolgensis</i> , <i>Leymus racemosus</i> , <i>Agropyron desertorum</i> и др.	N 46°35'992" E 047°52'417", h -11 m	Семена: <i>Eragrostis minor</i> , <i>Leymus racemosus</i> .
Наримановский район, междуречье, между левым берегом р. Волги и ее притоком р. Рыча, окрестности п. Рычанский, рядом с ериком Бобер. Заливной луг, на краю скошенного поля, среди <i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>G. aspera</i> , <i>Carex</i> sp., <i>Polygonum</i> sp., <i>Elytrigia repens</i> , <i>Lythrum salicaria</i> L. и др.	N 46°33'820" E 048°04'608", h -20 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>G. aspera</i>
г. Астрахань, Солянка, правый берег р. Волги, в канаве у бензоколонки с <i>Alhagi maurorum</i> , <i>Artemisia</i> sp., <i>Phragmites</i> sp. и др.).	N 46°20'58" E 048°02'26", h 12 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Medicago coerulea</i>
Приволжский район, с. Яксатово, Астраханская опытная станция ВИР, в посеве <i>Vigna unguiculata</i> (L.) Walp.	N 46°13'431" E 048°01'019", h -24 m	Семена: <i>Solanum nigrum</i> L.

Таблица 1. (продолжение)

Table 1. (continued)

Место сбора	Координаты, высота н. у. м.	Название вида
Приволжский район, дельта р. Волги, с. Яксатово, садовый участок, местный сорт.	N 46°14'52" E 048°00'38", h -13 m	Косточки: <i>Prunus cerasifera</i> Ehrh.
Приволжский район, с. Яксатово, рядом с турбазой «Юный Каспиец» у р. Кизань, остепненный луг (<i>Bromus</i> sp., <i>Glycyrrhiza glabra</i> и др.).	N 46°13'432" E 048°01'009"	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Eremopyrum triticeum</i>
Приволжский район, дельта р. Волги, недалеко от п. Три протока, на обочине шоссе у рисовых чеков и <i>Phragmites australis</i> , среди <i>Limonium</i> sp., <i>Artemisia</i> sp., <i>Kochia</i> sp., <i>Alhagi maurorum</i> и др.	N 46°18'463" E 048°05'791"	Семена: <i>Medicago coerulea</i> , <i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>Aegilops cylindrica</i> Гербарий: <i>Medicago coerulea</i> , <i>Lotus corniculatus</i>
Приволжский район, дельта р. Волги, окрестности п. Кирпичный завод 1 и протоки Царев, на песчаных буграх Бэра, пустынная полынно-злаковая степь, среди <i>Limonium</i> sp., <i>Artemisia</i> sp., <i>Kochia</i> sp., <i>Alhagi maurorum</i> и др.	N 46°16'252" E 048°06'289", h 23 m	Семена: <i>Agropyron fragile</i>
Приволжский район, дельта р. Волги, окрестности п. Семибугры, пойма р. Большая Черная около переката Семибугрин, разнотравный луг, с одиночно растущими ивами: солодки шершавая и голая (<i>Glycyrrhiza aspera</i> , <i>G. glabra</i>), вейник (<i>Calamagrostis</i> sp.), дербенник (<i>Lythrum</i> sp.), девясил (<i>Inula britannica</i> L.), злаки, конопля (<i>Cannabis ruderalis</i> Janisch.), подсолнечник (<i>Helianthus lenticularis</i>) и др.	N 46°02'701" E 048°15'370", h -22 m	Семена: <i>Glycyrrhiza glabra</i>
Камызякский район, дельта р. Волги, между п. Семибугры и п. Тузуклей, холмы, опустыненная степь: злаки, вейник (<i>Calamagrostis</i> sp.), пырей (<i>Elytrigia repens</i>), кермек (<i>Limonium</i> sp.), коровяк (<i>Verbascum</i> sp.), верблюжья колючка (<i>Alhagi maurorum</i>), по обочине дороги донник каспийский (<i>Melilotus polonicus</i> (L.) Pall.) и др.	N 46°11'799" E 048°12'674", h -25 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Agropyron desertorum</i>
Камызякский район, дельта р. Волги, окрестности п. Каспий, берег ерика Черепашка, поляна в прирусловом старом ивовом (<i>Salix alba</i> L.) лесу, с ежевичным подлеском (<i>Rubus caesius</i> L.). Ранотравье: злаки, лядвенец рогатый, донники и др.	N 46°07'271" E 048°16'479", h -17 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Melilotus</i> sp., <i>Lotus corniculatus</i>
Камызякский район, окрестности с. Застенка, пойма реки Тобола, солодково-полынный луг с редким кустарником: <i>Alhagi maurorum</i> , <i>Artemisia</i> sp., <i>Zygophyllum fabago</i> L., <i>Elaeagnus</i> sp. и др.	N 46°05'909" E 048°10'901", h -5 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>Helianthus lenticularis</i> , <i>Abutilon theophrasti</i> Medik.
Камызякский район, подножие бугра Бэра: <i>Artemisia</i> sp., <i>Trigonella</i> sp., <i>Astragalus</i> sp., <i>Elaeagnus</i> sp. и др.	N 46°06'849" E 048°09'290", h -26 m	Семена: <i>Agropyron fragile</i> , <i>Melilotus officinalis</i> Гербарий: <i>Agropyron fragile</i> , <i>Melilotus polonicus</i>
Камызякский район, дельта р. Волги, г. Камызяк, садовый участок, местный сорт.	N 46°06'58" E 048°04'37", h 0 m	Косточки: <i>Armeniaca vulgaris</i> Lam. – 2 образца
Камызякский район, окрестности п. Чапаево, дельта р. Волги, чеки с овощными культурами (патиссоны, помидоры, огурцы), на обочине грунтовой дороги рядом с <i>Phragmites australis</i> , <i>Echinochloa crusgalli</i> (L.) P. Beauv., <i>Abutilon theophrasti</i> , <i>Solanum nigrum</i> , <i>Artemisia</i> sp., <i>Melilotus officinalis</i> и др.	N 45°57'793" E 048°17'390", h 35 m	Семена: <i>Abutilon theophrasti</i> , <i>Solanum nigrum</i> , <i>Melilotus officinalis</i>

Таблица 1. (продолжение)
Table 1. (continued)

Место сбора	Координаты, высота н. у. м.	Название вида
Камызякский район, окрестности п. Чапаево, дельта р. Волги, р. Черепашка, на обочине грунтовой дороги рядом с чековым прудом, вместе с <i>Phragmites australis</i> , <i>Echinochloa crusgalli</i> , <i>Artemisia</i> sp., <i>Melilotus officinalis</i> , <i>M. albus</i> , <i>Cannabis ruderalis</i> , <i>Atriplex</i> sp. и др.	N 45°58'061" E 048°17'201", h -3 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Melilotus officinalis</i> , <i>M. albus</i> Medik., <i>Helianthus lenticularis</i>
Камызякский район, дельта р. Волги, ерик Кривой, рядом с протокой Большая Черная. На обочине грунтовой дороги, идущей вдоль ерика и разнотравно-осоково-ежевичного ветляника, с единичными кустами лоха узколистного и тополя, совместно с <i>Carex</i> sp., <i>Butomus umbellatus</i> L., <i>Artemisia</i> sp., <i>Datura</i> sp. и др. <i>Solanum kitagawae</i> Schonbeck-Temesy обвивает придорожные кусты.	N 45°56'507" E 048°17'595", h -22 m	Семена: <i>Glycyrrhiza aspera</i> , <i>Solanum kitagawae</i> Schonbeck. Temesy Гербарий: <i>Solanum kitagawae</i>
Камызякский район, дельта р. Волги, у протоки Костыль, слева от о. Мининский, в подлеске ясенево-ивового леса вместе с <i>Carex</i> sp., <i>Inula</i> sp., <i>Typha angustifolia</i> L., <i>Glycyrrhiza aspera</i> и <i>G. glabra</i> и др.	N 46°01'976" E 048°12'763", h -25 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Rubus caesius</i>
Камызякский район, дельта р. Волги, окрестности с. Обуховский, между ериком Гусек и Верхняя Мартыновка, заброшенные рисовые чеки, поросшие <i>Echinochloa crusgalli</i> , <i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>Trachomitum sarmatiense</i> Woodson, <i>Calamagrostis</i> sp. и др., на обочине грунтовой дороги между чеками.	N 45°49'468" E 048°09'884", h -32 m	Семена: <i>Melilotus dentatus</i> (Waldst. & Kit.) Pers., <i>M. albus</i> , <i>Elytrigia repens</i> Гербарий: <i>Melilotus dentatus</i> , <i>M. albus</i>
Камызякский район, дельта р. Волги, окрестности с. Обуховский, между ериками Гусек и Нижняя Мартыновка, около грунтовой дороги и зарослей <i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>Elaeagnus angustifolia</i> , <i>Trachomitum sarmatiense</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Helianthus annuus</i> L., <i>Melilotus albus</i> , <i>Cynanchum acutum</i> L. и др.	N 45°48'828" E 048°10'527", h -32 m	Семена: <i>Medicago sativa</i> , <i>Elytrigia repens</i> Гербарий: <i>Melilotus albus</i>
Камызякский район, дельта р. Волги, между с. Обуховский и с. Новинский, вблизи протоки Затон и ерика Гусек, около обочины дороги на кустах <i>Tamarix ramosissima</i> и <i>Elaeagnus angustifolia</i> , рядом с <i>Trachomitum sarmatiense</i> , <i>Artemisia</i> sp. и др.	N 45°52'094" E 048°08'913", h -32 m	Семена: <i>Solanum kitagawae</i>
Камызякский район, дельта р. Волги, около рукава р. Кизань и ерика Большой Кашкадак, рядом с о. Захаровский, у обочины дороги проходящей между заболоченным лугом (<i>Typha angustifolia</i> , <i>Carex</i> sp., <i>Artemisia</i> sp., <i>Althaea officinalis</i> L., <i>Dipsacus fullonum</i> L.) и прирусловым лесом (<i>Salix</i> sp., <i>Ulmus</i> sp., <i>Fraxinus pennsylvanica</i> Marsh., <i>Tamarix ramosissima</i> , <i>Elaeagnus angustifolia</i> и др.).	N 45°59'863" E 048°07'527", h -25 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Elaeagnus angustifolia</i> , <i>Phalaroides arundinaceae</i> (L.) Rauschert
Камызякский район, Дамчикский участок Астраханского государственного природного биосферного заповедника, дельта р. Волги, около ерика Дубной, рядом с зарослями ясеня пенсильванского (<i>Fraxinus pennsylvanica</i>) и ежевичника (<i>Rubus caesius</i>), разнотравный пойменный луг (пырей (<i>Elytrigia repens</i>), горец (<i>Polygonum</i> sp.), кендырь (<i>Trachomitum sarmatiense</i>), полынь (<i>Artemisia</i> sp.), тростник (<i>Phragmites australis</i>), щавелек (<i>Rumex</i> sp.), алтей (<i>Althaea officinalis</i>) и др.	N 45°47'181" E 047°53'113", h -20 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i>
Камызякский район, Дамчикский участок Астраханского государственного природного биосферного заповедника, дельта р. Волги, пойменный разнотравный луг средко растущим тамариском (<i>Tamarix</i> sp.), полынь (<i>Artemisia</i> sp.), дербенник (<i>Lythrum</i> sp.), пырей (<i>Elytrigia repens</i>), горец (<i>Polygonum</i> sp.) и др.	N 45°47'438" E 047°53'439", h -25 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i>

Таблица 1. (продолжение)

Table 1. (continued)

Место сбора	Координаты, высота н. у. м.	Название вида
Камызякский район, Дамчикский участок Астраханского государственного природного биосферного заповедника, дельта р. Волги, на обочине дороги в месте пересечения р. Правая Горная и ерика Вестовый, около луга с одиночными деревьями тамарикса, рядом с зарослями ветлы (<i>Salix alba</i>), полыни (<i>Artemisia</i> sp.) и др.	N 45°49'365" E 047°56'778", h -26 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Melilotus officinalis</i>
Камызякский район, Дамчикский участок Астраханского государственного природного биосферного заповедника, дельта р. Волги, берег р. Горной, недалеко от п. Полдневое, рядом с приустьевым лесом (<i>Populus</i> sp., <i>Fraxinus pennsylvanica</i> , <i>Elaeagnus angustifolia</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Calamagrostis</i> sp., <i>Lactuca</i> sp., <i>Solanum nigrum</i> , <i>Medicago caerulea</i> , <i>Trigonella</i> sp.), на сухом засоленном стравленном лугу, среди редких деревьев тамарикса, полыни (<i>Artemisia</i> sp.), верблюжьей колючки (<i>Alhagi maurorum</i>), солодки шершавой (<i>Glycyrrhiza aspera</i>), пырея, <i>Rumex</i> sp., <i>Bromus tectorum</i> , <i>Aeluropus pungens</i> и др.	N 45°49'225" E 047°56'838", h -26 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Bromus tectorum</i> L. Гербарий: <i>Aeluropus pungens</i> (Bieb.) C. Koch, <i>Glycyrrhiza glabra</i> , <i>Lotus corniculatus</i>
Камызякский район, Дамчикский участок Астраханского государственного природного биосферного заповедника, дельта р. Волги, окрестности п. Полдневое, берег р. Горной, заросшей лотосами (<i>Nelumbo caspica</i> (DC.) Fisch.), заболоченный луг рядом с приустьевым ивовым лесом (<i>Salix alba</i>), рогозом, осокой, <i>Lotus corniculatus</i> и др.	N 45°49'225" E 047°56'839", h -21 m	Семена: <i>Trifolium fragiferum</i> L.
Камызякский район, Дамчикский участок Астраханского государственного природного биосферного заповедника, дельта р. Волги, окрестности п. Полдневое, обочина грунтовой дороги между озером и р. Горной, рядом с порослью ивы, клевером земляничными, <i>Melilotus officinalis</i> и др. Кусты <i>Tamarix</i> sp. увиты <i>Solanum kitagawae</i> .	N 45°49'225" E 047°56'839", h -21 m	Семена: <i>Melilotus officinalis</i>
Камызякский район, на острове дельты р. Волги, окрестности п. Нижненикольский, рядом с ериком Луков и грунтовой дорогой к паромной переправе, на заброшенных рисовых чеках, поросших тростником (<i>Phragmites australis</i>), лохом (<i>Elaeagnus angustifolia</i>), соломкой (<i>Glycyrrhiza aspera</i>), вейником (<i>Calamagrostis</i> sp.), осокой (<i>Carex</i> sp.), пыреем (<i>Elytrigia repens</i>), полынью (<i>Artemisia</i> sp.), дербенником (<i>Lythrum</i> sp.) и др.	N 45°51'551" E 047°58'901", h -32 m	Семена: <i>Glycyrrhiza aspera</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Lotus corniculatus</i>
Камызякский район, окрестности г. Камызяк, подножие бугра Бэра, опустыненная степь (полынь (<i>Artemisia</i> sp.), верблюжья колючка (<i>Alhagi maurorum</i>), <i>Asparagus</i> sp., <i>Astragalus physodes</i> L., <i>Melilotus polonicus</i> и др.).	N 46°02'698" E 048°00'373", h -11 m	Семена: <i>Agropyron fragile</i> (узкие колосья), <i>A. fragile</i> (широкие колосья)
Красноярский район, около р. Кигач, заливной осоково-злаковый луг, с редким кустарником, <i>Carex</i> sp., <i>Inula</i> sp., <i>Altaea officinalis</i> , <i>Poligonum</i> sp., <i>Tamarix</i> sp., <i>Datura</i> sp. и др.	N 46°08'084" E 048°08'456", h -27 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i>
Красноярский район, Волго-Ахтубинская пойма, междуречье, правый берег р. Ахтуба, окрестности п. Новоурусовка. Лоховое редколесье с мозаично расположенными между деревьями полянами из <i>Glycyrrhiza aspera</i> , дурнишника (<i>Xanthium</i> sp.), полыни (<i>Artemisia</i> sp.), верблюжьей колючки (<i>Alhagi maurorum</i>). В тени деревьев лядвенец рогатый и пырей (<i>Elytrigia repens</i>), вместе с девясилом (<i>Inula britannica</i> L.) и др.	N 46°40'557" E 048°03'130", h -15 m	Семена: <i>Lotus corniculatus</i> , <i>Glycyrrhiza aspera</i> , <i>Elytrigia repens</i>
Красноярский район, с. Сеитовка, заросший сад, сложноцветные, конопля, лебеда и др.	N 46°43'333" E 048°03'121", h -12 m	Семена: <i>Medicago sativa</i> , <i>Helianthus lenticularis</i>

Таблица 1. (продолжение)

Table 1. (continued)

Место сбора	Координаты, высота н. у. м.	Название вида
Красноярский район, долина р. Ахтуба, между п. Ахтуба и п. Вторая Ахтуба. Недалеко от Астраханского городища. Полупустыня с редкими кустами тамариска, верблюжей колючки (<i>Alhagi maurorum</i>), полыни (<i>Artemisia</i> sp.), кермека (<i>Limonium</i> sp.).	N 46°49'859" E 047°58'829", h -19 m	Семена: <i>Agropyron fragile</i>
Красноярский район, долина р. Ахтуба, за п. Вторая Ахтуба по направлению к п. Досанг. Пустыня с редкими кустами тамариска (<i>Tamarix</i> sp.) и жузгуна (<i>Calligonum aphyllum</i> (Pall.) Guerke): верблюжья колючка (<i>Alhagi maurorum</i>), полынь (<i>Artemisia</i> sp.), кермек (<i>Limonium</i> sp.).	N 46°53'855" E 047°55'489", h -21 m	Семена: <i>Leymus racemosus</i>
Харабалинский район, пойма р. Ахтуба, за п. Ашулук по направлению к г. Харабали. Песчано-полынная пустыня, приуроченная к бугристым пескам, с преобладанием тамариска (<i>Tamarix</i> sp.) и полыни (<i>Artemisia arenaria</i> DC.).	N 47°06'190" E 047°47'205", h -16 m	Семена: <i>Agropyron desertorum</i>
Харабалинский район, пойма р. Ахтуба. По направлению к Охотничьему хозяйству «Синяя птица». Заливной разнотравный луг на берегу р. Ашулук рядом с прирусловым лесом, вместе с <i>Carex</i> sp., <i>Althaea officinalis</i> , <i>Hierochloa</i> sp., <i>Asparagus officinalis</i> .	N 47°06'290" E 047°44'825", h -24 m	Семена: <i>Bromopsis inermis</i>
Харабалинский район, на берегу р. Ашулук рядом с прирусловым лесом (тополь, ива, ясень, лох), на лугу между кустами <i>Halimodendron halodendron</i> (Pall.) Voss (чингиль серебристый) и тамариска (<i>Tamarix</i> sp.), вместе с полынью (<i>Artemisia</i> sp.), верблюжей колючкой (<i>Alhagi maurorum</i>), коноплей (<i>Cannabis ruderalis</i>), пыреем (<i>Elytrigia repens</i>), девясилом (<i>Inula</i> sp.) и др.	N 47°05'790" E 047°44'491", h -23 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i>
Харабалинский район. У поворота на Охотничье хозяйство «Синяя птица» с трассы на г. Харабали. Недалеко от р. Ашулук, за посадками ясеновой лесополосы. В пустыне, рядом с полынью (<i>Artemisia</i> sp.), <i>Gypsophila</i> sp., <i>Kochia</i> sp., <i>Centaurea</i> sp. и др.	N 47°07'028" E 047°45'890", h -26 m	Семена: <i>Agropyron desertorum</i> , <i>A. fragile</i>
Харабалинский район, окрестности п. Ашулук, песчаная бугристая пустыня, на обочине грунтовой дороги (<i>Artemisia</i> sp., <i>Heliotropium ellipticum</i> Ledeb. и др.).	N 47°21'016" E 047°32'923", h -22 m	Семена: <i>Elytrigia lolioides</i>
Харабалинский район, окрестности п. Ашулук, песчаная бугристая пустыня. (<i>Artemisia</i> sp., <i>Agropyron desertorum</i> , <i>A. fragile</i> , <i>Festuca valesiaca</i> Gaudin s.l., <i>Leymus racemosus</i> и др.).	N 47°21'020" E 047°29'608", h -10 m	Семена: <i>Leymus racemosus</i> , <i>Poa bulbosa</i> (subsp. <i>vivipara</i>), <i>Agropyron desertorum</i> , <i>A. fragile</i>
Харабалинский район. Пригород г. Харабали, Харабалинская насосная станция, на берегу р. Ашулук, рядом с прирусловым ясеновым лесом, среди полыни, солодки гладкой и шершавой, цикория, люцерны голубой и др.	N 47°22'774" E 047°18'790", h -20 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i>
Харабалинский район. Окраина г. Харабали, разнотравный луг у ивняка рядом с шоссе, среди полыни (<i>Artemisia</i> sp.), лебеды (<i>Atriplex</i> sp.), смолевки (<i>Silene</i> sp.), горца птичьего (<i>Polygonum aviculare</i> L.), верблюжей колючки (<i>Alhagi maurorum</i>) и др.	N 47°25'144" E 047°15'249", h -15 m	Семена: <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Medicago sativa</i>
Харабалинский район. По трассе по направлению к г. Ахтубинску, между п. Сасыколи и п. Бугор. Опустыненная полынно-типчаковая степь на песчаных холмах. Среди полыни (<i>Artemisia</i> sp.), злаков, крестоцветных, <i>Euphorbia</i> sp., <i>Kochia</i> sp., <i>Centaurea</i> sp., <i>Leymus racemosus</i> и др.	N 47°33'559" E 046°56'319", h -5 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>Leymus racemosus</i> , <i>Poa bulbosa</i> subsp. <i>vivipara</i> , <i>Hordeum leporinum</i> Link, <i>Bromopsis inermis</i>

Таблица 1. (продолжение)

Table 1. (continued)

Место сбора	Координаты, высота н. у. м.	Название вида
Харабалинский район. По трассе по направлению к г. Ахтубинску, между п. Сасыколи и п. Бугор. На берегу притока реки Ашулук, около зарослей лоха узколистного, аморфы кустарниковой (<i>Amorpha fruticosa</i> L.) и тростника (<i>Phragmites australis</i>), среди <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Hordeum leporinum</i> , <i>Festuca</i> sp., <i>Cannabis ruderalis</i> , <i>Carduus</i> sp. и др.	N 47°33'559" E 046°56'319", h -5 m	Семена: <i>Elaeagnus angustifolia</i> , <i>Medicago coerulea</i> , <i>Eremopyrum triticeum</i>
Харабалинский район. Пойма р. Ахтуба, около трассы между п. Бугор и п. Верблюжий. Знаменское военно-охотничье общество, охотничье хозяйство «Удачное». Рядом с бескрайней поlynно-пырейной опустыненной степью, с изредка встречающейся <i>Stipa</i> sp. В придорожной посадке (вязовой лесополосе).	N 47°40'540" E 046°53'019", h -11 m	Семена: <i>Elytrigia lolioides</i>
Граница Харабалинского и Ахтубинского районов. Пойма р. Ахтуба, около трассы по направлению к п. Верблюжий. Поlynнная степь с редкими кустами тамариска, среди <i>Leymus racemosus</i> , житняка, донника (<i>Melilotus albus</i> , <i>M. wolgicus</i>), <i>Kochia</i> sp. и др.	N 47°42'814" E 046°53'289", h 0 m	Семена: <i>Melilotus wolgicus</i> , <i>Agropyron desertorum</i> Гербарий: <i>Melilotus wolgicus</i> , <i>M. polonicus</i>
Харабалинский район. Холмистые пески, злаково-поlynнная степь, балка (верблюжья колючка (<i>Alhagi maurorum</i>), поlynнь (<i>Artemisia</i> sp.), ковыль (<i>Stipa</i> sp.), тонконог (<i>Koeleria glauca</i> , колосняк гигантский (<i>Leymus racemosus</i>), житняк пустынный (<i>Agropyron desertorum</i>), пырей ползучий (<i>Elytrigia repens</i>), овсяница (<i>Festuca</i> sp.), качим (<i>Gypsophila</i> sp.).	N 47°42'816" E 046°53'289", h 8 m	Семена: <i>Koeleria glauca</i> , <i>Agropyron desertorum</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Leymus racemosus</i>
Харабалинский район, окрестности п. Ново-Николаевка. Стравленные луга на берегу р. Ахтубы, рядом с прирусловым лесом (ива, тополь, ясень, дикая груша, абрикос, поlynнь).	N 48°02'738" E 046°20'635", h -11 m	
Ахтубинский район, окрестности п. Средний Баскунчак, при подъезде к горе Богдо, склоны балок. Поlynно-злаковая степь (<i>Artemisia abrotanum</i> L., <i>Thymus kirgisorum</i> Dubjan., <i>Festuca</i> sp., <i>Bromus</i> sp., <i>Stipa</i> sp., <i>Stipagrostis pennata</i> (Trin.) de Winter, <i>Eremopyrum</i> sp., <i>Agropyron</i> sp. и др.).	N 48°13'257" E 046°47'579", h 0 m	Семена: <i>Elytrigia lolioides</i> , <i>Agropyron desertorum</i> , <i>Koeleria glauca</i> , <i>Poa bulbosa</i> subsp. <i>vivipara</i> Гербарий: <i>Agropyrum pectiniforme</i> Roem. et Schult.
Ахтубинский район, окрестности п. Нижний Баскунчак, при подъезде к горе Богдо, обочина дороги, рядом с песчаной поlynно-злаковой степью (<i>Artemisia</i> sp., <i>Goniolimon rubellum</i> (S.G. Gmel.) Klok., <i>Gypsophila</i> sp., <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Tulipa</i> sp., <i>Stipa</i> sp., <i>Stipagrostis pennata</i> , <i>Agropyron</i> sp., <i>Astragal</i> sp. и др.).	N 48°09'75" E 046°48'040", h 7 m	Семена: <i>Agropyron desertorum</i> , <i>A. fragile</i> , <i>Medicago coerulea</i> , <i>Elytrigia lolioides</i> , <i>Koeleria glauca</i>
Ахтубинский район, г. Б. Богдо, Государственный природный заповедник «Богдинско-Баскунчакский», поlynно-типчаковая степь, около песчанниковых скал (<i>Agropyron desertorum</i> , <i>Artemisia</i> sp., <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Gypsophila</i> sp., <i>Centaurea</i> sp., <i>Helichrysum nogaicum</i> Tzvel., <i>Rheum tataricum</i> L. и др.	N 48°08'723" E 046°51'435", h 71 m	Семена: <i>Agropyron desertorum</i>
Ахтубинский район, берег оз. Баскунчак, солончак, барханные пески, с растительностью, представленной галофильнопсаммофильными видами (<i>Limonium</i> sp., <i>Salicornia</i> sp., <i>Salsola</i> sp., <i>Puccinellia</i> sp., <i>Agropyron desertorum</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Bromus</i> sp., <i>Ephedra distachya</i> L., <i>Calligonum caput-medusea</i> Schrenk и др.).	N 48°12'567" E 046°49'820", H -20 m	Семена: <i>Agropyron desertorum</i> , <i>Elytrigia lolioides</i> , <i>Poa bulbosa</i> subsp. <i>vivipara</i>

Таблица 1. (окончание)

Table 1. (end)

Место сбора	Координаты, высота н. у. м.	Название вида
Ахтубинский район, окрестности г. Ахтубинск, полынно-злаковая степь рядом с железной дорогой (<i>Artemisia</i> sp., <i>Agropyron desertorum</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Astragal</i> sp., <i>Bromus</i> sp., <i>Koeleria glauca</i> , <i>Melilotus wolgicus</i> , <i>Atriplex</i> sp., <i>Sonchus arvensis</i> L. и др.).	N 48°16'200" E 046°18'279", h -4 m	Семена: <i>Agropyron desertorum</i> , <i>A. fragile</i> , <i>Elytrigia lolioides</i> , <i>Poa bulbosa</i> subsp. <i>vivipara</i> , <i>Melilotus polonicus</i> , <i>Koeleria glauca</i> Гербарий: <i>Melilotus wolgicus</i>
Лиманский район, дельта р. Волги, между п. Лиман и п. Яндыки, рядом с ериком Дьячковский, на обочине шоссе около высохшего лимана (ильменя), солонцы, чернополынная пустыня (полынь, злаки, маревые).	N 45°46'064" E 047°11'190", h 51 m	Семена: <i>Elytrigia repens</i> , <i>E. lolioides</i> , <i>Melilotus officinalis</i> , <i>Poa bulbosa</i> subsp. <i>vivipara</i> , <i>Aegilops cylindrica</i>
Лиманский район, дельта р. Волги, между п. Лиман и п. Яндыки, рядом с ериком Дьячковский, на обочине шоссе около водохранилища Шуралинское, напротив высохшего лимана (ильменя), солонцы, чернополынная пустыня (полынь, злаки, маревые, гармала обыкновенная (<i>Peganum harmala</i> L.)).	N 45°46'064" E 047°11'190", h 51 m	Семена: <i>Bromus squarrosus</i> L.
Лиманский район, дельта р. Волги, ильменно-бугровый район, межбугровое понижение (тростник (<i>Phragmites australis</i>), парнолистник (<i>Zygodphyllum fabago</i>), солерос (<i>Salicornia</i> sp.), тамариск (<i>Tamarix</i> sp.), злаки, марь (<i>Chenopodium</i> sp.), гармала обыкновенная (<i>Peganum harmala</i>) и др.).	N 45°47'516" E 047°18'213" h -34 m	
Лиманский район, дельта р. Волги, ильменно-бугровый район, окрестности п. Заречное, берег ильменя Шавуча (тростник (<i>Phragmites australis</i>), камыш трехгранный (<i>Schoenoplectus triquetus</i> (L.) Palla), тамариск (<i>Tamarix</i> sp.), девясил (<i>Inula britannica</i>), вейник (<i>Calamagrostis</i> sp.), пырей, осока (<i>Carex</i> sp.), ластовень (<i>Cynanchum acutum</i> L.), <i>Limonium</i> sp. и др.).	N 45°51'713" E 047°25'651", h -30 m	Семена: <i>Bromus squarrosus</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Eremopyrum triticeum</i>
Икрянинский район, дельта р. Волги, ильменно-бугровый район, окрестности п. Сергиевка, берег р. Бахтемир, прирусловый лес (ива, тополь, акация), в подлеске у берега – <i>Asparagus officinalis</i> , рогоз узколистный (<i>Typha angustifolia</i> L.), камыш трехгранный (<i>Schoenoplectus triquetus</i>), тамариск (<i>Tamarix</i> sp.), пырей, осока (<i>Carex</i> sp.), <i>Potentilla</i> sp., <i>Cannabis ruderalis</i> , <i>Althaea officinalis</i> , <i>Euphorbia</i> sp., дурнишник (<i>Xanthium</i> sp.) и др. На краю леса – селитрянки шобера (<i>Nitraria schoberi</i> L.).	N 45°58'07" E 047°37'12", h -23 m	
Икрянинский район, дельта р. Волга, ильменно-бугровый район, окрестности г. Икряное, пойма р. Бахтемир, прирусловый лес (<i>Acer tataricum</i> L., <i>Elaeagnus angustifolia</i>), в подлеске – тамариск (<i>Tamarix</i> sp.), ежевика (<i>Rubus caesius</i>), в травяном ярусе – полынь (<i>Artemisia</i> sp.), вейник (<i>Calamagrostis</i> sp.), кермек (<i>Limonium</i> sp.), синеголовник (<i>Eryngium</i> sp.), аспарагус (<i>Asparagus officinalis</i>), пырей (<i>Elytrigia repens</i>), люцерна (<i>Medicago coerulea</i>), кострец (<i>Bromopsis inermis</i>), горец птичий (<i>Polygonum aviculare</i> L.), вьюнок полевой (<i>Convolvulus arvensis</i> L.) и др.	N 46°06'32" E 047°45'62", h -28 m	Семена: <i>Medicago coerulea</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Elytrigia repens</i>

Таблица 2. Перечень видов, семена которых были собраны в экспедиции по Астраханской обл., 2017 г.**Table 2.** The list of species whose seeds were collected during the explorations in Astrakhan Province, 2017

Вид	Район											
	г. Астрахань	Ахтубинский	Черноярский	Енотаевский	Наримановский	Харабалинский	Приволжский	Камызякский	Икрянинский	Лиманский	Красноярский	Число видов
<i>Astragalus</i> sp.					1							1
<i>A. vulpinus</i>					1							1
<i>Glycyrrhiza aspera</i>					2			2			1	5
<i>G. glabra</i>					2		2	2				6
<i>Lotus corniculatus</i>							1	3			2	6
<i>Medicago coerulea</i>	1	1	1			1	1		1			6
<i>M. sativa</i>					1	1		1			1	4
<i>Melilotus</i> sp.								1				1
<i>M. albus</i>								3				3
<i>M. officinalis</i>			1					5		1		7
<i>M. polonicus</i>						1		1				2
<i>M. dentatus</i>								1				1
<i>M. wolgicus</i>		1	1		1	1						4
<i>Trifolium fragiferum</i>								1				1
<i>Aeluropus pungens</i>								1				1
<i>Agropyron desertorum</i>		5			1	5		1				12
<i>A. fragile</i>		2	1	1	2	2	1	3			1	13
<i>A. pectiniforme</i>			1									1
<i>Bromopsis inermis</i>					2	3			1			6
<i>Bromus squarrosus</i>										2		2
<i>B. tectorum</i>								1				1
<i>Elytrigia lolioides</i>		4	1			2					1	8
<i>E. repens</i>	1				2	5	1	13	1	2	2	27
<i>Eragrostis minor</i>					1							1
<i>Eremopyrum triticeum</i>						1	1			1		3
<i>Leymus racemosus</i>					2	3					1	6
<i>Koeleria glauca</i>		3				1						4
<i>Phalaroides arundinacea</i>								1				1
<i>Poa bulbosa</i> subsp. <i>vivipara</i>		3				2				1		6
<i>Asparagus officinalis</i>					1							1
<i>Solanum kitagawae</i>								2				2
<i>S. nigrum</i>							1	1				2
<i>Abutilon theophrasti</i>								2				2
<i>Helianthus lenticularis</i>								2			1	3
<i>Aegilops cylindrica</i>							1			1		2
<i>Hordeum leporinum</i>						1						1
<i>Armeniaca vulgaris</i>								2				2
<i>Elaeagnus angustifolia</i>					1	1		1				3
<i>Prunus cerasifera</i>							1					1
<i>Rubus caesius</i>								1				1
Число образцов	2	19	6	1	20	30	10	51	3	8	10	160
Число видов	2	7	6	1	14	15	9	23	3	6	8	39

Волго-Ахтубинская пойма и прилегающие территории опустыненных степей и северных пустынь

В Астраханской области Волго-Ахтубинская пойма проходит сквозь Черноярский, Енотаевский, Наримановский, Харабалинский, Ахтубинский районы.

В данных районах в пойме встречаются луга высокого, среднего и низкого уровней, с разной степенью увлажнения в течение вегетационного сезона. На лугах высокого уровня из дикорастущих родичей культурных растений (ДРКР) и видов, используемых местным населением в качестве кормовых растений, нами были выявлены вейник наземный (*Calamagrostis epigeios* (L.) Roth.), щавель кислый (*Rumex acetosa* L.) и лядвенец рогатый (*Lotus corniculatus*). На лугах среднего уровня, занятых мезофитными растениями, – кострец безостый (*Bromopsis inermis*), пырей ползучий (*Elytrigia repens*) и мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.). В более влажных понижениях между гривами произрастали зубровка ползучая (*Hierochloa stepporum* P. Smirn.) и алтей лекарственный (*Althaea officinalis* L.). Пойменные массивы самого низкого уровня занимали клубнекамышево-ситняговые сообщества или тростник.

На значительной части внутренней поймы располагаются водоемы, заросшие по берегам прибрежно-водной растительностью – тростником обыкновенным (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.), рогозом (*Typha* spp.), сусаком зонтичным (*Butomus umbellatus* L.), стрелолистом (*Sagittaria sagittifolia* L.). Часто в этой зоне можно встретить сенокосы, на которых проводится заготовка сена и зеленых кормов.

На прирусловых высоких гривах преобладали ксерофитные виды: полыни (*Artemisia arenaria* DC., *A. austriaca* Jacq.), верблюжья колючка (*Alhagi maurorum* Medik.), злаки и др. (см. табл. 1). В Черноярском районе рядом с ериком Подовским на повышенном участке поймы, на краю поля с посадками перца, в зарослях полыни и других сложноцветных нами были собраны *Melilotus officinalis*, *M. wolgicus*, *Elytrigia lolioides*, *Medicago coerulea*, *Agropyron fragile*.

На участках, располагающихся на лугах и полянах около прирусловых лесов, обычно произрастало от 4 до 6 видов, относящихся к ДРКР. Растущие в этих местах растения представляют значительный интерес для селекции сортов, устойчивых к жаре, к длительным затоплениям и повышенной влажности почвы. Нами были обследованы подобные местообитания и собраны семена дикорастущих родичей кормовых, овощных, технических и плодовых культур:

1 – в Наримановском районе на правом берегу Волги в нескольких точках – на разнотравном лугу рядом с прирусловым ивняком и на заливном лугу около посаженного ясеневоего леса были собраны семена 6 видов (*Glycyrrhiza glabra*, *G. aspera*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Asparagus* sp., *Elaeagnus angustifolia*);

2 – в Харабалинском районе в долине р. Ахтуба на берегу р. Ашулук были обследованы два участка: первый – возле прируслового леса (тополь, ива, ясень, лох) на заливном разнотравном лугу, поросшем видами *Carex* sp., *Althaea officinalis*, *Hierochloa stepporum*; второй – на лугу, расположенном на 1 м выше уровня моря, с редким кустарником чингиля серебристого (*Halimodendron halodendron*) и тамариска (*Tamarix* spp.), видов *Artemisia* sp., *Alhagi maurorum*, девясила (*Inula britannica* L.) и др. Из ДРКР в этих местообитаниях произрастали и были привлечены в коллекцию 4 вида – *Elytrigia repens*, *Cannabis ruderalis* Janisch., *Bromopsis inermis*, *Asparagus officinalis*;

3 – на разнотравных лугах около р. Ашулук в окрестностях г. Харабали среди видов *Artemisia* sp., *Atriplex* sp., *Silene* sp., *Polygonum aviculare* L., *Alhagi maurorum* были найдены и собраны семена 6 видов *Cichorium intybus* L., *Glycyrrhiza glabra*, *G. aspera*, *Medicago sativa*, *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*.

С двух сторон Волго-Ахтубинская пойма окружена опустыненными степями и пустынями. По мере нашего продвижения на юг наблюдалось постепенное обеднение растительности и последовательный переход зоны степей в пустыню.

В Енотаевском и Наримановском районах в кустарниковой пустыне на барханных песках между редко растущими *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Alhagi maurorum*, *Euphorbia* sp., *Artemisia* spp., *Kochia* sp., *Centaurea wolgensis* DC. и др. были выявлены и собраны семена диких родичей кормовых культур (*Agropyron fragile*, *A. desertorum*, *Astragalus vulpinus*, *Astragalus* sp., *Leymus racemosus*, *Melilotus wolgicus* и *Eragrostis minor*).

В Красноярском, Харабалинском и Ахтубинском районах слева от Волго-Ахтубинской поймы в песчано-попынной пустыне, приуроченной к бугристым пескам, среди редких кустов тамариска и жужгуна (*Calligonum aphyllum* (Pall.) Guerke), *Artemisia* spp., *Alhagi maurorum*, *Limonium* sp., *Gypsophila* sp., *Kochia* sp., *Centaurea* sp. изредка встречались дикорастущие родичи кормовых культур: *Agropyron desertorum*, *A. fragile*, *Leymus racemosus*, *Poa bulbosa* (рис. 2). Как и на правом берегу по направлению к северу, пустынная растительность посте-



Рис. 2. Сбор *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. в песчанопопынной пустыне

Fig. 2. Collecting samples of *Leymus racemosus* (Lam.) Tzvel. in a sandy sagebrush desert

ленно менялась. На севере Харабалинского и в Ахтубинском районе наблюдались растительные сообщества пустыни и степи. В этих местах, кроме житняка и колосняка, были найдены другие дикие виды кормовых растений: *Koeleria glauca*, *Festuca* sp., *Elytrigia repens*, *E. lolioides*, *Hordeum leporinum*, *Bromopsis inermis*, *Melilotus wolgicus*, *M. polonicus*, *M. albus*.

В Ахтубинском районе по дороге к горе Большая Богдо были исследованы балки и овраги, места труднодоступные для выпаса, в которых сохранились участки опустыненной полынно-злаковой степи. По задернованным склонам байраков, поросших *Artemisia abrotanum* L., *Thymus kirgisorum* Dubjan., *Stipa* sp., *Stipagrostis pennata* (Trin.) de Winter, *Eremopyrum* sp., *Bromus* sp., *Festuca valesiaca* Gaudin s.l., *Poa bulbosa* subsp. *vivipara* были собраны семена *Koeleria glauca*, *Elytrigia lolioides*, *Agropyron desertorum*, *A. pectiniforme*.

В Государственном природном заповеднике «Богдинско-Баскунчакский» был изучен участок полынно-типчакковой степи около песчанниковых скал. Растительность

была представлена значительно более разнообразно, чем в окружающих заповедник землях, страдающих от перевыпаса. Из ДРКР в покрове преобладали *Agropyron desertorum* и *Festuca valesiaca*, нередко встречался *Rheum tataricum* L.

На озере Баскунчак ведется промышленная добыча соли, его берега покрыты коркой соли. Ближе всего к соленой рапе растет гипергалофит – сарзан (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) Vieb.) (рис. 3), дальше на мокрых солончаках доминируют представители *Chenopodiaceae*. На более высоких участках берега распространены галофильно-лугово-степные сообщества (Laktionov et al., 2008). Рядом с солевыми отложениями, среди галофильно-псаммофильных видов (*Limonium* spp., *Salicornia* sp., *Salsola* sp., *Puccinellia* sp., *Ephedra distachya* L., *Calligonum caput-medusae* Schrenk и др.) нами были собраны семена *Agropyron desertorum*, *Elytrigia lolioides*, *Poa bulbosa* subsp. *vivipara*. Эти образцы, растущие на крайне засоленных почвах, представляют интерес как источники двух очень важных для селекции признаков – соле- и жароустойчивости.



Рис. 3. Берег озера Баскунчак, покрытый слоем соли. Сообщество галофитов
Fig. 3. The shore of Lake Baskunchak under a layer of salt. A halophyte plant community

Дельта Волги и западные ильменно-бугровые районы

Равнинный ландшафт, высокое плодородие почв, большое число рек, проток, водоемов создают благоприятные условия для ведения сельского хозяйства в дельте. На ее территории сосредоточена большая часть посадок овощей, риса, садов и виноградников. В садах выращивают яблоны, айву, груши, абрикосы, сливу, вишни, малину, смородину, персики, нектарины. На островах дельты хорошие луга и сенокосные угодья. С севера к дельте подходят пустыни с песками и полыньими пастбищами. С запада и востока – ильменно-бугровые районы. Приморская часть дельты – это бесконечные заросли тростника, поля цветущего лотоса и мелководья (рис. 4).

Восточной границей дельты считаются реки Бузан и Кигач, западной – река Бахтемир. В северной части дельты преобладают плоские формы рельефа, отсутствуют бэровские бугры (Rusanov et al., 1990). Южнее, в средней части дельты появляются бугры Бэра, увеличивается число водотоков, озер и островов. В настоящее время большинство бугров занято пашнями

и пастбищами. Многие бахчи заброшены и используются для выпаса скота как летние пастбища. Растительный покров на буграх составляют пустынные сообщества (рис. 5). На вершинах бугров обычны житняково-белопопынные сообщества, у подножий растут *Artemisia* sp., *Limonium* sp., *Kochia* sp., *Alhagi maurorum*, *Astragalus* sp., нередко *Elaeagnus angustifolia* и др. Участниками экспедиции была изучена растительность на некоторых буграх Бэра в Камызякском и Приволжском районах, из ДПКР в данных местообитаниях были найдены *Trigonella* sp., *Asparagus* sp., *Agropyron fragile*, *Melilotus officinalis*, *M. polonicus*. В Приволжском районе у подножия бугра на засоленной почве среди пустынной растительности нами были собраны семена житняка сибирского, выделяющегося хорошо развитой вегетативной массой и необычайной величиной колоса, достигающего в ширину 2 см.

В верхней части дельты экспедицией были исследованы долины рукавов Волги – Кигач, Ахтуба, Бузан, в средней и нижней – Кизань, Бахтемир, Табола, Большая Черная, Полдневная, Тузуклей. Наибольшее разнообразие экологических биотопов наблюдалось в вер-



Рис. 4. Дельта Волги, Камызякский район. Цветущий лотос орехоносный
Fig. 4. The Volga estuary, Kamzyaksky District. Blooming lotus plants of *Nelumbo caspica* (DC.) Fisch.



Рис. 5. Бугор Бэра, Камызякский район
Fig. 5. One of the Baer hills, Kamzyaksky District

хней и средней части дельты. Часто встречались места, где на одной территории произрастали ксерофиты, галофиты и гигрофиты. Подобные местообитания были исследованы в нескольких точках дельты. В Наримановском районе между левым берегом Волги и ее притоком р. Рыча на заболоченном лугу рядом с тростником (*Phragmites australis*) произрастали верблюжья колючка (*Alhagi maurorum*), *Atriplex* spp., из ДРКР – *Medicago sativa*, *Leymus racemosus*, *Agropyron desertorum*, *A. fragile*. В Приволжском районе у рисовых чеков росли совместно *Phragmites australis*, *Limonium* spp., *Artemisia* spp., *Alhagi maurorum*, из ДРКР – *Kochia* sp., *Medicago coerulea*, *Glycyrrhiza glabra*, *Aegilops cylindrica*, *Lotus corniculatus*. В Красноярском районе в междуречье на правом берегу р. Ахтубы в лоховом редколесье мозаично располагались поляны из *Glycyrrhiza aspera*, *Xanthium strumarium* s.l., *Artemisia* spp., *Alhagi maurorum*, недалеко в тени деревьев – *Lotus corniculatus*, *Elytrigia repens*, *Inula britannica* и др.

В дельте встречаются остепненные, настоящие и болотистые луга. Остепненные луга чаще наблюдались в верхней части дельты, реже – в средней и изредка – в нижней. Растительность остепненных лугов была представлена сообществами *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Limonium gmelinii* (Willd.) O. Kuntze, *Artemisia austriaca* Jacq., *Glycyrrhiza glabra*, *Elytrigia repens* и *Bromopsis inermis* (пойма р. Тобола, окрестности с. Застенка; берег р. Горной). На участках с чрезмерным выпасом их заменяли *Carex* sp. и *Bromus tectorum* (окрестности п. Полдневное; в районе с. Яксатово, берег р. Кизань). На настоящих лугах произрастали *Inula britannica*, *Lythrum salicaria* L., *Althaea officinalis*, *Trachomitum sarmatiense* Woodson, *Cynanchum acutum* L., *Phragmites australis*, *Calamagrostis epigeios*, из ДРКР – *Elytrigia repens*, *Bromopsis inermis*, *Melilotus officinalis* (окрестности поселений Три протока, Каспий, Застенка, участки около р. Большая Черная, протоки Большая Черная, р. Кигач, ерика Дубной, между ериками Гусек и Нижняя Мартыновка, между р. Правая Горная и ериком Востовой и др.). Большие площади, особенно в Камызякском районе, занимают ветвиновые и солодковые луга. На болотистых лугах росли *Phragmites australis*, *Typha* spp., *Carex* spp., *Sonchus* sp., *Stachys palustris* L., *Phalaroides arundinaceae* (около ерика Большой Кашкадак, на берегу р. Горной). В Астраханском государственном природном биосферном заповеднике (Дамчикский участок) на пойменных настоящих лугах из ДРКР, кроме злаков, нами были найдены и привлечены в коллекцию семена бобовых трав – *Medicago caerulea*, *Trigonella* sp., *Lotus corniculatus*, *Trifolium fragiferum*, *Melilotus officinalis*.

В нижней части дельты из-за длительного затопления паводками число сообществ и видов снижается. Ближе к Каспийскому морю располагается тростниковый пояс. Тростник в крае используется как ценное кормовое растение, его заготавливают в стадии выметывания на сено и силос, для корма лошадей и коров.

Вдоль крупных русел, ериков, протоков дельты и на островах располагаются прирусловые леса. Естественные леса бедны по видовому составу и образованы ивой, топодем, лохом, тамариском и джужуном. В них нередко встречаются заросли ежевики, искусственные посадки ясеня, груши и алычи (берега ериков Черепашка, Дубной, Луков, реки Бахтемир и др.). Дикорастущие плодовые выделялись разнообразием форм, отличались по числу плодов на побеге, величине, форме, цвету и вкусу плодов. В Приволжском и Камызякском райо-

нах были найдены особи с самыми крупными и сладкими плодами лоха узколистного (*Elaeagnus angustifolia*) и ежевики сизой (*Rubus caesius*). Следует отметить, что лоховые леса занимают также большие участки на прирусловых гривах и вдоль дорог. В Камызякском районе довольно часто лох и тамариск оплетены травянистыми лианами (пасленом Китагавы – *Solanum kitagawae*), достигающими в длину более 2 м.

В Дельте Волги и Волго-Ахтубинской пойме экспедицией была обследована и сорно-рудеральная растительность, обитающая на сельскохозяйственных угодьях, залежах, заброшенных рисовых чеках, обочинах дорог, проходящих вдоль посевов, и др. (окрестности и садовые участки в населенных пунктах Зубовка, Солянка, Яксатово, Три протока, Чапаево, Обуховский, Сетитовка, окрестности городов Харабали, Ахтубинска, Волгограда, Краснослободска). На этих местообитаниях из ДРКР нами были найдены и собраны семена: *Solanum nigrum*, *Medicago coerulea*, *Glycyrrhiza glabra*, *Abutilon theophrasti*, *Melilotus officinalis*, *M. albus*, *M. dentatus*, *Elytrigia repens*, *Helianthus lenticularis*, *Agropyron fragile*, *Aegilops cylindrica*.

На юго-западе области маршрут нашей экспедиции проходил по Лиманскому и Икрянинскому районам, расположенным в ильменно-бугровом районе. На его территории сосредоточено множество продолговатых озер (ильменей) и параллельно идущих невысоких холмов. Водоемы отличаются по составу солей и степени минерализации, ранее на некоторых из них заготавливали поваренную соль, в том числе и знаменитую «малиновую соль» для Екатерины II (Rusanov et al., 1990). Эта часть волжской дельты – зона интенсивного сельского хозяйства. В последние годы здесь из-за коротких паводков происходит пересыхание ильменей и лиманов, в почве повышается содержание солей, в итоге многие поля оказались непригодными для земледелия и в настоящее время брошены. Ряд исследователей отмечают постепенное опустынивание и засоление западных и северных частей ильменно-бугрового района (Labutina, Rusanov, 2013).

В связи с различной засоленностью почв и особенностями рельефа дикорастущая растительность на этих территориях образует сложные сочетания сообществ растений пустыни, степи, солончаков и лугов. На пересохших водоемах растения либо сильно угнетены, либо отсутствует, на поверхности почвы часто видны отложения солей.

На сильно минерализованных ильменах живут виды, способные переносить высокую засоленность, такие как *Aeluropus pungens*, *Suaeda acuminata* (С.А. Mey) Моq., *Salicornia europaea* L., *Limonium* spp., *Artemisia abrotanum*, *Chenopodium* spp., *Peganum harmala* L. и *Tamarix ramosissima*. Между п. Лиман и п. Яндыки недалеко от обочины шоссе около высохшего лимана (ильменя), на солонцах в чернопыльной пустыне нами были собраны устойчивые к засолению ДРКР (*Elytrigia repens*, *E. lolioides*, *Melilotus officinalis*, *Poa bulbosa* subsp. *vivipara*, *Bromus squarrosus*, *Aegilops cylindrica*).

В лиманах и понижениях, где есть дополнительное увлажнение, произрастает лугово-степная растительность. Пресноводные водоемы имеют тростниковый пояс, за ним произрастают *Typha angustifolia* L., *Schoenoplectus triquetus* (L.) Palla, *Carex* spp., немного дальше от воды – *Calamagrostis epigeios*, *Artemisia* spp., *Limonium* spp., *Potentilla* sp., *Althaea officinalis*, *Euphorbia* sp., из ДРКР – *Asparagus officinalis*, *Elytrigia repens* (окрестности

п. Сергиевка, берег ильменя Шавуча). При нарушении норм выпаса на лугах травостой изреживается. В таких местах из ДРКР нами были привлечены в коллекцию *Asparagus officinalis*, *Bromus squarrosus*, *Elytrigia repens*. Из видов, широко используемых местным населением при заготовке сена, – *Calamagrostis epigeios*, при выпасе скота на пастбищах в весенний и осенний период – *Eremopyrum triticeum*.

По берегам рек в лесах (*Elaeagnus angustifolia*, *Acer tataricum* L., *Tamarix* sp., *Rubus caesius*) ильменно-бугрового района в травяном ярусе растительность имеет довольно богатый видовой состав. Здесь произрастают *Artemisia* spp., *Calamagrostis* sp., *Limonium* spp., *Eryngium* sp., *Asparagus officinalis*, *Polygonum aviculare*, *Convolvulus arvensis* L.; из дикорастущих родичей кормовых растений выделялись хорошо развито вегетативной массой и семенной продуктивностью *Elytrigia repens*, *Medicago coerulea*, *Bromopsis inermis* (окрестности г. Икрыное, пойма р. Бахтемир). Собранные виды представляют интерес как источники устойчивости к жаре и длительному затоплению, ежегодно происходящему во время весенних паводков.

К сожалению, нам не удалось собрать семена и гербарий ДРКР зерновых бобовых культур. Во время обследования территории Астраханской области были обнаружены только *Lathyrus pratensis* L. и *Vicia cracca* L. Эти виды встречались крайне редко и только на территории Астраханского государственного природного биосферного заповедника. Кроме того, найденные растения были объедены животными и не имели цветков и бобов.

В результате экспедиции наибольшее число образцов (51) и видов (23) было собрано в Камызякском районе (см. табл. 2), меньшее – в Харабалинском (30 и 15), Наримановском (20 и 14) и Ахтубинском (19 и 7). В Черноморском, Енотаевском, Приволжском, Красноярском, Икрянинском, Лиманском районах и городском округе г. Астрахани было найдено от 2 до 10 образцов семян, представленных 1–9 видами. Значительная часть образцов, привлеченных в коллекцию ВИР, произрастала по берегам водотоков, на лугах, около дорог, в опустыненных и полынно-злаковых степях (см. табл. 1).

Самое большое число видов (5–6) ДРКР, семена которых нам удалось собрать на территории Астраханской области, было обнаружено в следующих местообитаниях (см. табл. 1):

- 1 – Черноморский район (долина р. Волги, окрестности п. Зубовка);
- 2 – Наримановский район (окрестности п. Нариманов, правый берег р. Волги, заболоченный луг и вейниково-солодково-злаковый);
- 3 – Харабалинский район (между п. Сасыколи и п. Бугор, опустыненная полынно-типчачовая степь);
- 4 – Ахтубинский район (окрестности п. Нижний Баскунчак и г. Ахтубинск, полынно-злаковая степь);
- 5 – Лиманский район (между п. Лиман и п. Яндыки, обочина шоссе рядом с чернополынной пустыней).

Заключение

Географические особенности и сочетание различных природных зон обуславливают разнообразие растительности Астраханской области. В ходе экспедиции нами было обследовано большинство ботанико-географических районов региона. В коллекцию привлечен материал из различных местообитаний с макси-

мальным диапазоном изменчивости морфологических признаков.

Во время экспедиции было описано 68 фитоценозов, собрано 60 листов гербария и семена 160 образцов 39 видов из 25 родов (*Abutilon* Mill., *Aegilops* L., *Aeluropus* Trin., *Agropyron* Gaertn., *Asparagus* L., *Astragalus* L., *Bromus* L., *Bromopsis* Fourr., *Elaeagnus* L., *Elytrigia* Desv., *Eragrostis* N.M. Wolf, *Eremopyrum* (Ledeb.) Jaub. & Spach, *Glycyrrhiza* L., *Helianthus* L., *Hordeum* L., *Koeleria* Pers., *Leymus* Hochst., *Lotus* L., *Melilotus* Hill, *Medicago* L., *Phalaroides* N.M. Wolf, *Poa* L., *Rubus* L., *Solanum* L., *Trifolium* L.) дикорастущих родичей плодовых, кормовых, технических, зерновых и овощных культур. Кроме того, в коллекцию были привлечены 3 местных сорта *Armeniaca vulgaris* и *Prunus cerasifera*, издавна культивировавшихся в местных садах, выделяющихся хорошими вкусовыми качествами и адаптивностью к местным условиям.

Больше всего было собрано образцов семян из семейств Poaceae и Fabaceae: из злаков – 17 видов, относящихся к 13 родам (*Aegilops cylindrica*, *Aeluropus pungens*, *Agropyron desertorum*, *A. fragile*, *A. pectiniforme*, *Bromopsis inermis*, *Bromus squarrosus*, *B. tectorum*, *Elytrigia lolioides*, *E. repens*, *Eremopyrum triticeum*, *Eragrostis minor*, *Hordeum leporinum*, *Leymus racemosus*, *Koeleria glauca*, *Phalaroides arundinacea*, *Poa bulbosa*), а из бобовых – 12 видов, принадлежащих к 7 родам (*Astragalus vulpinus*, *Glycyrrhiza aspera*, *G. glabra*, *Lotus corniculatus*, *Medicago coerulea*, *M. sativa*, *Melilotus albus*, *M. dentatus*, *M. officinalis*, *M. polonicus*, *M. wolgicus*, *Trifolium fragiferum*).

Из диких родичей плодовых культур наиболее часто встречались *Elaeagnus angustifolia* и *Rubus caesius*. Оба вида представлены в области большим числом форм, отличающихся по размеру, цвету, очертанию и вкусу плодов. Из диких родичей кормовых культур наиболее распространены в обследованных местообитаниях были *Elytrigia repens*, *Agropyron desertorum* и *A. fragile*. Данные виды отличались значительным внутривидовым полиморфизмом по многим морфологическим признакам (длине стебля и листьев, величине колоса, размерам зерновок, опушению растений и др.).

Собранный материал представляет ценность для введения в культуру в аридных зонах и для создания жаро- и засухоустойчивых сортов. Виды *Leymus racemosus* и *Agropyron* spp. пригодны для закрепления песков и барханов на обширных пустынных территориях – как в Нижнем Поволжье, так и в Казахстане и Средней Азии. Наибольший интерес представляют образцы ДРКР, произрастающие на солонцах и сильнозасоленных почвах при разной степени увлажнения. Формы *Agropyron fragile*, отличающиеся продуктивностью и необычайно широким колосом, растущие на песчаных солоноватых почвах у бугров Бэра в Приволжском и Камызякском районах, и популяции *Elytrigia repens*, найденные у сильно минерализованного ильменя в Лиманском районе и на берегу соленого озера Богдо, могут быть рекомендованы для возделывания в засоленных пустынях и использования в качестве исходного материала для селекции на солеустойчивость.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0002 «Научное обеспечение эффективного использования мирового генофонда зернобобовых культур и их диких родичей коллекции ВИР», номер государственной регистрации АААА-А19-119013090160-1.

References/Литература

- Agroclimatic Manual for Astrakhan Province (Agroklimaticheskii spravochnik po Astrakhanskoj oblasti). Leningrad: Gidrometeoizdat; 1961. [in Russian] (Агроклиматический справочник по Астраханской области. Ленинград: Гидрометеониздат; 1961).
- Golovachev I.V., Chuikov Yu.S. Geology, geomorphology and landscape. The natural complex of the Bogdo-Baskunchak State Nature Reserve, and its protection (Geologiya, geomorfologiya i landshaft. Prirodnyi kompleks Bogdinsko-Baskunchakskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika i yego okhrana). *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika Bogdinsko-Baskunchakskiy = Proceedings of the Bogd-Baskunchak State Nature Reserve*. 1998;1:48-62. [in Russian] (Головачев В.И., Чуйков Ю.С. Геология, геоморфология и ландшафт. Природный комплекс Богдинско-Баскунчакского государственного природного заповедника и его охрана. Труды государственного природного заповедника Богдинско-Баскунчакский. 1998;1:48-62).
- Kochurov B.I., Voronin N.I., Golchikova N.N., Antipova A.V., Kalyagin S.M., Lobkovskiy V.A. et al. Geoeological description Astrakhan Provinc (Geoekologicheskaya kharakteristika Astrakhanskoj oblasti). Astrakhan; 2004. [in Russian] (Кочуров Б.И., Воронин Н.И., Гольчикова Н.Н., Антипова А.В., Калягин С.М., Лобковский В.А. и др. Геоэкологическая характеристика Астраханской области. Астрахань; 2004).
- Labutina I.A., Rusanov N.M. Long-term changes to reservoirs in the west ilmen – mound area of the Volga river delta by materials space shooting. *Astrakhan Bulletin for Environmental Education*. 2013;4(26):110-113. (Лабутина И.А., Русанов Г.М. Многолетнее изменения состояния водоемов в западном ильменно-бугровом районе дельты Волги по материалам космической съемки. *Астраханский вестник экологического образования*. 2013;4(26):110-113).
- Laktionov A.P. Flora of Astrakhan Province (Flora Astrakhanskoj oblasti). Astrakhan: Astrakhansky University; 2009. [in Russian] (Лактионов А.П. Флора Астраханской области. Астрахань: Астраханский университет; 2009).
- Laktionov A.P., Meshcheryakova N.O., Pilipenko V.N. Flora of water reservoirs and waterways in Astrakhan Province (Flora vodoyemov i vodotokov Astrakhanskoj oblasti). Astrakhan; 2014. [in Russian] (Лактионов А.П., Мещерякова Н.О., Пилипенко В.Н. Флора водоемов и водотоков Астраханской области. Астрахань; 2014).
- Laktionov A.P., Pilipenko V.N., Glagolev S.B., Laktionova N.A. Vascular plants of the Bogdo-Baskunchak reserve (Annotated list of types) (Sosudistye rasteniya zapovednika "Bogdinsko-Baskunchakskiy" [Annotirovannyi spisok vidov]). Moscow: Biodiversity Conservation Commission of the RAS; 2008. [in Russian] (Лактионов А.П., Пилипенко В.Н., Глаголев С.Б., Лактионова Н.А. Сосудистые растения заповедника «Богдинско-Баскунчакский» (Аннотированный список). Москва: Комиссия РАН по сохранению биологического разнообразия; 2008).
- Nikolaev V.A. Geological history, relief and alluvial sediments (Geologicheskaya istoriya, relyef i allyuvialnye otlozheniya). In: *Nature and rural agriculture of the Volga-Akhtuba valley and the Volga river delta (Priroda i selskoye khozyaystvo Volgo-Akhtubinskoy doliny i delty r. Volgi)*. Moscow: Moscow State University; 1962. p.11-56. [in Russian] (Николаев В.А. Геологическая история, рельеф и аллювиальные отложения. В кн: *Природа и сельское хозяйство Волго-Ахтубинской долины и дельты р. Волги*. Москва: МГУ; 1962. С.11-56).
- Reznik S.E. This short life. Nikolai Vavilov and his time (Eta korotkaya zhisn. Nikolai Vavilov i ego vremya). Moscow: Zakharov; 2017. [in Russian] (Резник С.Е. Эта короткая жизнь. Николай Вавилов и его время. Москва: Захаров; 2017).
- Rusanov G.M., Gorbunov A.K., Zhivoglyad A.F., Zablotsky V.I., Katunin D.N., Koblitskaya A.F. et al. Delta (Delta). Volgograd: Lower Volga Book Publishing House; 1990. [in Russian] (Русанов Г.М., Горбунов А.К., Живогляд А.Ф., Заблоцкий В.И., Катунин Д.Н., Коблицкая А.Ф. и др. Дельта. Волгоград: Нижне-Волжское книжное издательство; 1990).
- Safronova I.N. About the Near-Caspian subprovince of the Sakhara-Gobi desert region (O prikaspiyskoj podprovintsii sakhara-gobiyskoj pustynnoy oblasti). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2002;87(3):57-62. [in Russian] (Сафронова И.Н. О прикаспийской подпровинции сахаро-гобийской пустынной области. *Ботанический журнал*. 2002;87(3):57-62).
- Vavilov N.I. Field crops of the South-East (Polevye kultury Yugo-Vostoka). Bulletin of Applied Botany and Plant Breeding. 1922;Suppl 23:1-228. [in Russian] (Вавилов Н.И. Полевые культуры Юго-Востока. *Труды по прикладной ботанике и селекции*. 1922;Приложение 23:1-228).
- Voznesenskaya L.M., Beschetnova E.I. Agroclimatic resources of Astrakhan Province (Agroklimaticheskiye resursy Astrakhanskoj oblasti). Astrakhan; 2009. [in Russian] (Вознесенская Л.М., Бесчетнова Э.И. Агроклиматические ресурсы Астраханской обл. Астрахань; 2009).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Бурляева М.О., Гриднев Г.А., Мирошниченко Е.В. Мобилизация генетических ресурсов растений с территории Астраханской области. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):9-26. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-9-26

Burlyayeva M.O., Gridnev G.A., Miroshnichenko E.V. Mobilization of plant genetic resources from the territory of Astrakhan Province, Russia. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):9-26. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-9-26

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-9-26>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ВОЗДЕЙСТВИЕ ФИТОГОРМОНОВ И ОСВЕЩЕННОСТИ НА ПРОРАСТАНИЕ ПЫЛЬЦЫ ЯБЛОНИ СО СНИЖЕННОЙ ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬЮ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-27-31

УДК 634.11:581.162.41:581.192.7

Поступление/Received: 18.09.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

А. В. ПАВЛОВ¹, В. Г. ВЕРЖУК¹, Д. Д. БОНДАРУК²

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44; ✉ pavlov.al@bk.ru; vverzhuk@mail.ru

² Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Россия, г. Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9

THE EFFECT OF PHYTOHORMONES AND LIGHT ON THE GERMINATION OF APPLE POLLEN WITH REDUCED VIABILITY

A. V. PAVLOV¹, V. G. VERZHUK¹, D. D. BONDARUK²

¹N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia; ✉ pavlov.al@bk.ru; vverzhuk@mail.ru

² St. Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russia

Актуальность. Исследование влияния фитогормонов и освещенности на прорастание пыльцы яблони со сниженной жизнеспособностью на искусственной питательной среде актуально, так как позволяет повысить процент прорастания ценных для селекции образцов после длительного низкотемпературного хранения. **Материалы и методы.** Жизнеспособность пыльцы сорта яблони 'Краснолистная' определяли методом проращивания на искусственной питательной среде, содержащей 10% сахарозы и 0,8% агар-агара. На поверхность питательной среды наносили капли суспензии пыльцы в дистиллированной воде с добавлением фитогормонов. Пыльцу проращивали в темноте (24 часа в термостате при 21°C) и на свету (в световой установке при температуре 21°C фотопериод 16 ч свет/8 ч темнота). **Результаты.** Пыльца со сниженной жизнеспособностью сорта 'Краснолистная' наиболее эффективно проросла при применении гиббереллина в концентрации 1 мг/л и 10 мг/л: процент прорастания составил 22,3±0,8% и 21,8±1,3% соответственно (контроль – 10,9±1,5%). Наиболее эффективное сочетание фитогормонов: гиббереллин 10 мг/л + кинетин 10 мг/л, процент прорастания 22,8±6,3%; кинетин 1 мг/л + индолилмасляная кислота 1 мг/л – процент прорастания 17,5±5,9% против 10,9±1,5% в контроле. **Заключение.** Выявлено достоверное влияние фитогормонов на прорастание пыльцы яблони со сниженной жизнеспособностью. Определены эффективные концентрации и сочетания фитогормонов, способствующие прорастанию пыльцы с пониженной жизнеспособностью. Освещенность не влияет на прорастание пыльцы с пониженной жизнеспособностью.

Ключевые слова: жизнеспособность пыльцы, процент прорастания.

Background. Studying the effect of phytohormones and light on the germination of apple pollen with reduced viability on an artificial nutrient medium is of importance, because it may facilitate an increase in the germination percentage among plant samples promising for breeding after their long-term preservation under low temperatures. **Materials and methods.** Pollen viability of the apple-tree cultivar 'Krasnolistnaya' was measured by germinating it on an artificial nutrient medium containing 10% sucrose solution and 0.8% agar. Drops of a distilled water suspension of pollen with added phytohormones were applied to the surface of the nutrient medium. Pollen was germinated in the dark (24 hours in a thermostat at 21°C) and under light (in an artificial light chamber at 21°C with a photoperiod of 16 hours of light / 8 hours of darkness). **Results.** Pollen of cv. 'Krasnolistnaya' with reduced viability most effectively germinated with the use of gibberellin at a concentration of 1 mg/l and 10 mg/l: the germination percentage was 22.3±0.8% and 21.8±1.3% respectively (cf. 10.9±1.5% in the reference). The most effective combination of phytohormones was gibberellin 10 mg/l + kinetin 10 mg/l – the percentage of germination was 22.8±6.3%; kinetin 1 mg/l + indolylbutyric acid 1 mg/l – the percentage of germination was 17.5±5.9% vs. 10.9±1.5% in the reference. **Conclusion.** Phytohormones were observed to have a significant effect on the germination of apple pollen with reduced viability. Effective concentrations and combinations of phytohormones that promote the germination of pollen with reduced viability have been identified. Light does not affect the germination of pollen with reduced viability.

Key words: pollen viability, germination percentage.

Введение

Периодически случаются годы с аномально неблагоприятными погодными условиями, при которых в процессе созревания формируется пыльца плодовых культур с пониженной жизнеспособностью, а при длительном хранении в течение нескольких лет даже качественная пыльца теряет значительную часть своей способности к восстановлению. Вследствие этого воз-

никает необходимость разрабатывать способы повышения процента прорастания пыльцы со сниженной жизнеспособностью. *Цель работы* – реанимация пыльцы, сформированной при неблагоприятных условиях, и повышение процента прорастания пыльцы после длительного низкотемпературного хранения. Жизнеспособность пыльцы можно определять различными методами: проращиванием на искусственной среде, окрашиванием ацетокармином, по активности перок-

сидазы и дегидрогеназ в пыльце (Golubinsky, 1974; Nesterov, 1986; Manzhulin, Yashina, 1984), а также наблюдением за ее прорастанием непосредственно на рыльцах пестиков по методике А. С. Татаринцева (Tatarintsev, 1959). Однако наиболее широко распространено определение жизнеспособности пыльцы путем ее проращивания на искусственной среде, содержащей сахарозу. Для проращивания пыльцы различных культур нужны разные концентрации сахарозы в среде: для цитрусовых и винограда – 20% (Reed, 2008), для груши – 15% (Girichev et al., 2012), томатов, картофеля, огурцов – 24% (Brezhnev et al., 1970). Оптимальной концентрацией сахарозы в среде для проращивания пыльцы яблони, по нашим данным, является 10% (Verzhuk et al., 2017).

Но не только от концентрации сахарозы зависят показатели жизнеспособности пыльцы. Пыльца разных видов и сортов плодовых культур по-разному прорастает на свету и в темноте (Verzhuk et al., 2017). Так, в литературе немало сведений о влиянии света на прорастание пыльцы. По данным И. Н. Голубинского, пыльца отдельных видов растений по-разному относится к свету и его интенсивности во время прорастания: для прорастания пыльцы многих видов свет не имеет значения, в то же время пыльца тыквенных, томатов и особенно зверобоя гораздо лучше прорастает на свету, чем в темноте (Golubinsky, 1974).

Поскольку ранее (Pavlov et al., 2018) было показано положительное влияние фитогормонов и освещенности на прорастание качественной пыльцы яблони, хранившейся при -18°C , для решения поставленной задачи применили обработку состаренной пыльцы с пониженной жизнеспособностью регуляторами роста растений (фитогормонами), принадлежащими к трем основным группам (кинетины, гиббереллины, ауксины), в различных сочетаниях и по отдельности, одновременно с проращиванием пыльцы на свету и в темноте.

Материалы и методы исследований

Объектом исследования являлась пыльца яблони (*Malus Mill.*) сорта 'Краснолистная' (*M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem. var. *niedzwetzkyana* (Dieck) Likh.). (Vitkovsky, 2003). Сорт 'Краснолистная' представляет интерес как хороший опылитель и источник антоцианов. Известно, что растения с повышенным содержанием антоцианов служат исходным материалом для выведения сортов, устойчивых к болезням, а также морозостойких сортов.

Отбор пыльцы сорта 'Краснолистная' проводился в коллекционном саду научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) в период с середины мая по конец июля 2016 года. С деревьев собирали от 150 до 250 хорошо развитых бутонов до их раскрытия, после чего в лаборатории длительного хранения генофонда растений отделяли пыльники при помощи скальпеля. Образцы пыльцы вместе с пыльниками подсушивали в течение двух-трех суток при температуре $20 \pm 1^{\circ}\text{C}$ до сыпучего состояния (Manzhulin, Yashina, 1984) и помещали в холодильник в герметичных криопробирках на низкотемпературное хранение при температуре -18°C . Жизнеспособность пыльцы определяли методом проращивания на искусственной питательной среде, содержащей 10% сахарозы и 0,8% агар-агара. Проросшей считали пыльцу с длиной пыльцевой трубки, превышающей диаметр пыльцевого зерна (Verzhuk, et al., 2017). На поверхность питательной среды в чашке Петри наносили 6–8 капель суспензии пыльцы в дистиллированной воде с добавлением каждого фитогормона в концентрации (вариант 1) 1 мг/л, и (вариант 2) 10 мг/л. Указанные концентрации явля-

Таблица 1. Примененные фитогормоны, их сочетания и концентрации
Table 1. The applied phytohormones, their combinations and concentrations

Фитогормоны, их сочетания / Phyto-hormones, their combinations	Варианты опыта / Experiment options	Концентрации фитогормонов (мг/л) / Concentrations of phytohormones (mg/l)
гиббереллин АЗ (Гб АЗ)	1	1
	2	10
кинетин (кин.)	1	1
	2	10
индолилмасляная кислота (ИМК)	1	1
	2	10
Гб АЗ + кинетин	1	1 + 1
	2	10 + 10
Гб АЗ + ИМК	1	1 + 1
	2	10 + 10
кин. + ИМК	1	1 + 1
	2	10 + 10
Гб АЗ + ИМК + кин.	1	1 + 1 + 1
	2	10 + 10 + 10

ются конечными концентрациями в смеси фитогормонов. Выбор примененных наиболее физиологически значимых концентраций фитогормонов обусловлен литературными и ранее полученными экспериментальными данными (Golubinsky, 1974; Pavlov et al., 2018).

В контрольных вариантах суспензию пыльцы готовили на дистиллированной воде без добавления фитогормонов. Учет и фотофиксацию проросших пыльцевых зерен проводили через 24 часа с использованием цифрового микроскопа Motic BA 300, оборудованного фотонасадкой и соответствующим пакетом компьютерных программ при 100-кратном увеличении (в каждой чашке проводили съемку 5 случайных полей зрения в каждой капле).

Для получения пыльцы сорта 'Краснолистная' со сниженной жизнеспособностью (аналогичной пыльце после длительного низкотемпературного хранения или после формирования в саду при неблагоприятных погодных условиях) образцы пыльцы помещали в термостат при $+21\pm 1^\circ\text{C}$ на 12 часов; при этом жизнеспособность снижалась в 2 раза. Так, исходная жизнеспособность состаренной пыльцы составила $9,8\pm 1,5\%$ на свету (18% – исходная, не состаренная пыльца) и $9,6\pm 1,4\%$ в темноте ($24,3\%$ – исходная, не состаренная пыльца); в нормальных условиях процент прорастания исходной, не состаренной пыльцы яблони сорта 'Краснолистная' в темноте выше, чем на свету (Pavlov et al., 2018). Таким образом, влияние фитогормонов было протестировано на пыльце с уровнем жизнеспособности, сниженным в 2 раза по сравнению с исходной.

Для изучения влияния света на прорастание пыльцы с пониженной жизнеспособностью каждую исследуемую концентрацию фитогормонов рассматривали при двух режимах проращивания пыльцы – на свету и в темноте. Проращивание на свету проводили в течение суток в термостатируемой световой установке при освещенности 8000 люкс и температуре $21\pm 1^\circ\text{C}$, где соблюдался следующий режим: 16 часов – день, 8 часов – ночь. Образцы, проращиваемые в темноте, помещались в термостат, где пыльца проращивалась также в течение суток при $21\pm 1^\circ\text{C}$ без доступа света. Математическую обработку результатов выполняли в программе StatSoft Statistica 13.0 методом двухфакторного дисперсионного анализа. Учитывалось влияние двух факторов: фитогормонов в различных сочетаниях и освещенности. Различия считали статистически значимыми при $p < 0,05$.

Результаты и обсуждение

Процент прорастания пыльцы со сниженной жизнеспособностью яблони сорта 'Краснолистная' при про-

ращивании *in vitro* на искусственной питательной среде с добавлением фитогормонов различных концентраций по отдельности и в различных сочетаниях на свету и в темноте приведен в таблице 2.

Установлено, что влияние фитогормонов в различных концентрациях оказывает достоверное сильное воздействие на прорастание пыльцы. Влияние слабого фактора – режима освещенности на прорастание пыльцы со сниженной жизнеспособностью не значимо. Выпадающие табличные данные по слабому фактору освещенности можно объяснить взаимодействием сильного фактора экзогенных фитогормонов с эндогенными фитогормонами поврежденной в процессе состаривания пыльцы. Среди стимуляторов и их сочетаний, оказавших наибольшее влияние на процент прорастания пыльцы со сниженной жизнеспособностью, можно выделить Гб АЗ в концентрации 1 мг/л и 10 мг/л: процент жизнеспособности составил $22,3\pm 0,8\%$ и $21,8\pm 1,3\%$. Наиболее существенное влияние на процент прорастания пыльцы со сниженной жизнеспособностью оказало сочетание: гиббереллин 10 мг/л + кинетин 10 мг/л. Процент прорастания пыльцы составил $22,8\pm 6,3\%$. При сочетании фитогормонов кинетин 1 мг/л + индолилмасляная кислота 1 мг/л процент прорастания $17,5\pm 5,9\%$ против $10,9\pm 1,5\%$ в контроле.

Заключение

Выявлено достоверное влияние фитогормонов на прорастание пыльцы яблони со сниженной жизнеспособностью ($p = 0,003$). Наиболее эффективный фитогормон, способствующий прорастанию пыльцы с пониженной жизнеспособностью, – гиббереллин в концентрации 1 мг/л и 10 мг/л; лучшее сочетание фитогормонов – гиббереллин + кинетин, каждый в концентрации 10 мг/л. Однако на практике вместо сочетаний фитогормонов целесообразно использовать один препарат – гиббереллин в концентрации 1 мг/л и 10 мг/л.

При проращивании пыльцы сорта 'Краснолистная' со сниженной жизнеспособностью фактор освещенности в большинстве вариантов не оказал существенного влияния ($p = 0,380$), то есть в процессе состаривания пыльца яблони сорта 'Краснолистная' теряет светочувствительность.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0004 «Коллекции вегетативно размножаемых культур (картофель, плодовые, ягодные, декоративные, виноград) и их диких родичей ВИР – изучение и рациональное использование».

Таблица 2. Влияние отдельных фитогормонов и их сочетаний на процент прорастания пыльцы яблони со сниженной жизнеспособностью сорта 'Краснолистная' при прорастании в темноте и на свету (приведено среднее \pm стандартная ошибка)

Table 2. The effect of individual phytohormones and their combinations on the germination percentage in apple pollen with reduced viability while growing cv. 'Krasnolistnaya' in the dark and in the light (mean \pm standard error is shown)

Сочетания фитогормонов / Combinations of phytohormones.	Варианты опыта / Experience options	Концентрации фитогормонов, мг/л / Concentrations of phytohormones, mg/l	Условия прорастания / Conditions of germination		Значимость различий (p) / Significance of differences (p)	
			Свет 16 ч, темнота 8 ч, 21°C / Light 16 h, darkness 8 h, 21°C	Темнота 24 ч, 21°C / Darkness 24 h, 21°C	Влияние фитогормонов / Effect of phytohormones	Влияние освещенности / Effect of illumination
Контроль / Reference	-	-	10,9 \pm 1,5	10,0 \pm 1,2	-	-
	1	1	22,3 \pm 0,8	21,7 \pm 0,8	2,20*10 ⁻⁶	0,90
Гб АЗ	2	10	21,8 \pm 1,3	19,2 \pm 3,0	5,10*10 ⁻⁴	0,40
	1	1	15,8 \pm 5,5	12,4 \pm 6,8	0,80	0,50
Кинетин	2	10	12,6 \pm 2,6	13,9 \pm 0,8	0,30	0,40
	1	1	4,6 \pm 0,5	7,1 \pm 2,7	0,07	0,20
ИМК	2	10	14,9 \pm 2,8	18,9 \pm 2,7	2,60*10 ⁻⁶	0,20
	1	1 + 1	7,0 \pm 2,3	14,3 \pm 4,2	6*10 ⁻³	0,20
Гб АЗ + кин.	2	10 + 10	22,8 \pm 6,3	9,9 \pm 6,1	9*10 ⁻³	0,20
	1	1 + 1	17,5 \pm 5,9	14,2 \pm 6,7	0,80	0,40
Кин. + ИМК	2	10 + 10	7,3 \pm 1,9	18,9 \pm 6,6	0,80	0,60
	1	1 + 1	9,1 \pm 2,7	10,2 \pm 6,9	0,20	0,90
Гб АЗ + ИМК	2	10 + 10	15,9 \pm 3,1	14,5 \pm 4,9	0,90	0,90
	1	1 + 1 + 1	10,0 \pm 1,3	14,2 \pm 5,9	0,40	0,60
Гб АЗ + ИМК+ кин.	2	10 + 10 + 10	8,4 \pm 1,7	6,8 \pm 1,4	0,01	0,80

Различия контроля и опыта достоверны, $p < 0,05$

Примечание: Гб АЗ – гиббереллин АЗ; кин. – кинетин; ИМК – индолилмасляная кислота

Note: Гб АЗ – gibberellin АЗ; кин. – kinetin; ИМК – indolylbutyric acid

References/Литература

- Brezhnev D.D., Kislyuk M.M., Vorobyeva G.A. Effect of ultralow temperature (–195°C) on pollen of various plants (Deystviye sverkhnikzkoj temperatury [–195°C] na pyltsu razlichnykh rasteniy). *Doklady VASKhNIL = Reports of VASKhNIL*. 1970;(5):2-6. [in Russian] (Брежнев Д.Д., Кислюк М.М., Воробьева Г.А. Действие сверхнизкой температуры (–195°C) на пыльцу различных растений. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1970;(5):2-6).
- Girichev V.S., Alekseenko L.V., Vysotsky V.A., Hanke M.-V. Determining pear-tree pollen viability after storage. *Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2012;31(1):89-95. [in Russian] (Гиричев В.С., Алексеев В.А., Высоцкий В.А., Ханке М.-В. Определение жизнеспособности пыльцы груши после хранения. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2012;31(1):89-95).
- Golubinsky I.N. Biology of pollen germination (Biologiya prorstaniya pyltsy). Kiev: Naukova Dumka; 1974. [in Russian] (Голубинский И.Н. Биология прорастания пыльцы. Киев: Наукова Думка; 1974).
- Manzhulin A.V., Yashina I.M. Preservation of potato pollen under ultralow temperatures (Khraneniye pyltsy kartofelya pri sverkhnikzkiykh temperaturakh). *Agricultural Biology*. 1984;(4):56-59. [in Russian] (Манжулин А.В., Яшина И.М. Хранение пыльцы картофеля при сверхнизких температурах. *Сельскохозяйственная биология*. 1984;(4):56-59).
- Nesterov Ya.S. Study of the pome fruit crop collection and identification of intensive-type cultivars. Guidelines (Izucheniye kollektzii semechkovykh kultur i vyavleniye sortov intensivnogo tipa). Leningrad: VIR; 1986. [in Russian] (Нестеров Я.С. Изучение коллекции семечковых культур и выявление сортов интенсивного типа. Методические указания. Ленинград: ВИР; 1986).
- Pavlov A.V., Verzhuk V.G., Sitnikov M.N., Shlyavas A.V. The influence of phytohormones on the germination of apple pollen in the process of low-temperature storage. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):293-300. [in Russian] (Павлов А.В., Вержук В.Г., Ситников М.Н., Шлявас А.В. Влияние фитогормонов на прорастание пыльцы яблони в процессе низкотемпературного хранения. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):293-300. DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-293-300
- Reed B.V.M. (ed.). *Plant Cryopreservation: A Practical Guide*. New York: Springer; 2008.
- Tatarintsev A.S. Increasing accuracy of experiments in the identification of interpollination ability in fruit plant cultivars (Povysheniye tochnosti opytov po vyavleniyu vzaimoopylayemosti sortov plodovykh rasteniy). *Trudy plodoovoshchnogo instituta im. I.V. Michurina = Works of the Michurin Fruit and Vegetable Research Institute*. 1959;(10):71-75. [in Russian] (Татаринцев А.С. Повышение точности опытов по выявлению взаимоопыляемости сортов плодовых растений. *Труды плодовоощного института им. И.В. Мичурина*. 1959;(10):71-75).
- Verzhuk V.G., Pavlov A.V., Dzyubenko N.I., Novikova L.Yu., Murashev S.V., Eremina O.V. Cryoconservation in nitrogen as a promising method to preserve plant biodiversity of stone and pome fruit crops. *Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2017;48(1):33-36. [in Russian] (Вержук В.Г., Павлов А.В., Дзюбенко Н.И., Новикова Л.Ю., Мурашев С.В., Еремина О.В. Криоконсервация в жидком азоте – перспективный метод сохранения биоразнообразия растений косточковых и семечковых плодовых культур. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2017;48(1):33-36).
- Vitkovsky V.L. *Fruit plants of the world (Plodovyye rasteniya mira)*. St. Petersburg; Moscow; Krasnodar; 2003. [in Russian] (Витковский В.Л. Плодовые растения мира. Санкт-Петербург; Москва; Краснодар; 2003).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Павлов А.В., Вержук В.Г., Бондарук Д.Д. Воздействие фитогормонов и освещенности на прорастание пыльцы яблони со сниженной жизнеспособностью. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):27-31. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-27-31

Pavlov A.V., Verzhuk V.G., Bondaruk D.D. The effect of phytohormones and light on the germination of apple pollen with reduced viability. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):27-31. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-27-31

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-27-31>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ДИКИЕ РОДИЧИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ КАЛИНИНГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-32-43

УДК 581.9 (470.26)

Поступление/Received: 15.10.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Л. Ю. ШИПИЛИНА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
✉ l.shipilina@vir.nw.ru

CROP WILD RELATIVES OF KALININGRAD PROVINCE
RECOMMENDED FOR *IN SITU* CONSERVATION

L. YU. SHIPILINA

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
✉ l.shipilina@vir.nw.ru

Актуальность. Сохранение всего генофонда мировой флоры необходимо для развертывания селекционной работы с целью создания и улучшения существующих хозяйственно ценных видов и сортов растений. Наиболее приоритетным методом признано сохранение *in situ*. Поэтому изучение диких родичей культурных растений (ДРКР) Калининградской области с целью выявления наиболее уязвимых видов и дальнейшего их сохранения *in situ* становится актуально. **Материалы и методы.** Объект исследования – дикие родичи культурных растений Калининградской области. Материалом работы послужили гербарные материалы ботанических коллекций ВИР, LE и литературные данные, а также результаты экспедиционных обследований ВИР 1974 и 1983 г. Проанализированы виды, включенные в Красные книги Калининградской области, Литвы, Эстонии, Польши и другие, использованы данные открытых баз данных GBIF, CWR, ILDIS, материалы и карты Агроатласа. **Результаты и выводы.** На территории Калининградской области обитают 324 вида диких родичей культурных растений. Выявлены виды, требующие специальных мер сохранения. Построены карты ареалов шести наиболее уязвимых видов: *Vicia dumetorum* L., *Trifolium rubens* L., *Chrisaspis spadicum* L., *Elytrigia juncea* (L.) Nevski, *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Allium vineale* L., которым присвоена 1 категория статуса уязвимости.

Ключевые слова: Красная книга, заповедники, генетические ресурсы растений, особо охраняемые природные территории.

Background. Preservation of the entire genetic diversity of the world's flora is indispensable to the deployment of breeding practice aimed at development and improvement of the existing economically useful plant species and varieties. The *in situ* conservation approach is recognized as the topmost priority. Therefore, a study of crop wild relatives (CWR) in Kaliningrad Province appears vital to identify the most vulnerable species and enhance their *in situ* conservation. **Materials and methods.** Crop wild relatives occurring in Kaliningrad Province were the research target. The WIR and LE herbarium collections, published data, and results of VIR's plant explorations undertaken in 1974 and 1983 served as the material for the research. Plant species included in the Red Data Books of Kaliningrad Province, Lithuania, Estonia, Poland, etc. were analyzed, and the data from open databases (GBIF, CWR, ILDIS, etc.) and *AgroAtlas* maps were employed. CWR requiring special conservation measures were identified. **Results and conclusions.** Kaliningrad Province, Russia, is home to 324 species of CWR. Natural habitats of the 6 most vulnerable plant species were mapped: *Vicia dumetorum* L., *Trifolium rubens* L., *Chrisaspis spadicum* L., *Elytrigia juncea* (L.) Nevski, *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., and *Allium vineale* L. These species fall under the 1st vulnerability category.

Key words: Red Data Book, reserves, plant genetic resources, specially protected natural areas.

Калининградская область расположена на юго-восточном побережье Балтийского моря между Польшей и Литвой и является эксклавом. Площадь области – 15,1 тыс. км². Большим преимуществом является незамерзающее морское побережье с песчаными пляжами и уникальными природными объектами, такими как Куршская и Вислинская косы. Здесь расположены заказник «Вислинская коса» и государственный национальный парк «Куршская коса». Большая часть территории области приурочена к Прегольско-Инстручской низменности, которая на юге опирается в холмистую Балтийскую грядку. Природный морфологический облик области сложился в результате деятельности последнего Валдайского оледенения и отражает закономерное чередование обширных равнинных и низменных пространств с отдельными холмисто-грядовыми возвышенностями. Наиболее высоко приподнятой является южная часть области (Вармийская и Виштынецкая возвышенности). Хол-

мы Виштынецкой возвышенности на крайнем юго-востоке имеют высоту более 200 м н. у. м. Климат переходный от морского к континентальному. Среднегодовое количество осадков составляет около 700 мм. Длительный вегетационный период позволяет скашивать кормовые травы дважды и даже трижды за сезон. Мягкий умеренный климат позволяет выращивать кормовые и зерновые культуры, овощи, а продуктивность естественных кормовых угодий самая высокая в стране. В области насчитывается 4600 рек и мелиоративных каналов общей протяженностью 13 тыс. км и около 4 тыс. озер и прудов. Крупнейшими внутренними водоемами являются Куршский и Вислинский заливы. Естественные формы растительности – смешанные и широколиственные леса, луга и болота. При этом 40% лесов – искусственного происхождения, а луга улучшены подсевом трав.

Территория Калининградской области относится к зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов.

Леса в области вторичные – высаженные в XVIII–XIX веках. В растительном покрове области насчитывается 1436 видов сосудистых растений, из них около 700 внедрены в культуру озеленения. Это древесные, кустарниковые и травянистые растения, завезенные из других стран. В области существует сеть особо охраняемых природных территорий, включающая национальный парк, семь заказников.

В литературе по исследованию флоры Калининградской области выделяются два периода: довоенный по флоре Пруссии и послевоенный по флоре Калининградской области (Gubareva et al., 1999). В довоенный период одной из наиболее известных работ по исследованию флоры Пруссии являлась «Flora von Ost- und Westpreussen» (Abromeit et al., 1931), содержащая списки дикорастущих, частично культивируемых, дичающих и заносных растений. (Abromeit, 1900; Abromeit et al., 1931; Steffen, 1931). В послевоенный период активное изучение флоры проводили сотрудники Ботанического института АН СССР (в 1950–1970-х годах), Калининградского государственного университета и ряд немецких ботаников (Gubareva et al., 1999).

Сохранение всего генофонда мировой флоры необходимо для развертывания селекционной работы с целью создания и улучшения существующих хозяйственно ценных видов и сортов растений. Трудно предсказать размах селекционной работы в будущем, но ясно, что чем большим материалом будут располагать ученые, тем выше будет эффект их деятельности (Gubareva et al., 1999).

Настоящее исследование проведено в рамках работ по инвентаризации диких родичей культурных растений (ДРКР) регионов России с целью их дальнейшего сохранения.

Материалы и методы

Объектом исследования послужили дикие родичи культурных растений (ДРКР) Калининградской области. При составлении списка ДРКР были проанализированы ботанические коллекции WIR, LE, а также литературные источники (Abromeit, 1900; Abromeit et al., 1931; Steffen, 1931; Pobedimova, 1955; Nitsenko, 1970; Andronova, Kuche-

neva, 1972; Kucheneva, 1983; Zinovskis et al., 1983; Dedkov, 1990; Gudzinskas, 1991; Gubareva, 1994, 1995, 1996; Gubareva et al., 1999; Smekalova, Chukhina, 2005, 2011; и др.), данные интернет-ресурсов GBIF, CWR, ILDIS, Агроатлас, а также результаты экспедиций, проведенных ВИР. Всего по Калининградской области было проведено два экспедиционных обследования: в 1974 и 1983 г. Объектами сбора в экспедициях стали кормовые и зернобобовые травы, наиболее ценные плодово-ягодные культуры. В 1974 г. собраны образцы яблони, груши, сливы, рябины, ирги, облепихи и др. В 1983 г. собраны образцы коостреца, тимофеевки, ежи, канареечника, овсяницы, полевицы, райграса, мятлика, лисохвоста, клевера, лядвенца, люцерны, вики, люпина, яблони, терна, вишни, сливы, груши, алычи. Были обследованы следующие районы: Багратионовский, Гвардейский, Гурьевский, Зеленоградский, Неманский, Нестеровский, Озерский, Полесский, Правдинский, Славский, Черняховский.

Результаты и обсуждения

Впервые для Калининградской области составлен аннотированный список диких родичей культурных растений (ДРКР), который включил в себя аборигенные и адвентивные, но натурализовавшиеся виды ДРКР. Выявлено 324 вида ДРКР флоры Калининградской области, относящихся к 24 семействам и 90 родам. Видовое богатство ДРКР во флоре не совсем типично для северо-запада России, но согласуется с тем, что данная территория относится к зоне хвойно-широколиственных лесов, которая в среднем насчитывает около 1000 видов, в то время как более восточные регионы имеют среднее число видов – около 700, а также включением во флору Калининградской области (1436 видов) почти 50% видов древесно-кустарниковых интродуцентов (700 видов).

Многие из данных интродуцентов натурализовались. По количеству видов ДРКР наиболее крупные семейства представлены на рисунке 1. Данные семейства составляют 62% от общего числа всех семейств ДРКР. Интересно сравнение числа видов в крупнейших семействах ДРКР Калининградской области и всего Северо-Западного региона России (таблица).

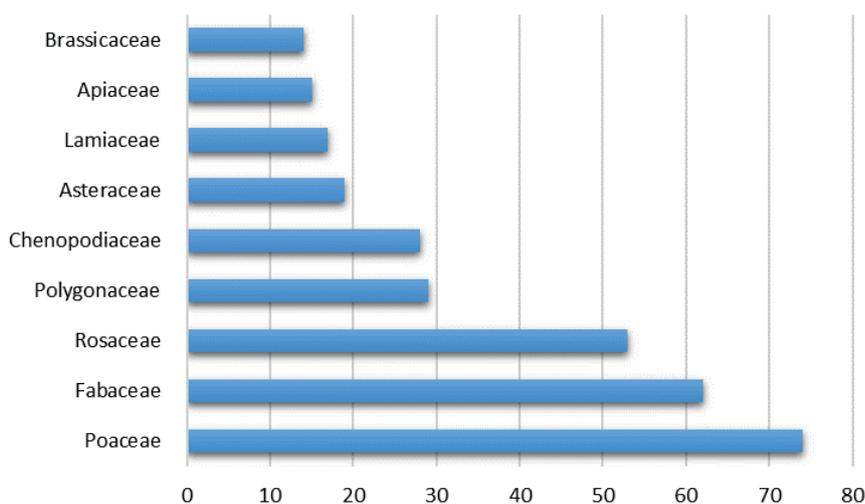


Рис. 1. Спектр крупнейших семейств диких родичей культурных растений Калининградской области

Fig. 1. A histogram of the largest families among crop wild relatives in Kaliningrad Province

Таблица. Количественный спектр ведущих семейств среди диких родичей культурных растений в Северо-Западном регионе России**Table.** A quantitative spectrum of leading families among crop wild relatives in the Northwestern region of Russia

	Калининградская область	Ленинградская область	Псковская область	Новгородская область	Республика Карелия	Мурманская область	Архангельская область	Республика Коми
ДРКР	324	278	260	268	248	166	260	163
Fabaceae Lindl.	58	44	43	34	38	21	30	26
Poaceae Barnhart	74	86	77	74	74	42	44	54
Rosaceae Juss.	53	28	26	24	20	9	13	12

Сравнивая количество видов в семействах, видим, что наибольший перевес видов имеется в Калининградской области, но о разнообразии самой флоры мы уже говорили ранее. В семействе Rosaceae Juss. наибольшее число видов представлено в роде *Rubus* L., в то время как в остальных областях оно не превышает 7 видов, и это объясняется разнообразием различных видов ежевик. В Калининградской области встречаются 16 видов ежевик: *Rubus allegheniensis* Porter – Ежевика аллеганская, *R. bellardii* Weihe et Nees ex Bluff & Fingerh. (= *R. pedemontanus*) – Е. Беллярда, *R. caesius* L. – Е. сизая, *R. canadensis* L. – Е. канадская, *R. fissus* Lindl. – Е. надрезанная, *R. gothicus* Frid. – Е. готическая, *R. maximus* Marss. – Е. наибольшая, *R. nemorosus* Hayne et Willd. – Е. дубравная, *R. nessensis* W. Hall. – Е. неская, *R. nessensis*

W. Hall. subsp. *scissoides* H. E. Weber – Е. густовиная, *R. pedemontanus* Pinkwart. – Е. низкогорная, *R. plicatus* Weihe et Nees – Е. складчатая, *R. × pseudidaeus* (Weihe) Nees (*R. caesius* × *R. idaeus* L.) – Е. малиновидная, *R. pruinosis* Arrhen. – Е. мучнистая, *R. septifolius* H. E. Weber – Е. семилисточковая, *R. sprengelii* Weihe – Е. Шпренгеля. В остальных областях ежевики представлены единственным видом *Rubus caesius*, а в северных регионах отсутствуют совсем. Такая же закономерность наблюдается и в роде *Rosa* L.. В Калининградской области известны 20 видов данного рода, в то время как на остальной сравниваемой территории количество видов не превышает 9, а в Мурманской, Архангельской областях и Республике Коми известно только 2 вида: *Rosa acicularis* Lindl., *R. majalis* Herrm.

Список диких родичей культурных растений Калининградской области

Alliaceae J. Agardh – Луковые

- Allium angustilobum* L.
- A. oleraceum* L.
- A. sativum* L.
- A. schoenoprasum* L.
- A. scorodoprasum* L.
- A. vineale* L.
- A. ursinum* L.

Asparagaceae Juss. – Аспарагусовые

- Asparagus officinalis* L.

Poaceae Barnhart (*Gramineae* Juss.) – Мятликовые

- Agrostis canina* L.
- A. gigantea* Roth.
- A. stolonifera* L.
- A. tenuis* Sibth.
- Alopecurus aequalis* Sobol.
- A. geniculatus* L.
- A. pratensis* L.
- Anthoxanthum odoratum* L.
- Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl.
- Avena fatula* L.
- A. strigosa* Schreb.
- Bromopsis benekenii* (Lange) Trimen
- B. erecta* (Huds.) Fourr.

- B. inermis* (Leyss.) Holub
- B. ramosa* (Huds.) Holub
- Bromus arvensis* L.
- B. commutatus* Schrad.
- B. japonicus* Tunb.
- B. mollis* L.
- B. racemosus* L.
- B. secalinus* L.
- Cynosurus cristatus* L.
- Dactylis glomerata* L.
- D. polygama* Horvat.
- Echinochloa crusgalli* (L.) Beauv.
- Elymus caninus* (L.) L.
- Elytrigia juncea* (L.) Nevski
- E. junceaformis* A. et D. Löve
- E. repens* (L.) Nevski
- Eragrostis minor* Host
- Festuca altissima* All.
- F. arenaria* Osbeck
- F. arundinacea* Schreb.
- F. filiformis* Sourr.
- F. gigantea* (L.) Vill.
- F. macutrensis* Zapal.
- F. ovina* L.
- F. polesica* Zapal.
- F. pratensis* Huds.
- F. rubra* L.
- F. sabulosa* (Anderss.) Lindb.

50. *F. trachyphylla* (Hack.) Krajina
 51. *F. valesiaca* Schleicher ex Gandin
 52. *Helicotrichon pubescens* (Huds.) Pilg.
 53. *Hierochloe australis* (Schrad.) Roem.
 54. *H. odorata* (L.) Beauv.
 55. *Holcus lanatus* L.
 56. *H. mollis* L.
 57. *Hordeum jubatum* L.
 58. *H. murinum* L.
 59. *Koeleria cristata* (L.) Pers.
 60. *K. glauca* (Spreng.) DC.
 61. *Leymus arenarius* (L.) Hochst.
 62. *L. racemosus* (Lam.) Tzvel.
 63. *Lolium multiflorum* Lam.
 64. *L. perenne* L.
 65. *L. remotum* Schrank
 66. *L. temulentum* L.
 67. *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert
 68. *Phleum nodosum* L.
 69. *P. phleoides* (L.) Karst.
 70. *P. pratense* L.
 71. *Poa angustifolia* L.
 72. *P. annua* L.
 73. *P. chaixii* Vill.
 74. *P. compressa* L.
 75. *P. crispa* Thuil.
 76. *P. nemoralis* L.
 77. *P. palustris* L.
 78. *P. pratensis* L.
 79. *P. remota* Forsell.
 80. *P. subcaerulea* Smith
 81. *P. trivialis* L. – *М. обыкновенный*
 82. *Setaria pumila* (Poir.) Schult.
- Amaranthaceae Juss. – Амарантовые**
83. *Amaranthus albus* L.
 84. *A. blitum* L.
 85. *A. caudatus* L.
 86. *A. retroflexus* L.
- Apiaceae Lindl. (Umbelliferae Juss.) – Сельдерейные
(Зонтичные)**
87. *Aegopodium podagraria* L.
 88. *Angelica archangelica* L.
 89. *A. palustris* (Boiss.) Hoffm.
 90. *A. sylvestris* L.
 91. *Carum carvi* L.
 92. *Chaerophyllum aromaticum* L.
 93. *C. bulbosum* L.
 94. *C. hirsutum* L.
 95. *C. temulum* L.
 96. *Daucus carota* L.
 97. *Oenanthe aquatica* (L.) Poir.
 98. *Pastinaca sativa* L.
 99. *P. sylvestris* Mill.
 100. *Pimpinella major* (L.) Huds.
 101. *P. saxifraga* L.
- Asteraceae Dumort. (Compositae Giseke) – Астровые
(Сложноцветные)**
102. *Arctium ambiguum* (Čelak.) Nym.
 103. *A. lappa* L.
 104. *A. neumannii* Rouy
 105. *A. minus* (Hill.) Bernh.
 106. *A. nemorosum* Lej.
 107. *A. nothum* (Ruehm.) Weiss.
 108. *A. tomentosum* Mill.
 109. *Artemisia abrotanum* L.
110. *A. absinthium* L.
 111. *A. annua* L.
 112. *A. austriaca* Jacq.
 113. *A. campestris* L.
 114. *A. marschalliana* Spreng.
 115. *A. pontica* L.
 116. *A. vulgaris* L.
 117. *Cichorium intybus* L.
 118. *Lactuca serriola* L.
 119. *L. tatarica* (L.) C.A. Mey.
- Berberidaceae Juss. – Барбарисовые**
120. *Berberis vulgaris* L.
- Brassicaceae Burnett (Cruciferae Juss.) – Капустные
(Крестоцветные)**
121. *Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. Scherb.
 122. *Brassica vulgaris* R. Br.
 123. *B. juncea* (L.) Czern.
 124. *B. napus* L.
 125. *B. nigra* (L.) Koch
 126. *Camelina alyssum* (Mill.) Thell.
 127. *C. microcarpa* Andrz.
 128. *C. sativa* (L.) Crantz
 129. *Raphanus raphanistrum* L.
 130. *R. sativus* L.
- Cannabaceae Endl. – Коноплевые**
131. *Cannabis ruderalis* Janisch.
 132. *C. sativa* L.
 133. *Humulus lupulus* L.
- Caprifoliaceae Juss. – Жимолостные**
134. *Lonicera xylosteum* L.
- Chenopodiaceae Vent. – Маревые**
135. *Chenopodium album* L.
 136. *C. bonis-henricus* L.
 137. *C. chenopodioides* (L.) Aell.
 138. *C. ficifolium* Smith.
 139. *C. glaucum* L.
 140. *C. hybridum* L.
 141. *C. murale* L.
 142. *C. opulifolium* Schrad.
 143. *C. polyspermum* L.
 144. *C. rubrum* L.
 145. *C. strictum* Roth
 146. *C. suecicum* J. Murr.
 147. *C. urbicum* L.
 148. *C. vulvaria* L.
 149. *Kochia densiflora* (Moq.) Aell.
 150. *K. scoparia* (L.) Schrad.
 151. *Salsola australis* R. Br.
 152. *S. kali* L.
- Elaeagnaceae Juss. – Лоховые**
153. *Hippophaë rhamnoides* L.
- Ericaceae Juss. – Вересковые**
154. *Oxycoccus microcarpus* Turch. ex Rupr.
 155. *O. palustris* Pers.
 156. *Vaccinium myrtillus* L.
 157. *V. uliginosum* L.
 158. *V. vitis-idaea* L.
- Fabaceae Lindl. – Бобовые**
159. *Amoria fragifera* (L.) Roskov
 160. *A. hybrida* (L.) C. Presl
 161. *A. montana* (L.) Sojak
 162. *A. repens* (L.) C. Presl
 163. *Anthyllis arenaria* (Rupr.) Juz.
 164. *A. maritima* Schweigg.

165. *A. schiwereckii* (Ser.) Blocki
 166. *Astragalus arenarius* L.
 167. *A. cicer* L.
 168. *A. glycyphyllos* L.
 169. *Chrysaspis aurea* (Poll.) Greene
 170. *C. campestris* (Schreb.) Desv.
 171. *C. dubia* (Sibth.) Desv.
 172. *C. spadicea* L.
 173. *Galega officinalis* L.
 174. *Lathyrus laevigatus* (Waldst. et Kit.) Gren.
 175. *L. linifolius* (Reichard) Basser
 176. *L. maritimus* Bigel.
 177. *L. niger* (L.) Bernh.
 178. *L. palustris* L.
 179. *L. pratensis* L.
 180. *L. sylvestris* L.
 181. *L. tuberosus* L.
 182. *L. vernus* (L.) Bernh.
 183. *Lotus corniculatus* L.
 184. *L. tenuis* Waldst. et Kit. ex Willd.
 185. *L. uliginosus* Schkuhr
 186. *Lupinaster pentaphyllus* Moench
 187. *Lupinus angustifolius* L.
 188. *L. luteus* L.
 189. *L. polyphyllus* Lindl.
 190. *Medicago falcata* L.
 191. *M. lupulina* L.
 192. *M. sativa* L.
 193. *Melilotus albus* Medik.
 194. *M. altissimus* Thuill.
 195. *M. officinalis* (L.) Pall.
 196. *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC.
 197. *O. vicifolia* Scop.
 198. *Trifolium alpestre* L.
 199. *T. arvense* L.
 200. *T. medium* L.
 201. *T. pratense* L.
 202. *T. rubens* L.
 203. *Vicia angustifolia* Reichard
 204. *V. cassubica* L.
 205. *V. cracca* L.
 206. *V. dumetorum* L.
 207. *V. hirsuta* (L.) S.F. Gray
 208. *V. lathyroides* L.
 209. *V. pisiformis* L.
 210. *V. sativa* L.
 211. *V. segetalis* Thuill.
 212. *V. sepium* L.
 213. *V. sylvatica* L.
 214. *V. tenuifolia* Roth
 215. *V. tetrasperma* (L.) Schreb.
 216. *V. villosa* Roth

Grossulariaceae DC. – Крыжовниковые

217. *Ribes alpinum* L.
 218. *R. nigrum* L.
 219. *R. rubrum* L.

Hypericaceae Juss. – Зверобойные

220. *Hypericum hirsutum* L.
 221. *H. humifusum* L.
 222. *H. maculatum* Crantz
 223. *H. montanum* L.
 224. *H. perforatum* L.
 225. *H. tetrapterum* Fries
 226. *H. quadrangulum* L.

Labiatae Juss. (= Lamiaceae Lindl.) – Губоцветные (Яснотковые)

227. *Dracocephalum ruyschiana* L.
 228. *D. thymiflorum* L.
 229. *Mentha aquatica* L.
 230. *M. arvensis* L.
 231. *M. longifolia* (L.) Huds.
 232. *Origanum vulgare* L.
 233. *Salvia nemorosa* L.
 234. *S. nutans* L.
 235. *S. officinalis* L.
 236. *S. pratensis* L.
 237. *S. sylvestris* L.
 238. *S. verticillata* L.
 239. *Thymus ovatus* Mill.
 240. *T. serpyllum* L.

Linaceae DC. ex S.F. Gray – Льновые

241. *Linum catharticum* L.

Papaveraceae Juss. – Маковые

242. *Papaver argemone* L.
 243. *P. dubium* L.
 244. *P. rhoeas* L.
 245. *P. somniferum* L.

Polygonaceae Juss. – Гречишные

246. *Rumex acetosa* L.
 247. *R. acetosella* L.
 248. *R. aquaticus* L.
 249. *R. confertus* Willd.
 250. *R. conglomeratus* Murr.
 251. *R. crispus* L. – Щ. курчавый
 252. *R. heterophyllus* C.F. Schultz
 253. *R. hydrolapathum* Huds.
 254. *R. maritimus* L.
 255. *R. obtusifolius* L.
 256. *R. palustris* Smith
 257. *R. sanguineus* L.
 258. *R. sylvestris* (Lam.) Wallr.
 259. *R. thyrsiflorus* Fingerh.

Rosaceae Juss. – Розоцветные

260. *Crataegus curvisepala* Lindm.
 261. *C. monogina* Jacq.
 262. *Fragaria ananassa* Duch.
 263. *F. moschata* Duch.
 264. *F. vesca* L.
 265. *F. viridis* Duch.
 266. *Malus sylvestris* Mill.
 267. *Padus racemosa* (Lam.) Gilib.
 268. *Poterium polygamum* Waldst.
 269. *P. sanguisorba* L.
 270. *Prunus spinosa* L.
 271. *Pyrus communis* L.
 272. *Rosa afzeliana* Fries
 273. *R. caesia* Smith
 274. *R. canina* L.
 275. *R. corymbifera* Borkh.
 276. *R. dumalis* Bechst.
 277. *R. foetida* Herrm.
 278. *R. glauca* Pourr.
 279. *R. inodora* Fries
 280. *R. majalis* Herrm.
 281. *R. micrantha* Borrer ex Smith
 282. *R. mollis* Smith
 283. *R. pimpinellifolia* L.
 284. *R. rugosa* Thunb.
 285. *R. rubiginosa* L.

286. *R. sherardii* Davies
 287. *R. spinusissima* L.
 288. *R. subcanina* (Christ) Dalla Torre et Sarnth.
 289. *R. tomentosa* Sm.
 290. *R. villosa* L.
 291. *R. zalana* Wiesb.
 292. *Rubus allegheniensis* Porter
 293. *R. bellardii* Weihe et N.
 294. *R. caesius* L.
 295. *R. canadensis* L.
 296. *R. chamaemorus* L.
 297. *R. fissus* Lindl.
 298. *R. gothicus* Frid.
 299. *R. idaeus* L.
 300. *R. maximus* Marss.
 301. *R. nemorosus* Hayne et Willd.
 302. *R. nessensis* W. Hall.
 303. *R. nessensis* W. Hall. ssp. *scissoides* H. E. Weber
 304. *R. pedemontanus* Pinkwart.
 305. *R. plicatus* Weihe et Nees
 306. *R. × pseudidaeus* (Weihe) Nees
 307. *R. pruinus* Arrhen.

308. *R. saxatilis* L.
 309. *R. septifolius* H. E. Weber
 310. *R. sprengelii* Weihe
 311. *R. wahlbergii* Arrenius
 312. *Sorbus aucuparia* L.

Sambucaceae Batsch ex Borkh. – Бузиновые

313. *Sambucus nigra* L.
 314. *S. racemosa* L.

Solanaceae Juss. – Пасленовые

315. *Solanum alatum* Moench
 316. *S. dulcamara* L.
 317. *S. humile* Bernh. ex Willd.
 318. *S. maritimum* (Bab.) Pojark.
 319. *S. nigrum* L.
 320. *S. persicum* Willd. ex Roem. et Schultz.
 321. *S. ulugurense* Holub

Urticaceae Juss. – Крапивные

322. *Urtica dioica* L.
 323. *U. urens* L.

Viburnaceae Rafin. – Калиновые

324. *Viburnum opulus* L.

Выявлены ДРКР, для которых требуется меры сохранения *in situ*, необходимые для регионов (Shipilina, 2017). При описании видов указаны: латинское и русское название; категория уязвимости; местообитание; районы, в которых охраняется данный таксон; ООПТ, на территории которых охраняется вид; включение в Красные книги соседних областей. Проанализированы ДРКР, включенные в Красные книги Калининградской области (Dedkov, Grishanov, 2010), Польши (Kaźmierczakowa, Zarzycki, 1993, Kaźmierczakowa et al., 2014), Литвы (Rašomavičius, 2007) и др., с целью получения информации об охраняемых видах, а также точного местонахождения, необходимого при построении карт. Не учитывались данные региональных Красных книг всего Северо-Западного региона России, рассматривались только

близко расположенные или пограничные области и республики. Построены карты ареалов данных видов (рис. 3–8). Создана карта (рис. 2.), на которой помещены все охраняемые виды ДРКР в Калининградской области, по материалам Красной книги Калининградской области (Dedkov, Grishanov, 2010).

Vicia dumetorum L. – Горошек кустарниковый (зарослевый). Присвоена 1 категория статуса уязвимости ДРКР (Shipilina, 2017). В Калининградской области обитает на северо-восточной границе ареала, в Зеленоградском районе, в соседней Литве обитает на юге. Общее распространение: южная Скандинавия, средняя Европа, Балканы, Средиземноморье, Беларусь (Roskov et al., 2019b); в России известен по редким находкам в Брянской и Калужской областях. Относится к категории по-

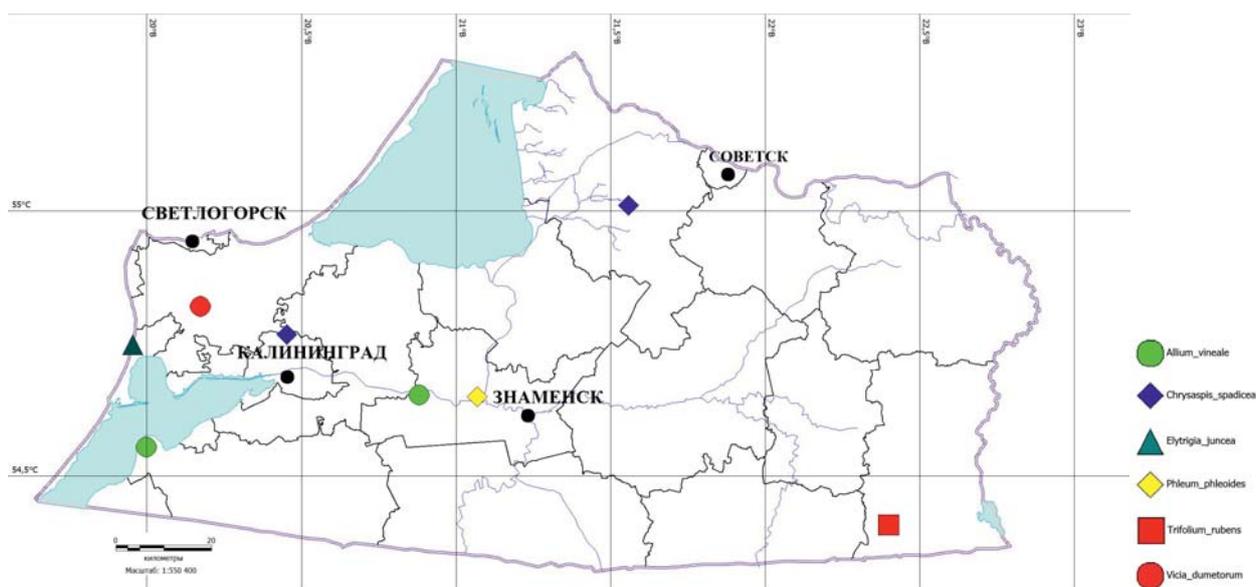


Рис. 2. Места нахождения охраняемых видов диких родичей культурных растений, по данным Красной книги Калининградской области

Fig. 2. Locations of protected species among crop wild relatives according to the Red Data Book of Kaliningrad Province

тенциальных инвазионных видов (Mayorov et al., 2013). По данным Красных книг, охраняется в Республике Беларусь (Kachanovskii, 2015) и Литовской Республике (Rašomavičius, 2007). На рисунке 3 представлены местонахождения по данным GBIF (GBIF. *Vicia dumetorum*, 2019), границы ареала – по Е. Hulten (Hulten, Fries, 1986), данным Красной книги Литвы (Rašomavičius, 2007). Необходимо отметить, что основной ареал данного вида явно приурочен к югу Европы, но в последние годы активно продвигается на север. По этой причине GBIF относит данный вид к инвазиям. В Калининградской области этот вид, скорее всего, является заносным. Угрозы к исчезновению *Vicia dumetorum* в рамках общего ареала нет. Но так как данный вид на территории Калининградской области встречается в единственном месте, необходимо провести инвентаризацию флоры с целью поиска новых местонахождений.

***Trifolium rubens* L.** – Клевер красный. Присвоена 1 категория статуса уязвимости ДРКР (Shipilina, 2017). В Калининградской области обитает на северной границе ареала, в Нестеровском районе (пограничный район с Литвой), в соседней Литве обитает на юге. Вероятно, данное местонахождение является крайней точкой обитания вида в Литве. По данным Красных книг, охраняется в Республике Беларусь (Kachanovskii, 2015) и Литовской Республике (Rašomavičius, 2007). Общее распространение: южная Европа, юг средней Европы, Белоруссия, западная и центральная части Украины; в России обитает в Крыму (Roskov et al., 2019a). По данным GBIF, активно расселяется на север, о чем свидетельствуют многочисленные находки из скандинавских стран (GBIF. *Trifolium rubens*, 2019). По этой причине GBIF относит данный вид к инвазиям. На рисунке 4 представлены местонахождения по данным GBIF, Крас-

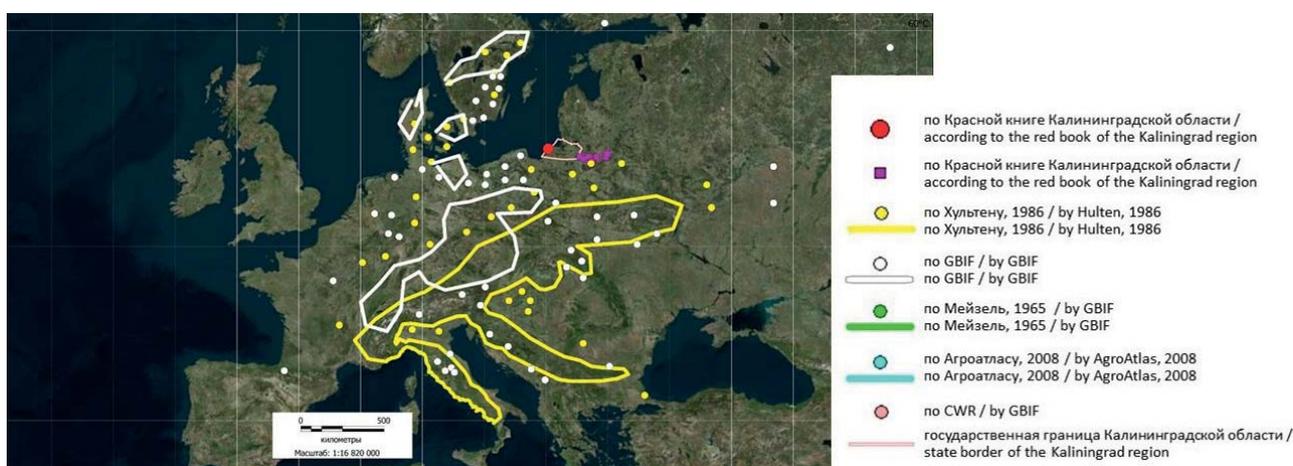


Рис. 3. Положение *Vicia dumetorum* L., охраняемого в Красной книге Калининградской области, в ареале
Fig. 3. Distribution of *Vicia dumetorum* L., listed as protected in the Red Data Book of Kaliningrad Province, within its natural habitat

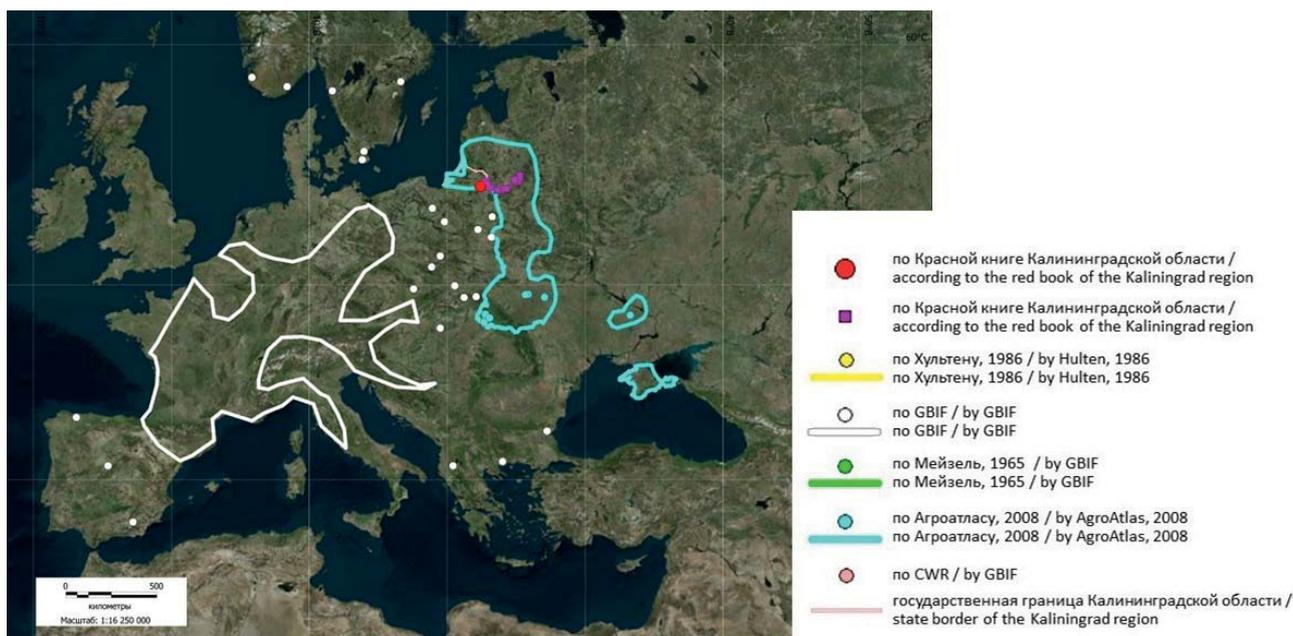


Рис. 4. Положение *Trifolium rubens* L., охраняемого в Красной книге Калининградской области, в ареале
Fig. 4. Distribution of *Trifolium rubens* L., listed as protected in the Red Data Book of Kaliningrad Province, within its natural habitat

ной книги Литвы (Rašomavičius, 2007), Агроатласа (Dzyubenko N., Dzyubenko E., 2008a). Необходимо отметить, что основной ареал данного вида явно приурочен к югу Европы, но в последние годы активно продвигается на север. Угрозы к исчезновению *Trifolium rubens* в рамках общего ареала нет. Но так как данный вид на территории Калининградской области встречается в единственном месте, необходимо провести инвентаризацию флоры на юге и юго-востоке Калининградской области с целью поиска новых мест нахождения.

***Chrisaspis spadiceum* L.** – Клевер темно-каштановый. Присвоена 1 категория статуса уязвимости ДРКР (Shipilina, 2017). Имеет дизъюнктивный ареал с активным смыканием границ за счет расселения в соседние области и продвижением на север. В Калининградской области обитает на западной границе самого крупного центрального участка ареала, в Славском районе и в окрестностях Калининграда. Общее распространение:

южная часть Скандинавии, Средняя и Атлантическая Европа, северное Средиземноморье, Малая Азия (Dzyubenko N., Dzyubenko E., 2008b). В России обитает в Европейской части, хотя известны находки и с юга Байкала (Республика Бурятия), Приморского края, Камчатки. По данным GBIF, активно расселяется на север и восток (GBIF. *Trifolium spadiceum*, 2019). По этой причине GBIF относит данный вид к инвазиям. В Калининградской области, скорее всего, является заносным. На рисунке 5 представлены местонахождения по данным GBIF, Красной книги Литвы (Rašomavičius, 2007), Агроатласа, границы ареала – по E. Hulten (Hulten, Fries, 1986) и H. Meusel et al. (1965). Угрозы к исчезновению *Chrisaspis spadiceum* в рамках общего ареала нет. Но так как данный вид на территории Калининградской области встречается в двух местах, необходимо провести инвентаризацию флоры Калининградской области с целью поиска новых мест нахождения.

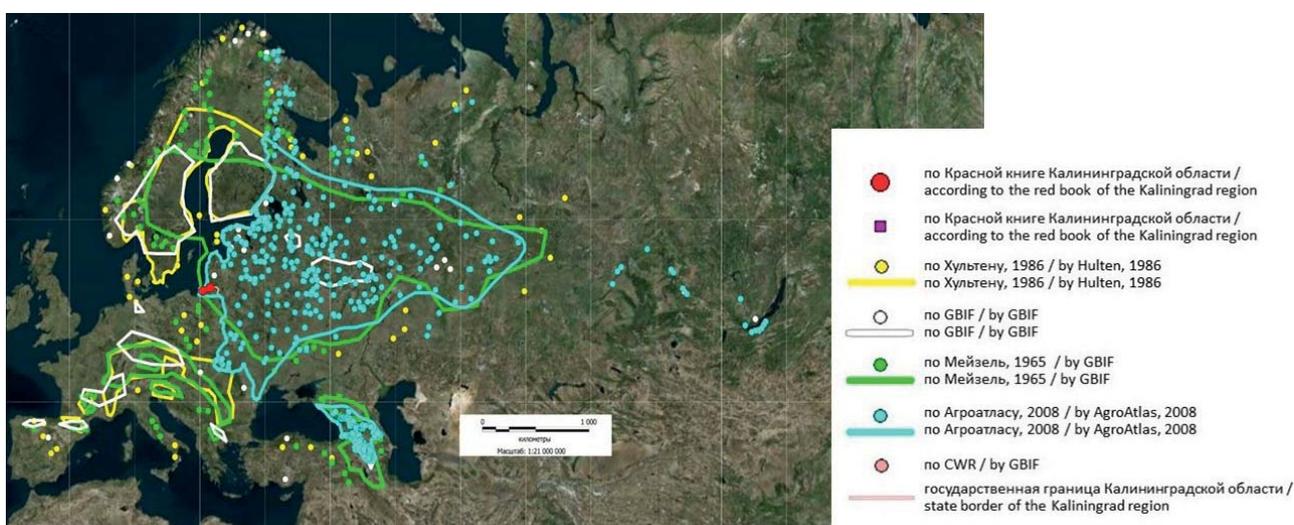


Рис. 5. Положение *Chrisaspis spadiceum* L., охраняемого в Красной книге Калининградской области, в ареале
Fig. 5. Distribution of *Chrisaspis spadiceum* L., listed as protected in the Red Data Book of Kaliningrad Province, within its natural habitat

***Elytrigia juncea* (L.) Nevski** – Пырей ситниковый. Присвоена 1 категория статуса уязвимости ДРКР (Shipilina, 2017). В Калининградской области обитает на восточной границе ареала, единственное местонахождение – Зеленоградский район, Куршская коса. Вид с неопределенным статусом. В соседней Литве вид обитает в западной и южной части территории, находки многочисленны (Rašomavičius, 2007). *Elytrigia juncea*, по данным Красных книг, охраняется также в Эстонской республике (Eesti Punane Raamat, 2008). Общее распространение: Европа, прибрежные территории. По данным GBIF, активно расселяется по берегу моря на север (GBIF. *Elytrigia juncea*, 2018); согласно прогнозу, к 2070 г. вид продвинется по морскому берегу Норвегии далеко на север с расширением территории обитания вглубь континента. По этой причине GBIF относит данный вид к инвазиям. На рисунке 6 представлены местонахождения по данным GBIF и CWR (Crop Wild Relatives [CWRnl], 2015). Угрозы к исчезновению *Elytrigia juncea* в рамках общего ареала нет. Но так как данный вид на территории Калининградской области встречается в единственном месте, необходимо провести инвентаризацию флоры Калининградской области с целью поиска новых мест нахождения.

***Phleum phleoides* (L.) H. Karst.** – Тимофеевка степная. Присвоена 1 категория статуса уязвимости ДРКР (Shipilina, 2017). В Калининградской области обитает на северной границе ареала. Широкоареальный вид. По данным Красной книги Калининградской области (Dedkov, Grishanov, 2010), ранее встречался довольно часто, сейчас известно единственное местонахождение в Гвардейском районе, единично встречающиеся растения. По данным Красных книг, охраняется в Новгородской (Red data book..., 2015) и Псковской (Red data book..., 2014) областях. Общее распространение: Европа, Кавказ, Казахстан, Передняя и Средняя Азия, Монголия. В России обитает в Европейской части, Западной и Восточной Сибири (включая Байкал), за исключением Крайнего Севера. По данным GBIF, увеличивает границы ареала (GBIF. *Phleum phleoides*, 2019). По этой причине GBIF относит данный вид к инвазиям. На рисунке 7 представлены местонахождения по данным GBIF, Агроатласа (Malyshev, Dzyubenko, 2008), границы ареала по E. Hulten (Hulten, Fries, 1986). Угрозы к исчезновению *Phleum phleoides* в рамках общего ареала нет. Но так как данный вид на территории Калининградской области встречается в единственном месте, необходимо прове-

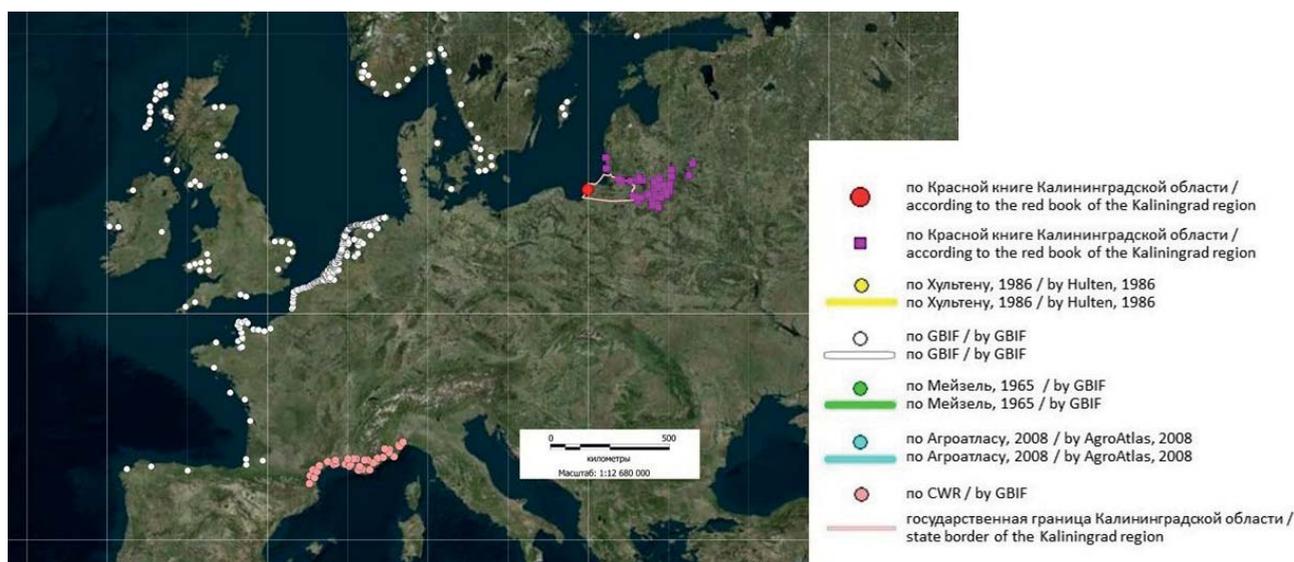


Рис. 6. Положение *Elytrigia juncea* (L.) Nevski, охраняемого в Красной книге Калининградской области, в ареале

Fig. 6. Distribution of *Elytrigia juncea* (L.) Nevski, listed as protected in the Red Data Book of Kaliningrad Province, within its natural habitat

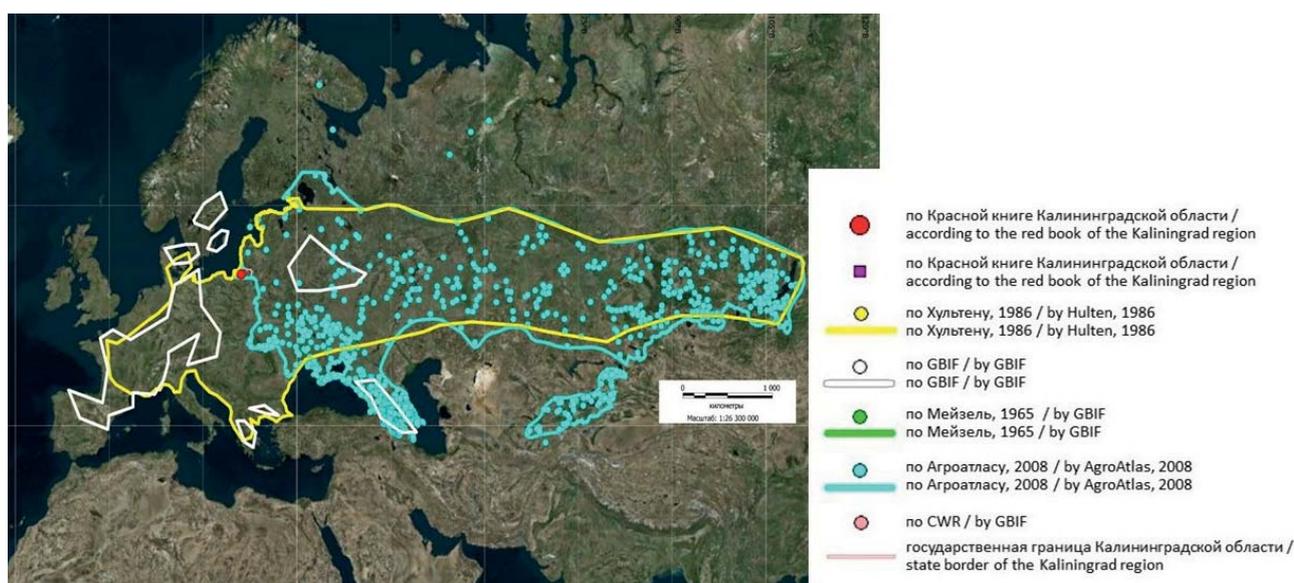


Рис. 7. Положение *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., охраняемого в Красной книге Калининградской области, в ареале

Fig. 7. Distribution of *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., listed as protected in the Red Data Book of Kaliningrad Province, within its natural habitat

сти инвентаризацию флоры Калининградской области с целью поиска новых мест нахождения.

Allium vineale L. – Лук виноградный. Присвоена 1 категория статуса уязвимости ДРКР (Shipilina, 2017). В Калининградской области обитает в Багратионовском и Гвардейском районах. В соседней Литве, в южной части, находки более многочисленны (Rašomavičius, 2007). По данным Красных книг, охраняется в Балтийском регионе (Red data book..., 1993), Литовской (Rašomavičius, 2007) и Эстонской (Eesti Punane Raamat, 2008) Республиках. Общее распространение: Европа, Северная Африка (Алжир, Марокко), Западная Азия (Ливан, Сирия, Турция), Закавказье. Ши-

роко распространен в Европе, в южных областях европейской части СССР, на Кавказе (Восточное и Южное Закавказье), Малой Азии. Является инвазивным видом (GBIF. *Allium vineale*, 2019). На рисунке 8 представлены местонахождения по данным GBIF и CWR (Crop Wild Relatives [CWRnl], 2009), Агроатласа (Chukhina, *Allium vineale*, 2008), границы ареала – по Н. Meusel et al. (1965). Угрозы к исчезновению *Allium vineale* в рамках общего ареала нет. Но так как данный вид на территории Калининградской области встречается в двух местах, необходимо провести инвентаризацию флоры Калининградской области с целью поиска новых мест нахождения.

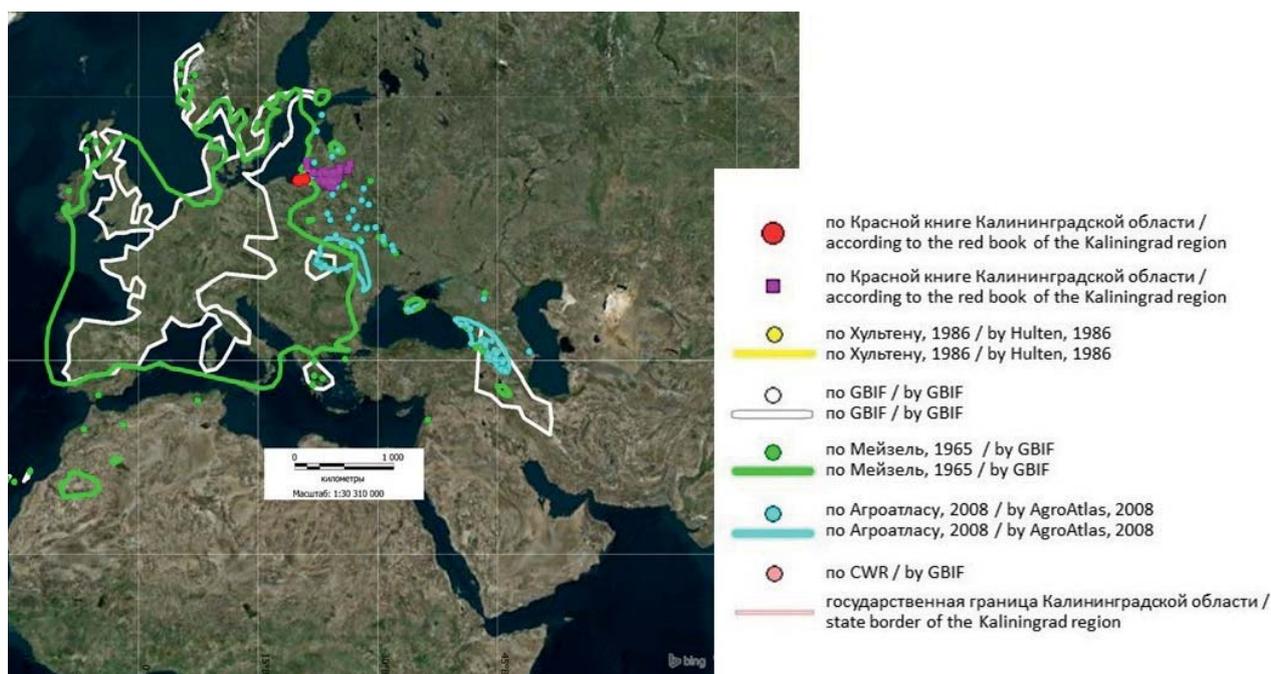


Рис. 8. Положение *Allium vineale* L., охраняемого в Красной книге Калининградской области, в ареале
Fig. 8. Distribution of *Allium vineale* L., listed as protected in the Red Data Book of Kaliningrad Province, within its natural habitat

Результаты и выводы

Флора Калининградской области была хорошо обследована на протяжении почти 100 лет. Результаты были опубликованы: до 1941 года – в крупных флористических работах немецких ученых, после 1950 года – в работах ведущих советских флористов. В последние 30 лет материалы по флоре нашли отражение в работах В. П. Дедкова (Dedkov, 1990), И. Ю. Губаревой (Gubareva, 1994, 1995) и других исследователей. Впервые составлен аннотированный список диких родичей культурных растений Калининградской области, который включил в себя 324 вида. На основании этого списка впервые была проведена работа по выявлению ДРКР, требующих дополнительных мер сохранения. Всего определено шесть видов: *Vicia dumetorum*, *Trifolium rubens*, *Chrisaspis spadicum*, *Elytrigia juncea*, *Phleum phleoides*, *Allium vineale*. Впервые проанализированы материалы, содержащие в себе сведения об ареалах данных видов. Построены карты ареалов, в которых учтены сведения открытых баз данных GBIF, CWR, ILDIS о распространении уязвимых видов. Все виды включены в Красную книгу Калининградской области 2010 года. Данные виды, включенные в список с целью сохранения *in situ*, не встречаются в пределах ООПТ Калининградской области, что обеспечивает низкую вероятность их сохранности. Требуется дополнительные исследования региона с целью выявления новых мест нахождения данных видов.

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

References/Литература

- Abromeit J. Dunenflora. In: *Handbuch des deutschen Dunenbaues*. Berlin; 1900. [in German]
- Abromeit J., Jentzsch A., Vogel G.; Preussischer Botanischer Verein. Flora von Ost- und Westpreussen. Bd. 1-3. Berlin: Friedländer; 1931. [in German]
- Andronova N.N., Kucheneva G.G. Flora of Kaliningrad Province (Flora Kaliningradskoy oblasti). In: *Studiedness of natural resources in Kaliningrad Province: Notes of Kaliningrad Branch of the Geographical Society. Issue 1 (Izuchennost prirodnikh resursov Kaliningradskoy oblasti: Zapiski Kaliningradskogo otdeleniya Geograficheskogo obshchestva. Vyp. 1)*. Kaliningrad; 1972. p.5-105. [in Russian] (Андроновна Н.Н., Кученева Г.Г. Флора Калининградской области. В кн: *Изученность природных ресурсов Калининградской области: Записки Калининградского отделения Географического общества. Вып. 1*. Калининград; 1972. С.5-105).
- Chukhina I.G. Crop wild relatives: *Allium vineale* L. – Crow garlic (Dikiye rodichi kulturnykh rasteniy: *Allium vineale* L. – Лук виноградный). *Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries. Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds*. 2008. [in Russian] (Чухина И.Г. Дикие родичи культурных растений: *Allium vineale* L. – Лук виноградный. *Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения*. 2008). URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Allium_vineale/map/index.html [дата обращения: 01.09.2019].
- Crop Wild Relatives (CWRnl). *Allium vineale*. 2009. Available from: <https://www.cwrnl.nl/en/CWRnl-1/CWRbybotanicalname/Allium-vineale-L.-1.htm> [accessed Sept. 1, 2019].
- Crop Wild Relatives (CWRnl). *Elytrigia juncea*. 2015.

- Available from: <https://www.cwrnl.nl/en/CWRnl-1/CWRbybotanicalname/Elytrigia-junceae-subsp.-boreoatlantica-Simonet-Guin.-Hyl.-1.htm> [accessed Sept. 1, 2019].
- Dedkov V.P. (ed.). Protected plants and plant communities of Kaliningrad Province (Okhranyaemye rasteniya i rastitelnye soobshchestva Kaliningradskoy oblasti). Kaliningrad; 1990. [in Russian] (Охраняемые растения и растительные сообщества Калининградской области / под ред. В.П. Дедкова. Калининград; 1990).
- Dedkov V.P., Grishanov G.V. Red data book of Kaliningrad Province (Krasnaya kniga Kaliningradskoy oblasti). Kaliningrad: Immanuel Kant University; 2010. [in Russian]. (Красная книга Калининградской области / под ред. В.П. Дедкова, Г.В. Гришанова. Калининград: РГУ им. И. Канта; 2010).
- Dzyubenko N.I., Dzyubenko E.A. Crop wild relatives: *Trifolium rubens* L. – Rubescent clover. (Dikiye rodichi kulturnykh rasteniy: *Trifolium rubens* L. – Klever krasneyushchiy). *Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries. Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds*. 2008a. [in Russian] (Дзюбенко Н.И., Дзюбенко Е.А. Дикие родичи культурных растений: *Trifolium rubens* L. – Клевер краснеющий. *Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения*. 2008a). URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Trifolium_rubens/index.html [дата обращения: 01.09.2019].
- Dzyubenko N.I., Dzyubenko E.A. Crop wild relatives: *Trifolium spadiceum* L. – Brown moor clover (Dikiye rodichi kulturnykh rasteniy: *Trifolium spadiceum* L. – Klever temno-kashtanovy). *Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries. Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds*. 2008b. [in Russian] (Дзюбенко Н.И., Дзюбенко Е.А. Дикие родичи культурных растений: *Trifolium spadiceum* L. – Клевер темно-каштановый. *Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения*. 2008b). URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Trifolium_spadiceum/index.html [дата обращения: 01.09.2019].
- Eesti Punane Raamat (Estonian Red Data Book). Tartus; 2008. [in Estonian]. Available from: <http://vana.elurikukus.ut.ee/prmt.php?lang=eng> [accessed Sept. 1, 2019].
- GBIF. *Allium vineale* L. 2019. Available from: <https://www.gbif.org/species/7792960> [accessed Sept. 1, 2019].
- GBIF. *Elytrigia juncea* (L.) Nevski. 2019. Available from: <https://www.gbif.org/species/2704160> [accessed Sept. 1, 2019].
- GBIF. *Phleum phleoides* H.Karst. 2019. Available from: <https://www.gbif.org/species/4139238> [accessed Sept. 1, 2019].
- GBIF. *Trifolium rubens* L. 2019. Available from: <https://www.gbif.org/species/5359249> [accessed Sept. 1, 2019].
- GBIF. *Trifolium spadiceum* L. 2019. Available from: <https://www.gbif.org/species/5358902> [accessed Sept. 1, 2019].
- GBIF. *Vicia dumetorum* L. 2019. Available from: <https://www.gbif.org/species/2974946> [accessed Sept. 1, 2019].
- Gubareva I.Yu. Floristic findings on the Vistula Spit (Floristicheskiye nakhodki na Vislinskoy kose). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1995;80(8):113-116. [in Russian] (Губарева И.Ю. Флористические находки на Вислинской косе. *Ботанический журнал*. 1995;80(8):113-116).
- Gubareva I.Yu. Kaliningrad region. In: Yakovlev G.P., Sytyan A.K., Roskov Yu.R. *Legumes of northern Eurasia: a checklist*. Kew: Royal Botanic Gardens; 1996. p.560.
- Gubareva I.Yu. The Fabaceae family in Kaliningrad Province (Semeystvo Fabaceae v Kaliningradskoy oblasti). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1994;79(7):61-65. [in Russian] (Губарева И.Ю. Семейство Fabaceae в Калининградской области. *Ботанический журнал*. 1994;79(7):61-65).
- Gubareva I.Yu., Dedkov V.P., Napreenko M.G., Petrova N.G., Sokolov A.A. Conspectus of vascular plants in Kaliningrad Province: A reference manual (Konspekt sosudistykh rasteniy Kaliningradskoy oblasti: Spravochnoye posobiye). Kaliningrad: Kaliningrad State University; 1999. [in Russian] (Губарева И.Ю., Дедков В.П., Напреенко М.Г., Петрова Н.Г., Соколов А.А. Конспект сосудистых растений Калининградской области: Справочное пособие. Калининград: Калининградский гос. университет; 1999).
- Gudzinskas Z.A. Additions to the adventive flora of Kaliningrad Province. Fam. Poaceae (Dopolneniya k adventivnoy flore Kaliningradskoy oblasti. Semeystvo Poaceae). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1991;76(10):1441-1446. [in Russian] (Гуджинская З.А. Дополнения к адвентивной флоре Калининградской области. Семейство Poaceae. *Ботанический журнал*. 1991;76(10):1441-1446).
- Hultén E., Fries M. Atlas of North European vascular plants: North of the Tropic of Cancer. Vols 1-3. Königstein: Koeltz Scientific Books; 1986.
- Kachanovskii I.M. The Red Book of the Republic of Belarus. Plants: rare and endangered species of wild plants. Minsk; 2015. [in Russian] (Красная книга Республики Беларусь. Растения: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / под ред. И.М. Качановского. Минск; 2015).
- Kaźmierczakowa R., Zarzycki K. (eds). *Polska czerwona księga roślin*. Kraków; 1993. [in Polish]
- Kaźmierczakowa R., Zarzycki K., Mirek Z. *Polska Czerwona Księga Roślin. Paprotniki i rośliny kwiatowe*. Wyd. III. Kraków: Instytut Ochrony Przyrody PAN; 2014. [in Polish]
- Kucheneva G.G. (ed.) Flora and vegetation of Kaliningrad Province. Rare and endangered species of plants (Flora i rastitelnost Kaliningradskoy oblasti. Redkiye i ischezayushchiye vidy rasteniy). Kaliningrad: Kaliningrad State University; 1983. [in Russian] (Флора и растительность Калининградской области. Редкие и исчезающие виды растений / под ред. Г.Г. Кученовой. Калининград: Калининградский гос. университет; 1983).
- Malyshev L.L., Dzyubenko E.A. Crop wild relatives: *Phleum phleoides* (L.) Karst. – Boehmer's cat's-tail. (Dikiye rodichi kulturnykh rasteniy: *Phleum phleoides* (L.) Karst. – Timofeyevka stepnaya). *Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries. Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds*. 2008. [in Russian] (Мальшев Л.Л. Дзюбенко Е.А. Дикие родичи культурных растений: *Phleum phleoides* (L.) Karst. – Тимофеевка степная. *Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения*. 2008). URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/related/Phleum_phleoides/index.html [дата обращения: 01.09.2019].

- Mayorov S.R., Vinogradova Y.K., Bochkin V.D. Illustrated catalogue of plants growing wild in the botanical gardens of Moscow (Illyustrirovanny katalog rasteniy, dichayushchikh v botanicheskikh sadakh Moskvy). Moscow: Fiton XXI; 2013. [in Russian] (Майоров С.Р., Виноградова Ю.К., Бочкин В.Д. Иллюстрированный каталог растений, дичающих в ботанических садах Москвы. Москва: Фитон XXI; 2013).
- Meusel H., Jäger E., Weinert E. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. Jena: Fischer; 1965. [in German]
- Nitsenko A.A. Materials for the study of vegetation in the Curonian Spit (Kaliningrad Province) (Materialy k izucheniyu rastitelnogo pokrova Kurshskoy kosy [Kaliningradskaya oblast]). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1970;55(4):481-490. [in Russian] (Ниценко А.А. Материалы к изучению растительного покрова Куршской косы (Калининградская область). *Ботанический журнал*. 1970;55(4): 481-490).
- Pobedimova E.G. The composition of the flora of Kaliningrad Province and its distribution and economic significance (Sostav flory Kaliningradskoy oblasti i yeye rasprostraneniye i khozyaystvennoye znacheniye). *Trudy Botanicheskogo instituta AN SSSR = Proceedings of the Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences*. 1955;3(10):225-329. [in Russian] (Победимова Е.Г. Состав флоры Калининградской области и ее распространение и хозяйственное значение. *Труды Ботанического института АН СССР*. 1955;3(10):225-329).
- Rašomavičius V. (ed.). Lietuvos raudonoji knyga (Red Data Book of Lithuania). Kaunas: Lututė; 2007). [in Lithuanian]
- Red Data Book of East Fennoscandia. Helsinki: Ministry of the Environment; 1998.
- Red data book of the Baltic Region. Part 1. Lists of threatened vascular plants and vertebrates. Riga; 1993.
- Roskov Y., Zarucchi J., Novoselova M., Bisby F. (eds). *Trifolium rubens* L. ILDIS World Database of Legumes (version 12, May 2014). In: *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist*. Leiden, the Netherlands; 2019a. Available from: <http://www.catalogueoflife.org/col/details/species/id/97623ed0e561b38dbe58ef18ba062b5b> [accessed Sept. 1, 2019].
- Roskov Y., Zarucchi J., Novoselova M., Bisby F. (eds). *Vicia dumetorum* L. ILDIS World Database of Legumes (version 12, May 2014). In: *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 2019 Annual Checklist*. Leiden, the Netherlands; 2019b. Available from: <http://www.catalogueoflife.org/col/details/species/id/dfd269afc2c217f21173306695425bfa> [accessed Sept. 1, 2019].
- Shipilina L.J. The question of the conservation of wild relatives of cultivated plants in the territory of Leningrad, Novgorod and Pskov regions. *Proceedings of Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(4):22-28. [in Russian] (Шипилина Л.Ю. К вопросу о сохранении диких родичей культурных растений северо-запада европейской части России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(4):22-28). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-22-28
- Smekalova T.N., Chukhina I.G. Catalogue of the VIR global collection. Issue 766. Crop wild relatives of Russia. St. Petersburg: VIR; 2005. [in Russian] (Смекалова Т.Н., Чухина И.Г. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 766. Дикие родичи культурных растений России. Санкт-Петербург: ВИР; 2005).
- Smekalova T.N., Chukhina I.G. Crop wild relatives of European Russia for the problem of their *in situ* conservation. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Ser. Natural Sciences*. 2011;9(15):38-43. [in Russian] (Смекалова Т.Н., Чухина И.Г. Дикие родичи культурных растений Европейской России в связи с проблемой их сохранения *in situ*. *Научные ведомости БелГУ. Сер. Естественные науки*. 2011;9(15):38-43).
- Specially Protected Natural Areas of Russia. Kaliningrad Province (ООПТ России. Калининградская область). [in Russian] (ООПТ России. Калининградская область). URL: <http://oopt.aari.ru> [дата обращения: 01.09.2019].
- Steffen H. Vegetationskunde von Ostpreussen. Jena; 1931. [in German]
- Zinovskis R.E., Bize M.A., Knappe D.A., Kucheneva G.G. (eds). Conspectus of dendroflora of Kaliningrad region (Konspekt dendroflory Kaliningradskoy oblasti). Riga: Zinatne; 1983. [in Russian] (Конспект дендрофлоры Калининградской области / под ред. Р.Э. Циновскиса, М.А. Бице, Д.А. Кнаппе, Г.Г. Кученевой. Рига: Зинатне; 1983).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Шипилина Л.Ю. Дикие родичи культурных растений Калининградской области. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):32-43. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-32-43

Shipilina L.Yu. Crop wild relatives of Kaliningrad Province recommended for *in situ* conservation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):32-43. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-32-43

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-32-43>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись/Author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ ПШЕНИЦЫ МЯГКОЙ ЯРОВОЙ В УСЛОВИЯХ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-44-47

УДК 631.52; 633.11 (574.2)

Поступление/Received: 16.03.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

А. Т. БАБКЕНОВ, С. А. БАБКЕНОВА, Е. К. КАИРЖАНОВ

Научно-производственный центр
зернового хозяйства им. А.И. Бараева,
021601 Казахстан, Акмолинская обл., п. Шортанды-1,
ул. Бараева, 15;
✉ babkenov64@mail.ru

STUDYING GENETIC RESOURCES OF SPRING BREAD
WHEAT IN THE ENVIRONMENTS OF NORTHERN
KAZAKHSTAN

А. Т. BABKENOV, S. A. BABKENOVA, E. K. KAIRZHANOV

A.I. Barayev Science and Production Center
of Grain Farming, Ltd.,
15 Barayev St., Shortandy-1,
Akmola Province 021601, Kazakhstan;
✉ babkenov64@mail.ru

Актуальность. Яровая мягкая пшеница является основной зерновой экспортной культурой Казахстана. Однако сорта пшеницы, возделываемые в производстве, не в полной мере соответствуют его требованиям. Для создания новых сортов пшеницы, более устойчивых к неблагоприятным факторам внешней среды и стабильно формирующих урожай, необходимо широко использовать в селекционных программах мировое разнообразие генетических ресурсов пшеницы. **Материалы и методы.** Сто коллекционных образцов яровой мягкой пшеницы изучали в 2015–2017 гг. на стационаре ТОО «НПЦ ЗХ им. А. И. Бараева» в соответствии с методическими указаниями ВИР. Посев проводили сеялкой ССФК-7 в оптимальные сроки 20–25 мая, уборку урожая с деелянок осуществляли селекционным комбайном Wintersteiger. Содержание белка определяли в соответствии с ГОСТ 10846-91, а объем седиментационного осадка муки по методике SDS-седиментации в модификации В. М. Бебякина и М. В. Бунтиной. **Результаты и заключение.** За три года изучения набора коллекционных образцов яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Казахстана лишь сорта 'Шортандинская 2012' и 'Астана 2' превышали сорт-стандарт 'Астана' по урожайности. Созревали на 1–2 дня раньше стандартного сорта и имели в среднем за три года урожайность на его уровне образцы 'BW 252' и 'Неерава' (Канада), 'MANITUOU LR 13' (СИММУТ, Мексика), 'Новосибирская 29' (Россия). По величине показателей содержания белка и седиментации муки сорт-стандарт 'Астана' (Казахстан) и образцы 'WA007824 WA7824' (США), 'Новосибирская 29', 'Новосибирская 15' (Россия), 'OPATA85 LR10', 'LR27+LR31,LR34' (СИММУТ, Мексика) можно отнести к образцам с высоким качеством зерна.

Ключевые слова: урожайность, содержание белка, объем седиментационного осадка, скороспелость.

Background. Spring bread wheat is the main export crop in Kazakhstan. Unfortunately, wheat varieties cultivated for large-scale production do not fully meet the requirements of agricultural producers. The world diversity of wheat genetic resources should be widely used in breeding programs in order to develop new wheat cultivars with stable yields and with resistance to adverse environmental factors. **Materials and methods.** One hundred collection accessions of spring bread wheat were studied in 2015–2017 at the A.I. Barayev Science and Production Center of Grain Farming, Ltd. Seeds were sown at an optimum time (May 20–25), using an SSFC-7 seeder. Harvesting was conducted with a Wintersteiger combine. The study of the collection material was carried out in accordance with the guidelines developed by the N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR). The protein content was measured in line with State Standard 10846-91. The method of sodium dodecyl sulfate (SDS) sedimentation, modified by V.M. Bebyakin and M.V. Buntina, was used to measure the level of sedimentation. **Results and conclusion.** During the three-year study of spring bread wheat accessions in Northern Kazakhstan, only the cultivars 'Shortandinskaya 2012' and 'Astana 2' exceeded the reference 'Astana' in yield. The accessions 'BW 252', 'Neepawa' (Canada), 'MANITUOU LR 13' (CIMMYT, Mexico) and 'Novosibirskaya 29' (Russia) ripened 1–2 days earlier than the reference, while their average yield for 3 years was almost on the same level with the reference. The cultivars 'Astana' (the reference, Kazakhstan), 'WA007824 WA7824' (USA), 'Novosibirskaya 29', 'Novosibirskaya 15' (Russia), 'OPATA85 LR10' and 'LR27+LR31,LR34' (CIMMYT, Mexico) were distinguished for grain quality due to their high protein content and the level of sedimentation.

Key words: yield, grain protein content, sedimentation level, early maturity.

Введение

Казахстан занимает восьмое место в мире по экспорту зерна. На мировом рынке пшеницы доля его зерна составляет 5% (Grain Market..., 2019). Среди зерновых основной экспортной культурой является яровая мягкая пшеница, при этом реализуется на рынке в основном зерно, выращенное в Северном Казахстане, где посевные площади под этой культурой достигают 85%, что составляет около 10 млн га. Однако возделываемые сорта пшеницы, такие как 'Омская 18', 'Омская 36', 'Светланка', 'Акмола 2', 'Карабалыкская 90' и др., не в полной мере отвечают требованиям производства.

Эти сорта в годы с избыточным увлажнением склонны к полеганию, поражению болезнями и вредителями, формируют зерно с низкими показателями качества (Dashkevich et al., 2017). Для создания новых сортов пшеницы, более устойчивых к неблагоприятным факторам внешней среды и стабильно формирующих урожай, необходимо широко использовать в селекционных программах мировое разнообразие генетических ресурсов пшеницы, выявлять новые источники и доноры важных для селекции признаков. Цель наших исследований – скрининг коллекционных образцов яровой мягкой пшеницы по комплексу хозяйственно ценных признаков в условиях Северного Казахстана.

Материалы и методы исследования

Изучение коллекционных образцов яровой мягкой пшеницы проводили в 2015–2017 гг. на стационаре отдела селекции яровой пшеницы ТОО «НПЦ ЗХ им. А. И. Бараева» по чистому плоскорезному пару. Метеорологические условия вегетационного периода яровой пшеницы характеризовались в 2015 г. как умеренно-влажные (ГТК = 1,0), в 2016 г. – влажные (ГТК = 1,3), а в 2017 г. – как засушливые (ГТК = 0,4). Изучали 100 образцов яровой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения (Казахстан, Россия, США, Канада, Франция), а также из Международного центра улучшения кукурузы и пшеницы (СИММУТ, Мексика). Для оценки по комплексу хозяйственно ценных признаков коллекционный питомник яровой мягкой пшеницы высевали в двукратной повторности с площадью делянок 2 м² в соответствии с методикой проведения сортоиспытания сельскохозяйственных растений (Methods of crop..., 2011). Посев проводили сеялкой ССФК-7 в оптимальные сроки (20–25 мая), уборку урожая с учетных делянок осуществляли селекционным комбайном Wintersteiger. В период вегетации растений проводили фенологические наблюдения, оценивали также устойчивость к засухе, болезням и к полеганию в соответствии с методикой ВИР (Dorofeev, 1985). Содержание белка у изучаемых образцов определяли по ГОСТ 10846-91 (State Standard..., 2009), объем седиментационного осадка (в мл) – по методике додецилсульфатной седиментации в модификации В. М. Бебякина и М. В. Бунтиной (Bebyakin, Buntina, 1991). Статистическую обработку полученных данных проводили по программам биометрико-генетического анализа в растениеводстве и селекции Agros 2.11.

Результаты и обсуждение

Урожайность является сложным, интегрирующим признаком. В. П. Кузьмин (Kuzmin, 1965) отмечал, что наиболее эффективным сочетанием элементов структуры урожайности сортов пшеницы Целинного края является совмещение нормальной уборочной густоты растений, хорошей озерненности колосьев и полновесности зерен.

Средняя урожайность сортов в нашем опыте составила 15,6 ц/га, в то время как у сорта-стандарта 'Астана' – 22,6 ц/га (табл. 1). На уровне сорта-стандарта по урожайности находились следующие образцы: 'Тәуелсіздік 20', 'Астана 2', 'Шортандинская 2012' (Казахстан), 'Новосибирская 29', (Россия), 'MANITUOU LR 13' (СИММУТ, Мексика). В результате проведенного дисперсионного анализа установлено, что в 2015 г. сорт 'Шортандинская 2012', а в 2016 г. 'Астана 2' достоверно превысили стандартный сорт по урожайности.

Скороспелостью за три года изучения отличались семь сортов, которые созревали на 4–5 дней раньше стандарта, а именно: 'Roblin' (Канада), ATTILA(CM40), 'OPATA85 LR10' (СИММУТ, Мексика), 'Новосибирская 15', 'Челяба ранняя' (Россия), 'ND000597 BUTE', 'PI590576 KULM' (США).

По двум признакам (скороспелость и урожайность зерна) лучшими были образцы 'BW 252' и 'Неерава' (Канада), 'MANITUOU LR 13' (СИММУТ, Мексика), 'Новосибирская 29' (Россия), которые созревали на 1–2 дня раньше стандарта и по урожайности находились на его уровне.

Многие образцы оказались неустойчивыми к засухе. Ее наблюдали в первой половине лета 2016 г., и эти образцы резко снизили урожайность. Среди них –

Таблица 1. Образцы яровой мягкой пшеницы, выделившиеся по продолжительности вегетационного периода и урожайности в условиях Северного Казахстана (Акмолинская область, 2015–2017 гг.)

Table 1. Spring bread wheat accessions distinguished for the duration of their growing season and yield in the environments of Northern Kazakhstan (Akmola Province, 2015–2017)

Название образца	Происхождение	Продолжительность вегетационного периода, дни	Урожайность, ц/га			
			2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее
Астана (st)	Казахстан	87,4	25,7	15,5	26,6	22,6
Астана 2	Казахстан	87,5	22,3	24,4	26,3	24,3
Шортандинская 2012	Казахстан	87,8	32,5	13,8	25,6	23,9
Тәуелсіздік 20	Казахстан	87,0	25,3	15,1	25,0	21,8
Новосибирская 29	Россия	86,6	23,8	14,4	18,6	18,9
BW 252	Канада	86,2	27,5	9,4	19,4	18,7
Неерава	Канада	86,0	22,1	14,9	16,9	17,9
MANITUOU LR 13	СИММУТ, Мексика	84,8	25,8	10,1	18,6	18,1
AC Pomain	Канада	84,0	12,5	13,2	15,0	13,5
Мальцевская 110	Россия	84,2	20,0	5,0	18,1	14,3
Roblin	Канада	83,8	16,0	8,8	13,7	12,8
Челяба ранняя	Россия	81,4	9,7	12,6	18,1	13,4
Новосибирская 15	Россия	82,7	12,3	9,3	20,6	14,0
OPATA85 LR10	СИММУТ, Мексика	83,5	10,8	7,6	15,6	11,3
ND000597BUTE	США	82,6	7,5	9,6	15,6	10,9
ATTILA(CM40)	СИММУТ, Мексика	82,5	7,5	7,6	14,4	9,8
PI590576 KULM	США	82,3	6,3	8,6	17,5	10,8
WA007824 WA782	США	85,5	10,0	4,4	16,9	10,4
	среднее		17,5	10,6	18,7	15,6
	HCP ₀₅		2,6	7,7	7,5	

‘NIA66 LR 13, LR 17’ (CIMMYT, Мексика), ‘Мальцевская 110’, ‘Скороспелая 2’ (Россия) и др.

В системе международных стандартов содержание белка – основной показатель качества зерна пшеницы. Величина этого показателя определяет энергетические и питательные свойства зерна как при производстве пищевых продуктов, так и при использовании зерна на кормовые цели. По результатам проведенных нами исследований выявлены образцы – источники высокого содержания белка в зерне, у которых оно в годы изучения варьировало от 15,0 до 18,9% (табл. 2). У сорта-стандарта ‘Астана’ содержание белка в среднем за три года было на уровне 15,5%. Достоверно превысили стандарт по данному показателю в 2015 г. девять образцов, в 2016 г. – восемь, а в 2017 г. – три. В течение всех трех лет изучения

значимо выше сорта-стандарта были ‘SONORA64 LR1’, ‘NIA66 LR 13, LR 17’ (CIMMYT, Мексика) и ‘Roblin’ (Канада). Следует отметить, что погодные условия августа 2017 г. (ГТК = 0,1), когда наблюдали позднюю летнюю засуху, способствовали формированию зерна с высоким содержанием белка.

Содержание белка тесно связано с количеством сырой клейковины в зерне, а величина показателя SDS-седиментации имеет прямую корреляционную зависимость с качеством клейковины. В годы изучения у сорта-стандарта величина этого показателя изменялась от 71 мл до 83 мл. Высокие значения показателя седиментации также выявлены у пяти образцов из Казахстана, трех из России, одного из США и одного из CIMMYT (Мексика). Образцы перечислены в таблице 3.

Таблица 2. Образцы яровой мягкой пшеницы с наиболее высоким содержанием белка в зерне
(Казахстан, Акмолинская область, 2015–2017 гг.)

Table 2. Spring bread wheat accessions with the highest grain protein content
(Akmola Province, Kazakhstan, 2015–2017)

Название образца	Происхождение	Содержание белка в зерне в разные годы, %			
		2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее
Астана (st)	Казахстан	14,2	15,4	17,0	15,5
SONORA64LR1	CIMMYT, Мексика	17,8	18,7	18,7	18,4
NIA66 LR 13, LR 17	CIMMYT, Мексика	17,1	18,8	18,9	18,3
Roblin	Канада	16,9	18,7	18,6	18,1
A9392S-9	США	17,1	18,5	16,5	17,4
OPATA85 LR10	CIMMYT, Мексика	16,7	17,3	17,4	17,1
WA007824 WA7824	США	16,5	16,6	17,5	16,9
Новосибирская 15	Россия	16,3	17,1	17,0	16,8
Новосибирская 29	Россия	15,6	16,9	17,4	16,6
Челяба 2	Россия	15,0	15,9	17,6	16,2
	среднее	16,3	16,5	16,6	16,5
	НСР ₀₅	1,4	1,3	1,5	

Таблица 3. Образцы яровой мягкой пшеницы с высокими показателями SDS-седиментации муки
(Казахстан, Акмолинская область, 2015–2017 гг.)

Table 3. Spring bread wheat accessions with high SDS sedimentation values
(Akmola Province, Kazakhstan, 2015–2017)

Название образца	Происхождение	Объем седиментационного осадка, мл			
		2015 г.	2016 г.	2017 г.	среднее
Астана (st)	Казахстан	83	71	82	78,6
Новосибирская 15	Россия	85	88	92	88,3
Целинная 24	Казахстан	92	80	91	87,7
WA007824 WA7824	США	89	81	88	86,0
Астана 2	Казахстан	88	76	86	83,3
Казахстанская раннеспелая	Казахстан	84	73	93	83,3
Новосибирская 29	Россия	84	75	90	83,0
Тәуелсіздік 20	Казахстан	88	72	78	79,3
OPATA85 LR10	CIMMYT, Мексика	87	59	84	76,7
Мальцевская 110	Россия	65	73	86	74,7
	среднее	84,5	64,6	86,6	78,6
	НСР ₀₅	15,4	17,6	14,0	

Следует отметить, что сорт-стандарт 'Астана' и образцы 'WA007824 WA7824' из США; 'Новосибирская 29' и 'Новосибирская 15' из России; 'OPATA85 LR10', 'LR27+LR31,LR34' из СИММУТ (Мексика) характеризовались и высоким содержанием белка в зерне, и высокими показателями седиментации.

Заключение

Таким образом, проведенное в 2015–2017 гг. в условиях Северного Казахстана на стационаре ТОО «НПЦ ЗХ им. А. И. Бараева» изучение коллекции яровой мягкой пшеницы показало, что сорта 'Шортандинская 2012' и 'Астана 2' в сравнении с сортом-стандартом имеют более высокую урожайность, а образцы BW 252' и 'Неерава' (Канада), 'MANITUOU LR 13' (СИММУТ, Мексика) и 'Новосибирская 29' (Россия) находятся на уровне сорта-стандарта по урожайности, но созревают на один-два дня раньше его.

Высоким содержанием белка в зерне и высоким качеством клейковины, оцененным косвенным методом SDS-седиментации, наряду с сортом-стандартом 'Астана', обладают образцы 'WA007824 WA7824' (США), 'OPATA85 LR10', 'LR27+LR31, LR34' (СИММУТ, Мексика) 'Новосибирская 29' и 'Новосибирская 15' (Россия).

Все перечисленные выше образцы яровой мягкой пшеницы перспективны для использования в селекционных программах Казахстана.

References/Литература

Bebyakin V.M., Buntina M.V. Efficiency of assessing the quality of spring bread wheat grain by the SDS test (Effektivnost otsenki kachestva zerna yarovoy myagkoy pshenitsy po SDS-testu). *Vestnik selskokhozyaystvennoy*

nauki = Bulletin of Agricultural Science. 1991;(1):66-70. [in Russian] (Бебякин В.М., Бунтина М.В. Эффективность оценки качества зерна яровой мягкой пшеницы по SDS-тесту. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1991;(1):66-70).

Dashkevich S.M., Utebayev M.U., Chilimova I.V., Babkenov A.T., Akhmetova G.K. Creation of initial forms of spring soft wheat due to the climate change. *Cereal Research Communications*. 2017;6-9:77-78.3.

Dorofeev V.F. (ed.). Studying of the wheat collection (Guidelines) (Izucheniye kolleksii pshenitsy [Metodicheskiye ukazaniya]). Leningrad: VIR; 1985. [in Russian] (Изучение коллекции пшеницы (Методические указания) / под ред. В.Ф. Дорофеева. Ленинград: ВИР, 1985).

Grain Market Report. International Grains Council. 2019. URL: <https://www.igc.int/downloads/gmrsummary/gmrsumme.pdf> [accessed Sept. 12, 2019].

Kuzmin V.P. Breeding and seed production of cereal crops in the Virgin Land of Kazakhstan (Seleksiya i semenovodstvo zernovykh kultur v Tselinnom kraye Kazakhstana). Moscow: Kolos; 1965. [in Russian] (Кузьмин В.П. Селекция и семеноводство зерновых культур в Целинном крае Казахстана. Москва: Колос; 1965).

Methods of crop variety trials (Metodika provedeniya sortoispytaniya selskokhozyaystvennykh rasteniy). Astana; 2011. [in Russian] (Методика проведения сортоиспытания сельскохозяйственных растений. Астана; 2011).

State Standard 10846-91. Grain and products of its processing. Protein measuring technique (GOST10846-91. Zerno i produkty yego pererabotki. Metod opredeleniye belka) Moscow; 2009. [in Russian] (ГОСТ 10846-91. Зерно и продукты его переработки. Метод определения белка. Москва; 2009).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Бабкенов А.Т., Бабкенова С.А., Каиржанов Е.К. Изучение генетических ресурсов пшеницы мягкой яровой в условиях Северного Казахстана. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):44-47. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-44-47

Babkenov A.T., Babkenova S.A., Kairzhanov E.K. Studying genetic resources of spring bread wheat in the environments of Northern Kazakhstan. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):44-47. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-44-47

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-44-47>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ОЦЕНКА КАЧЕСТВА СЕМЯН КОЛЛЕКЦИИ ЦИАМОПСИСА ЧЕТЫРЕХКРЫЛЬНИКОВОГО ПРИ ДЛИТЕЛЬНОМ ХРАНЕНИИ В НЕКОНТРОЛИРУЕМЫХ УСЛОВИЯХ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-48-58

УДК 633.37:631.531.011.3

Поступление/Received: 22.04.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Н. В. РАКОВСКАЯ, О. Н. ЗАБЕГАЕВА, Е. А. ДЗЮБЕНКО*

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
* [✉ elena.dzyubenko@gmail.com](mailto:elena.dzyubenko@gmail.com)

SEED QUALITY EVALUATION IN THE COLLECTION OF
CYAMOPSIS TETRAGONOLOBA AFTER LONG-TERM
STORAGE UNDER UNCONTROLLED CONDITIONS

N. V. RAKOVSKAYA, O. N. ZABEGAYEVA, E. A. DZYUBENKO*

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
* [✉ elena.dzyubenko@gmail.com](mailto:elena.dzyubenko@gmail.com)

Актуальность. Циамопсис четырехкрыльниковый, или гуар (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) – однолетнее бобовое растение кормового, овощного и технического назначения. Из эндосперма семян циамопсиса извлекают гуаровую камедь. Генетические ресурсы циамопсиса коллекции ВИР имеют стратегическое значение для интродукции этого вида в южные регионы России с целью импортозамещения. **Материалы и методы.** В настоящее время коллекция насчитывает 111 образцов. В лаборатории длительного хранения генофонда растений ВИР была проведена оценка энергии прорастания и всхожести семян, а также твердосемянности у 50 образцов, репродуцированных в 2018 году, и 263 старовозрастных репродукций 89 образцов циамопсиса разных лет. Всего было проанализировано 313 проб семян 18 разных лет посева коллекции у 89 образцов. Для оценки влияния таких факторов, как возраст семян, температура и влажность в период вегетации, на энергию прорастания, всхожесть и твердосемянность семян был применен однофакторный дисперсионный анализ программы Statistica 10. **Результаты и обсуждение.** Коллекционные образцы циамопсиса после 40 лет хранения не потеряли полностью свою лабораторную и полевую всхожесть. Отмечена высокая положительная корреляция всхожести и энергии прорастания семян со среднемесячной температурой в год репродукции и слабая корреляция всхожести с количеством осадков в период вегетации. Выявлена слабая положительная корреляция между твердосемянностью и температурой и слабая отрицательная корреляция между твердосемянностью и количеством осадков за период вегетации; корреляция между твердосемянностью и годом репродукции оказалась слабой положительной. Тридцатилетние семена сохранили свою жизнеспособность на 50%, таким образом, семена циамопсиса могут быть отнесены к группе макробиотиков.

Ключевые слова: *Cyamopsis tetragonoloba* (Taub.) L., интродукция, всхожесть, энергия, твердосемянность, влияние метеорологических факторов, жизнеспособность, эндосперм.

Background. Guar or clusterbean (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) is an annual leguminous plant cultivated for feed, food and industrial purposes. Its seed endosperm is used to extract guar gum, so the guar genetic resources stored in the VIR collection are of strategic importance for the import substitution policy in Russia in the context of their prospective introduction into cultivation in the country's southern areas. Most of the guar accessions had been preserved by VIR for 40 years or more, so the task was to assess their germination rates and restore their viability. In the process of screening, seed quality parameters of the accessions were examined and analyzed. **Materials and methods.** VIR's collection of *C. tetragonoloba*, initiated by N. I. Vavilov, now contains 111 accessions. Percentage seed viability, germination energy and seed hardness were evaluated in the Long-Term Storage Laboratory for 50 accessions reproduced in 2018 and for 263 older reproductions of 89 guar accessions. In total, 313 seed samples reproduced across 18 different years were analyzed. Statistica 10 software was used to perform a single-factor analysis of variance and find out how germination energy, seed viability and seed hardness correlated with the age of seeds, mean monthly temperature and mean rainfall during the growing season. **Results and discussion.** After more than 40 years of storage, the guar accessions did not entirely lose their viability under laboratory and field conditions. Very high positive correlations were found for their percentage viability and germination energy with the mean monthly temperature in the year of reproduction. A weak positive correlation was observed between seed hardness and the year of reproduction. Correlations between seed viability and rainfall during the growing season were weak, with a weak negative correlation between seed hardness and rainfall. The viability level of 30-year-old seeds was 50%, so guar may be regarded as belonging to the group of macrobiotic plants.

Key words: *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub., introduction, seed viability, germination energy, seed hardness, effect of weather factors, viability, endosperm.

Введение

Циамопсис четырехкрыльниковый (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) – однолетнее растение семейства Fabaceae Lindl. трибы Indigofereae. Синонимы: *Cyamopsis psoraloides* (Lam.) DC, *Dolichos fabaeformis* L'Herit., *Dolichos*

psoraloides Lam., *Psoralea tetragonoloba* L. Индийское название растения – гуар. В Индии растение используется как кормовая и овощная культура (Muradov, 1973) и издавна выращивается фермерами на неполивных землях северо-запада страны в районе пустыни Тар. В этой зоне выпадает 90–200 мм осадков в год, и почти

все они – во время летнего муссона с июля по сентябрь. Особый интерес к циамопсису возник в послевоенное время в связи с открытием гуаровой камеди (Andersen, 1949). Гуаровая камедь используется в качестве загустителя в пищевой, косметической, текстильной, бумажной промышленности, а в последние десятилетия – и при нефтедобыче. В основе гуаровой камеди лежит запасной полисахарид галактоманнан, депонируемый в эндосперме семян циамопсиса (Reid et al., 1992; Buckeridge et al., 2000).

В настоящее время из Индии и Пакистана циамопсис интродуцирован в ряд стран мира. В России в последние годы также ведется работа по интродукции циамопсиса, созданы сорта, пригодные к выращиванию в южных регионах страны (Dzyubenko et al., 2017; Startsev et al., 2017). По состоянию на 2019 год в Государственном Реестре селекционных достижений зарегистрировано 9 сортов; селекционная работа с этой культурой продолжается в рамках импортозамещения. Таким образом, генетические ресурсы циамопсиса как исходного материала для селекции скороспелых сортов для условий России приобретают особое значение.

Начало коллекции циамопсиса восходит к тем временам, когда по инициативе Н. И. Вавилова для ВИР собирались новые полезные культуры со всего земного шара. Семена циамопсиса были доставлены в СССР Всесоюзным институтом растениеводства (ВИР) из индийского штата Пенджаб экспедициями 1927–1929 гг., из штата Махараштра – экспедицией 1931 г. Во время войны первоначальная коллекция циамопсиса ВИР была утрачена, но в послевоенные годы, в 1956–1966 гг., она активно восстанавливалась. Благодаря усилиям дипломатической миссии СССР в Индии, особенно Д. В. Тер-Аванесяна, для ВИР были планомерно собраны семена циамопсиса из разных штатов. Часть образцов, в частности из США и Австралии, поступило по линии ботанических садов. В 1963 году культура изучалась в Туркменистане, некоторые из образцов были переданы в коллекцию ВИР (Muradov, 1973). В советский период коллекцию циамопсиса ВИР изучали и размножали на Среднеазиатском филиале ВИР (САФ, г. Ташкент) (Pavlova, 1964). В коллекции хранятся репродукции САФ 1958–1988 годов. Только 23 образца репродукции 1970–1981 гг. были заложены на хранение в Кубанский генбанк при температуре +4°C в 1978 г. Остальные образцы хранились продолжительное время в бумажных пакетах при комнатной температуре в помещениях института. В постсоветский период культура циамопсиса не была востребована. В связи с распадом Советского Союза и потерей южных станций ВИР коллекция длительное время не пересеивалась. В последние годы в связи с возрождением интереса к циамопсису к работе над культурой подключился ВИР. Коллекция пополнилась новыми сортами и образцами, репродукцированными на территории России. Восстановлена всхожесть 23 образцов, хранившихся в Кубанском генбанке ВИР. С 2017 года на Кубанской опытной станции – филиале ВИР (КОС ВИР) и в теплицах научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» ведется работа по восстановлению всхожести образцов, хранившихся более 40 лет в неконтролируемых (комнатных) условиях. В рамках данной работы в лаборатории длительного хранения генофонда растений ВИР проверялись лабораторная всхожесть и энергия всхожести семян. Старовозрастные семена представляют собой уникальный объект исследований

по изучению жизнеспособности при долговременном хранении, в связи с чем была проведена оценка всхожести и других параметров семян циамопсиса репродукции разных лет.

Материалы и методы исследований.

Семена циамопсиса – приплюснутой сверху и снизу, квадратной в очертании формы, у некоторых сортов – овально-округлые; серовато-бежевой, кремовой либо буро-оливковой окраски. Поверхность семян тускло блестящая. По литературным данным (Muradov, 1973), масса тысячи семян у циамопсиса составляет 29–37 г. По нашим данным, масса 1000 семян у образцов коллекции ВИР колеблется от 21 до 45 г. В настоящее время коллекция насчитывает 111 образцов циамопсиса различного происхождения, главным образом из Индии, а также из Пакистана, Австралии, США. В основном это местные образцы, присутствуют также селекционные линии и сорта, есть образцы кормового, зернового и овощного направления использования. Семена длительное время хранились в бумажных пакетах при комнатной температуре без контроля влажности и температуры в помещениях института.

Для определения всхожести было взято 313 репродукций циамопсиса разных лет, исходя из критерия наличия достаточного количества семян данного образца в коллекции. В лаборатории длительного хранения генофонда растений ВИР была проведена оценка энергии прорастания и всхожести семян, а также твердосемянности 89 образцов циамопсиса коллекции ВИР по 18 отдельным годам пересева коллекции. Оценивались параметры семян 263 старовозрастных репродукций САФ ВИР (г. Ташкент, 1960–1988 гг.) у 89 образцов и семян 50 образцов репродукции КОС ВИР (Краснодарский край, 2018 г.). Изначальная всхожесть семян пересевов старых лет, заложенных на хранение в бумажные пакеты в комнатных условиях, неизвестна. Температура и влажность в помещении за все время хранения также не оценивались. Для отдельного образца коллекции анализировалось количество репродукций (пересевов) от одной до трех (количество репродукций на образец по годам приведено в таблице 3).

Срок для определения энергии прорастания, всхожести и твердосемянности семян циамопсиса устанавливался по методике, разработанной для бобовых культур (ГОСТ 12038–84). Семена раскладывали на влажную фильтровальную бумагу (в рулонах) по 100 семян на образец и ставили для проращивания в термостат. Проращивали семена в темноте при температуре 25°C. Энергия прорастания определялась на третий день, всхожесть и твердосемянность – на десятый день. Энергия прорастания и всхожесть семян вычислялись в процентах, проросшими считались семена, имеющие развитый главный зародышевый корешок размером более длины семени и сформировавшийся росток. Как и многим бобовым растениям, циамопсису присуще наличие так называемых твердых семян. Процентное соотношение твердых семян образца вычислялось в общем опыте одновременно с подсчетом всхожести семян репродукций разных лет в соответствии с ГОСТ. Твердосемянность определялась подсчетом ненабухших семян в процентах от общего числа семян.

Данные по температуре и осадкам в сезон репродукции семян циамопсиса на Среднеазиатском филиале (г. Ташкент) по интересующим годам были получены из

сводок метеостанции Ташкента, а для КОС ВИР – из сводок метеостанции г. Кропоткина Краснодарского края, размещенных на справочно-информационном портале «Погода и климат» (Weather and Climate, 2004–2019). Для оценки влияния погодных факторов и возраста на показатели качества репродукций семян коллекции использовали программу Statistica 10. В дисперсионном анализе были определены парные корреляции между признаками.

Поскольку ставилась задача восстановления коллекции, после подсчетов всхожести, энергии и твердосемянности проросшие семена старых репродукций коллекции высаживались в торфяные горшочки в теплице (фитотроне) НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» для дальнейшей вегетации и получения семян.

Результаты и обсуждение

Данные по качественным параметрам образцов семян циамопсиса репродукций (пересевов) разных лет представлены на рисунке 1 (гистограмма) и в таблице 3. Всхожесть семян, возраст которых более 40 лет (репродуцированных до 1979 г.), крайне низкая, близкая к нулю. Исключение составляют семена персева 1964 и 1968 г. Энергия всхожести и всхожесть семян старых репродукций существенно варьируют по годам: например, всхожесть семян репродукций 1965, 1969, 1971 г. всех образцов нулевая, но в другие годы, за период 1960–1979 гг., в анализируемых пробах встречались жизнеспособные

семена. Всхожесть и энергия роста прогнозируемо увеличивались у более свежих репродукций. У репродукции 1979 г. (возраст семян на момент определения всхожести в 2019 г. – 40 лет) всхожесть составила 10%. У репродукций 1981 и 1983 г. всхожесть немного ниже. Наглядно видно, что восстановить образцы коллекции, возраст семян которых моложе 40 лет, гораздо легче. Наблюдается увеличение всхожести семян до 15% у репродукции 1984 г. (возраст семян 35 лет) и резкое возрастание всхожести выше 50% у репродукции семян 1988 г. (возраст семян 31 год). Таким образом, семена за 31 год хранения сохранили свою всхожесть практически на 50%. Энергия прорастания приобрела значимые значения у семян персева 1979 г. и моложе, колеблясь между 4 и 10%, при возрасте семян от 35 лет и менее (см. рис. 1). У репродукции 1988 г. всхожесть семян составила 52%, а энергия – 24%, то есть более чем в два раза ниже всхожести. В результате обработки всего множества данных (по 313 значениям всех репродукций в опыте) в программе Statistica 10 корреляция между всхожестью и годом репродукции семян была очень высокой ($r = +0,94$), между энергией прорастания и годом репродукции семян – также очень высокой ($r = +0,94$). Таким образом, получен ожидаемый вывод, что чем позднее пересевались семена, тем выше значения всхожести и энергии всхожести.

В коллекции ВИР содержится 111 образцов циамопсиса. Из них 37 образцов – селекционные линии и сорта, остальные образцы – местные (из Индии, Австралии, Пакистана). В исследовании были проанализированы пара-

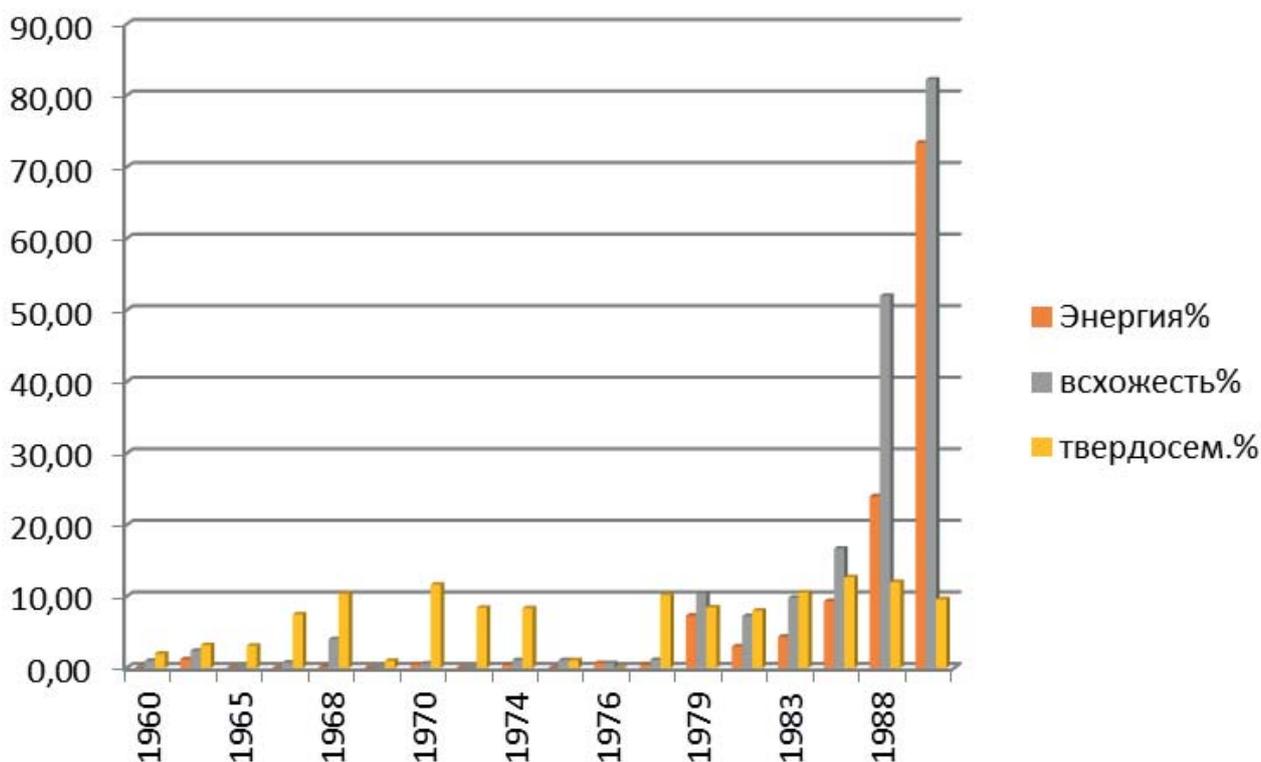


Рис. 1. Гистограмма наблюдений энергии, всхожести и твердосемянности в репродукциях циамопсиса (%) по годам (1960–1988 гг. – Среднеазиатский филиал ВИР; 2018 г. – Кубанская опытная станция ВИР)

Fig. 1. A bar chart of observations over seed germination energy (red), percentage viability (gray) and seed hardness (yellow) in guar reproductions (years 1960–1988 at the Middle Asian Branch of VIR; 2018 at the Kuban Experiment Station of VIR)

метры 25 селекционных линий и сортов и 64 местных образца. В таблице 1 сопоставлены средние значения энергии прорастания семян, всхожести и твердосемянности для местных образцов и средние значения для сортов (включая селекционные линии) у проанализированных

семян пересевов старых лет, с 1964 по 1988 год суммарно. Преимущество селекционного материала в сохранении жизнеспособности семян по сравнению с местными образцами не выявлено, однако выборка репродукций сортов была гораздо меньше, чем местных образцов.

Таблица 1. Сводная таблица средних значений энергии прорастания семян, всхожести и твердосемянности у сортов и местных образцов циамопсиса репродукций за период 1964–1988 гг.

Table 1. Summary of mean values for seed germination energy, percentage viability and seed hardness in guar cultivars and local accessions reproduced in 1964–1988

Характеристика образцов	Количество образцов	Количество наблюдений	Энергия, %	Всхожесть, %	Твердосемянность, %
Местные	64	199	2,12	4,08	7,85
Сорта	25	64	0,97	2,09	10,06

В таблице 2 приведена выборочная информация по образцам, семена которых при возрасте более 30 лет сохранили всхожесть свыше 10%. В их число попали 3 образца циамопсиса из Австралии, отличительной чертой которых является отсутствие опушения у растений, а также популярный в Индии сорт овощного направления 'Pusa Sadabahar'.

В таблице 3 даны средние значения энергии всхожести, всхожести семян и твердосемянности репродукции разных образцов циамопсиса по годам. Количество репродуцируемых образцов коллекции варьировало в разные полевые сезоны. Данные средние значе-

ния по 18 годам репродукций использовались далее для определения частных корреляций между признаками в дисперсионном анализе. В результате обработки данных по программе Statistica выявлена высокая ($r = +0,89$) корреляция между средней энергией прорастания семян и годом репродукции семян; корреляция между средней всхожестью и годом репродукции семян также высокая ($r = +0,90$).

Была проведена оценка влияния температурных и влажностных параметров в период вегетации в год репродукции на качество семян циамопсиса (места репродукции – Среднеазиатский филиал ВИР и Кубанская

Таблица 2. Средние значения энергии прорастания семян, всхожести и твердосемянности у образцов, выделившихся по жизнеспособности семян за период 1964–1988 гг.

Table 2. Mean values for seed germination energy, percentage viability and seed hardness in guar accessions that showed high viability in 1964–1988

№ по каталогу ВИР	Сорт	Происхождение	Репродукция	Год репродукции	Возраст, лет	Энергия, %	Всхожесть, %	Твердосемянность, %
52863	местный	Индия	Ташкент	1983	36	10	30	8
52867	местный	Индия	Ташкент	1984	35	24	34	10
52915	местный	Австралия	Ташкент	1979	40	12	28	16
52916	местный	Индия	Ташкент	1979	40	16	24	32
52916	местный	Индия	Ташкент	1983	36	26	42	2
52917	местный	Австралия	Ташкент	1979	40	20	22	0
52918	местный	Индия	Ташкент	1983	36	14	24	4
52920	местный	Австралия	Ташкент	1983	36	28	36	0
52924	местный	Индия	Ташкент	1979	40	28	30	6
52927	местный	Индия	Ташкент	1979	40	24	28	20
52929	местный	Индия	Ташкент	1981	38	18	40	2
52860	Pusa Sadabahar	Индия	Ташкент	1983	36	4	18	28
52890	J.C40 Sotia	Индия	Ташкент	1988	31	24	52	12
52940	J.C43	Индия	Ташкент	1983	36	2	10	12
52945	Tharparkon	Пакистан	Ташкент	1964	55	6	12	0

опытная станция ВИР). Для этого вычислялись средние данные по температуре и осадкам за 7 месяцев летней вегетации (рис. 2; табл. 4). Климатические условия в месте репродукции циамописа в 2018 г. существенно отличаются от условий Среднеазиатского филиала ВИР. Среднемесячная температура в период вегетации 2018 г. в Краснодарском крае была на 5°C выше среднемесячных температур Ташкента за все годы наблюдений, а сумма

осадков за 7-месячный период вегетации в 2018 г. превысила сумму осадков за аналогичный период самого влажного года на САФ на 122 мм. В итоге была выявлена слабая ($r = +0,45$) корреляция всхожести с количеством осадков, высокая ($r = +0,78$) корреляция всхожести и температуры (рис. 3) и высокая корреляция между энергией всхожести семян и температурой в год репродукции ($r = +0,86$).

Таблица 3. Средние значения и среднеквадратичное отклонение (СКО) по результатам количественной обработки выборки по годам (энергия, всхожесть, твердосемянность)

Table 3. Mean values and standard deviations (SD) for guar accessions measured year by year (germination energy, viability and seed hardness)

Год	Количество наблюдений (образцов)	Энергия, %	Энергия, СКО*	Всхожесть, %	Всхожесть, СКО*	Твердосемянность, %	Твердосемянность, СКО*
1960	2	0,00	0,00	1,00	1,41	2,00	2,83
1964	6	1,20	2,68	2,40	5,37	3,20	5,21
1965	11	0,00	0,00	0,00	0,00	3,09	5,01
1966	8	0,00	0,00	0,75	1,49	7,50	11,60
1968	34	0,11	0,69	4,00	0,95	10,40	10,82
1969	5	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	1,00
1970	39	0,51	1,64	0,61	1,79	11,64	15,56
1971	5	0,00	0,00	0,00	0,00	8,40	11,52
1974	46	0,43	1,18	1,08	1,92	8,34	11,37
1975	13	0,00	0,00	1,08	3,33	1,07	2,40
1976	5	0,67	1,15	0,67	1,15	0,00	0,00
1978	9	0,44	1,33	1,11	1,76	10,22	7,97
1979	22	7,31	9,22	10,45	10,84	8,45	12,44
1981	9	3,00	6,23	7,25	11,60	8,00	14,93
1983	44	4,36	6,67	9,82	9,93	10,54	17,00
1984	4	9,33	12,86	16,67	15,01	12,67	14,19
1988	1	24,00	-	52,00	-	12,00	-
2018	50	73,40	13,49	82,24	9,49	9,60	7,78

* СКО – среднее квадратичное отклонение (standard deviation)

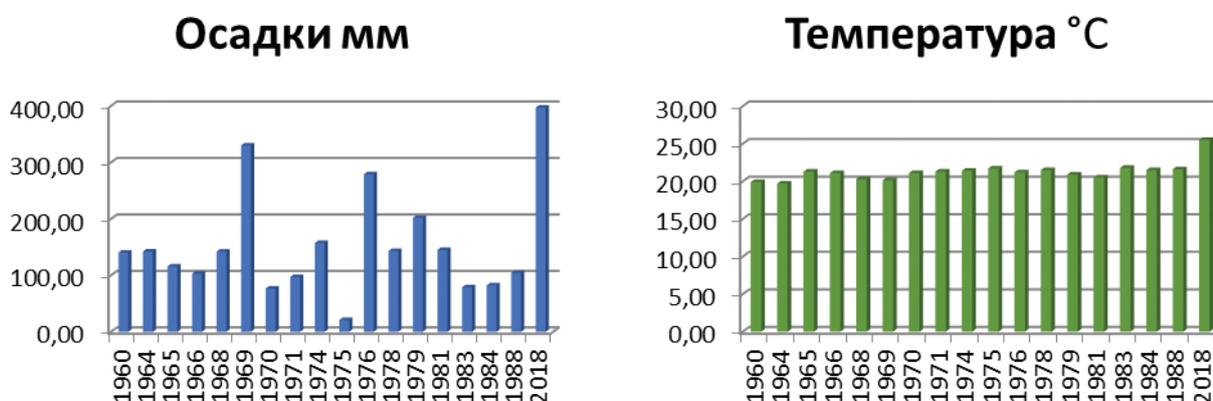


Рис. 2. Диаграммы сумм осадков за 7 месяцев вегетации и среднемесячных температур в годы репродукции (по данным метеостанций г. Ташкента за 1960–1988 гг. и г. Кропоткин Краснодарского края за 2018 г.)

Fig. 2. Histograms of the total rainfall for 7 months of growth, and mean temperatures in the years of reproduction (reported by weather stations in Tashkent for 1960–1988, and Kropotkin, Krasnodar Territory, for 2018)

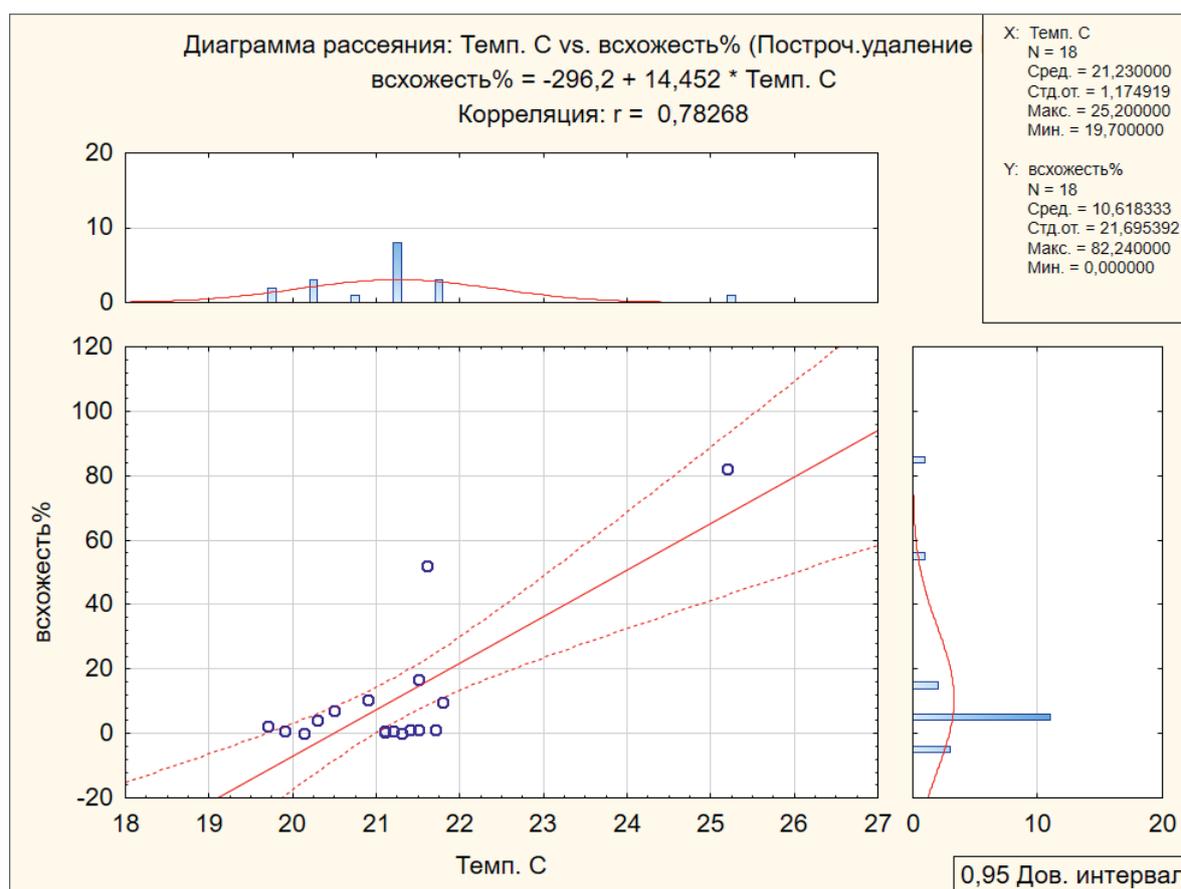


Рис. 3. Зависимость всхожести семян циамопсиса от среднемесячной температуры в период вегетации
Fig. 3. Dependence of guar seed viability from mean monthly temperatures during the growing season

Для циамопсиса, как и для многих бобовых культур, не претерпевших длительную доместикацию, характерно наличие некоторого количества твердых семян в урожае. В репродукциях давних лет процент образования твердых семян на Среднеазиатском филиале ВИР, судя по полученным данным, по годам варьировал от практически нулевого значения до уровня, близкого к 10%. В 1969 и 1976 г., отличавшихся большим количеством осадков, процент образования твердых семян на Среднеазиатском филиале был наименьшим. Среднее значение твердосемянности в коллекции по всем проанализированным семенам пересевов разных лет в текущий момент составило 7,12%.

Был проведен однофакторный анализ зависимости твердосемянности от года посева. По данным статистической обработки выявлена слабая положительная корреляция ($r = +0,43$) между возрастом семян и твердосемянностью, то есть чем свежее репродукция, тем твердосемянность выше (рис. 4). Наибольшая частота встречаемости по фактору твердосемянности пришлось на период с 1968 по 1986 г. На основании имеющихся данных нельзя сделать вывод, менялся ли процент твердых семян в образце с возрастом в динамике относительно первоначального процентного содержания твердых семян. У более свежих репродукций 1983, 1984 и 1988 г., полученных на Среднеазиатском филиале, твердосемянность была близка к уровням более ранних 1968 и 1970 г. (разница в возрасте семян – 14–20 лет), колеблясь в районе 10%. На Кубанской опытной станции в 2018 г. твердосемянность не превышала 10%.

Проявилась слабая отрицательная корреляция ($r = -0,24$) между твердосемянностью и количеством осадков за период вегетации, то есть чем больше было осадков, тем меньше твердосемянность у семян репродукции (рис. 5, а). Наибольшая частота встречаемости по фактору твердосемянности в репродукциях варьирует в диапазоне от 8 до 12%. При анализе зависимости твердосемянности от температуры выявлена слабая положительная корреляция ($r = +0,32$) (рис. 5, б). Многочисленные исследования подтверждают зависимость образования твердых семян от температуры; при повышенной температуре культуры склонны образовывать твердые семена. В сухую погоду твердые семена образуются в большем количестве; напротив, в дождливую погоду их образуется меньше (Filimonov, 1961).

Семена репродукции Среднеазиатского филиала ВИР считаются в ВИР самыми качественными в плане длительного сохранения всхожести (Khoroshailov, Zhukova, 1973), но при этом в репродукциях САФ отмечается самое большое количество твердых семян у многих культур (Silaeva, 2012).

Образование твердых семян у образцов циамопсиса коллекции ВИР при репродукции на Среднеазиатском филиале было ниже, чем при выращивании культуры в Пакистане. При сравнительной оценке четырех селекционных линий циамопсиса в Пакистане среди прочих параметров оценивалась твердосемянность, которая составила от 11,67 до 24,33% (Eldirany et al., 2015). При интродукции циамопсиса в Средиземноморье

Таблица 4. Среднеарифметические данные по энергии, всхожести, твердосемянности и средние месячные температуры и сумма осадков за период вегетации с апреля по октябрь (в год репродукции)**Table 4.** Average data for seed germination energy, percentage viability and seed hardness, mean monthly temperatures, and total rainfall during the growing season from April to October (in the year of reproduction)

Место и год репродукции	Энергия семян, %, средняя	Всхожесть семян, %, средняя	Твердосемянность, %, средняя	Количество осадков за период вегетации (суммарно за 7 месяцев, мм.)	Температура среднемесячная в период вегетации (за 7 месяцев, °С)
Ташкент 1960	0,00	1,00	2,00	140,30	19,90
Ташкент 1964	1,20	2,40	3,20	142,20	19,70
Ташкент 1965	0,00	0,00	3,09	116,00	21,30
Ташкент 1966	0,00	0,75	7,50	103,00	21,10
Ташкент 1968	0,11	4,00	10,40	142,00	20,30
Ташкент 1969	0,00	0,00	1,00	330,00	20,14
Ташкент 1970	0,51	0,61	11,64	76,70	21,10
Ташкент 1971	0,00	0,00	8,40	97,00	21,30
Ташкент 1974	0,43	1,08	8,34	157,30	21,40
Ташкент 1975	0,00	1,08	1,07	21,00	21,70
Ташкент 1976	0,67	0,67	0,00	279,00	21,20
Ташкент 1978	0,44	1,11	10,22	143,00	21,50
Ташкент 1979	7,31	10,45	8,45	201,70	20,90
Ташкент 1981	3,00	7,25	8,00	145,00	20,50
Ташкент 1983	4,36	9,82	10,54	79,00	21,80
Ташкент 1984	9,33	16,67	12,67	82,30	21,50
Ташкент 1988	24,00	52,00	12,00	104,50	21,60
Кубань 2018	73,40	82,24	9,60	397,00	25,50
Среднее	6,93	10,62	7,12	137,6	21,2

(Gresta et al., 2018) авторы характеризовали твердосемянность как невысокую в сравнении с другими изученными ими бобовыми растениями и не представляющую проблем для культивирования этого растения. В современных работах по твердосемянности для ряда культур уже определены гены, ее обуславливающие: например, у сои это один рецессивный ген (Kebede et al., 2014). Тем не менее климатический фактор является спусковым крючком, запускающим и моделирующим морфолого-анатомическое проявление твердосемянности. Твердые семена для циаопсиса представляют собой скорее негативное явление, так как из-за утолщенной семенной кожуры затрудняется мелкодисперсный помол зерна для экстракции гуаровой камеди.

Твердые семена вследствие своей водонепроницаемой оболочки, замедляющей также и газообмен в семенах, дольше сохраняют жизнеспособность. Используя методы преодоления твердосемянности (накальвание, скарификация концентрированной серной кислотой), удалось восстановить всхожесть образцов коллекции циаопсиса репродукций 1960, 1964, 1968 и 1970 г. Тем не

менее далеко не все твердые семена циаопсиса, набухнув после скарификации, проросли. Таким образом, подтверждается мнение, что и твердые семена со временем теряют жизнеспособность (Silaeva, 2012).

Ранее на Кубанской опытной станции ВИР был проведен анализ всхожести семян 23 коллекционных образцов циаопсиса из Кубанского генбанка ВИР. Семена, хранившиеся 40 лет при +4,5°C в Кубанском хранилище, имели высокие посевные качества (лабораторная всхожесть от 92 до 94%) (Bulyntsev et al., 2017). Полевая всхожесть семян, хранившихся при комнатной температуре в ВИР, при посеве на Кубанской опытной станции ВИР (Краснодарский край) в 2017 г. оказалась высокой (взошло 48 образцов из 50 датированных 1977–1980 гг.) (Bulyntsev et al., 2017). При посеве в поле в 2018 г. ряд образцов, семена которых датируются 1963–1974 годами, не взошли. Работа по восстановлению и размножению коллекции продолжается. В генбанке США (подразделение для южных культур в штате Джорджия) коллекция была успешно восстановлена (пересеяна) после десятилетий хранения (Morris, 2010).

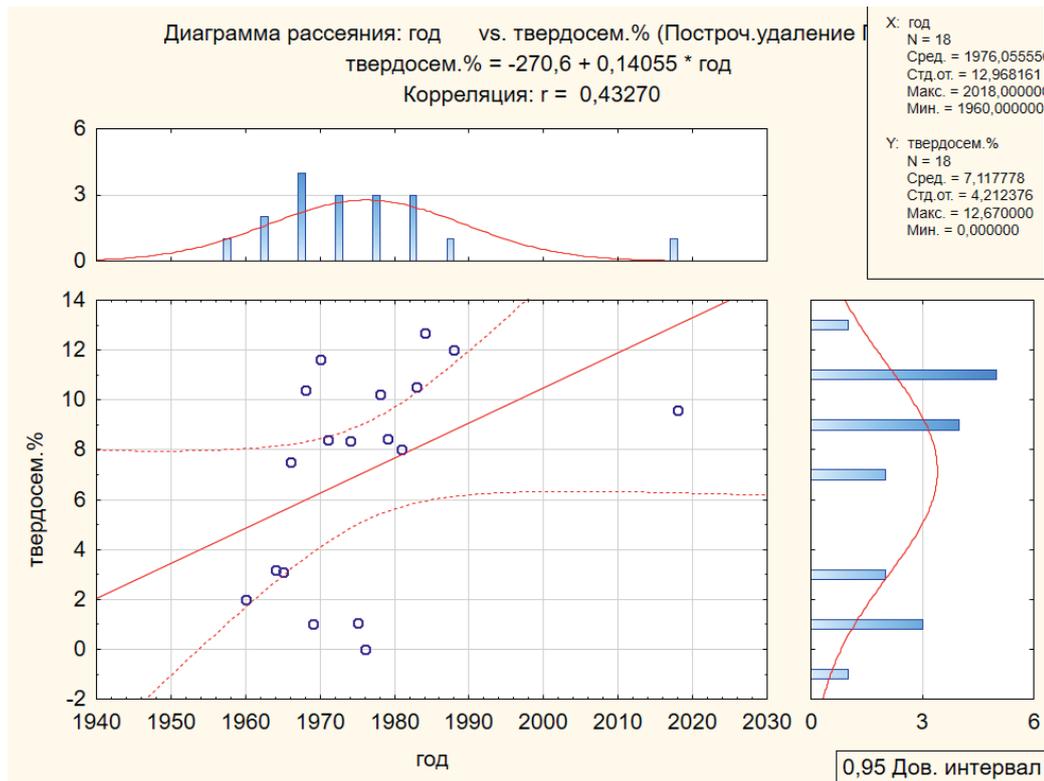


Рис. 4. Корреляция между годом репродукции и уровнем твердосемянности образцов циаопсиса
Fig. 4. Correlation between the year of reproduction and seed hardness in guar accessions

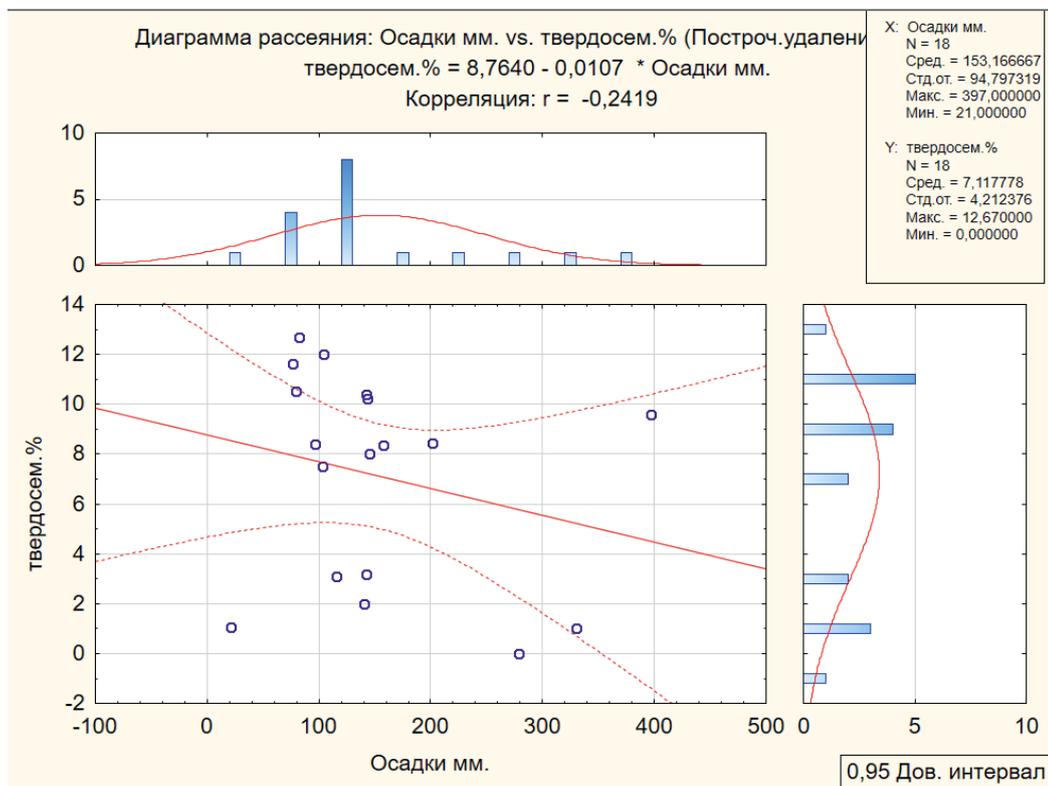


Рис. 5 а. Корреляция количества осадков за период вегетации с твердосемянностью
Fig. 5 a. Correlation of rainfall levels during the growing season

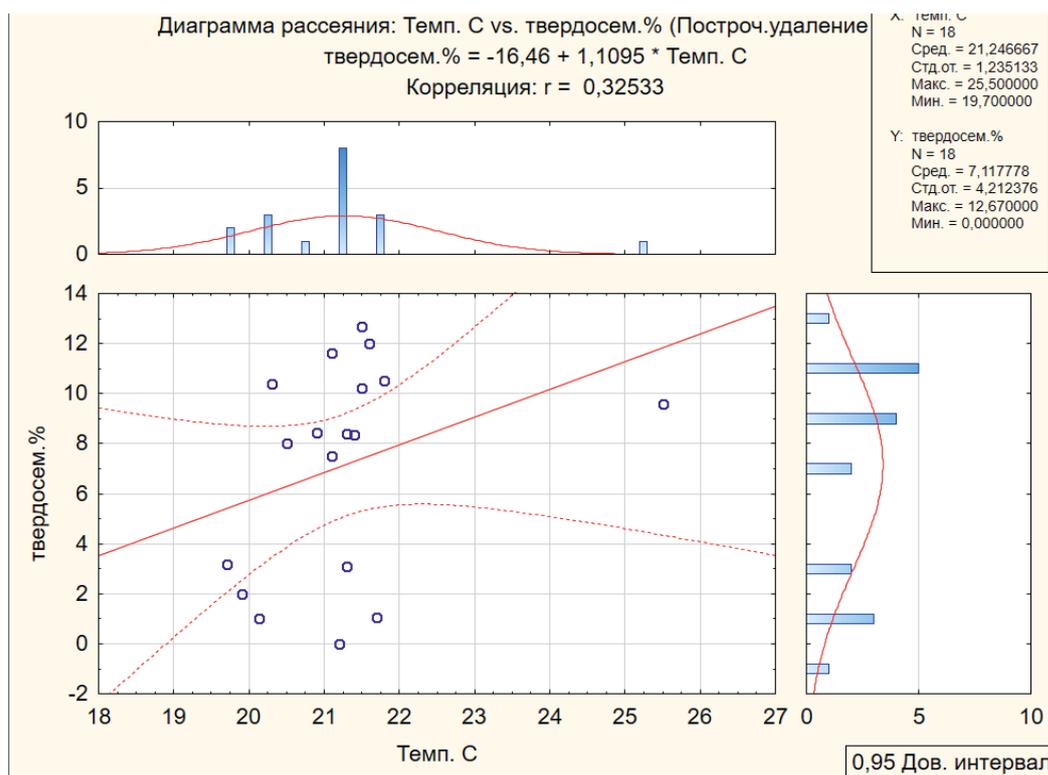


Рис. 5 б. Корреляция среднемесячной температуры с твердосемянностью

Fig. 5 b. Correlation of mean monthly temperatures with seed hardness during the growing season

Способность семян длительное время поддерживать всхожесть при хранении в лабораторных условиях изучали на примере 18 культур в генбанке Гатерслебена; оценивалась лабораторная всхожесть (Nagel, Börner, 2010). Семена фасоли и вики посевной сохраняли жизнеспособность немногим более 20 лет, семена гороха – 25 лет. В более ранних опытах (Haferkamp, 1953) оценили долговечность семян таких бобовых, как люцерна, донник, горох, вика и эспарцет. Лабораторную всхожесть семян проверяли через 33 года хранения, жизнеспособность сохранили семена люцерны и гороха. Долговечность семян является характеристикой вида (Nagel, Börner, 2010).

По известной классификации А. Эварта (Ewart, 1908), семена по своей способности сохранять жизнеспособность делятся на микро-, мезо- и макробиотики. Микробиотики теряют всхожесть за 3 года, мезобиотики поддерживают жизнеспособность 3–15 лет; а макробиотики – от 15 лет и более, вплоть до 100 лет. В соответствии с данной градацией, циамопсис также может быть включен в группу макробиотиков. Циамопсис четырехкрыльниковый принадлежит к трибе Indigofereae семейства бобовых, и строение его семени разительно отличается от семени таких культурных зернобобовых растений, как фасоль и горох, наличием крупного эндосперма. Эндосперм циамопсиса содержит запасные полисахариды и выполняет питающую и сохраняющую зародыш функцию. Из 75 родов семейства бобовых эндосперм в семенах обнаружен у 41 рода (Martin, 1946). Развитость и объем эндосперма у представителей бобовых варьируют широко: у *Cyatopsis tetragonoloba* эндосперм занимает 42% от веса всего семени, у *Trigonella foenum-graecum* L. – 14%, у *Medicago sativa* L. – 6% (Hegnauer, 1957). Семена данных видов сохраняют жизнеспособность длительное время. Так, семена люцерны посевной, хранившиеся 78 лет в лабораторных условиях, сохранили 22%

всхожести (Harrington, 1972). Для практических целей при сохранении коллекций в генбанке пороговым значением является 50-процентная всхожесть семян. Исходя из полученных данных, 50-процентная всхожесть семян циамопсиса наблюдалась у репродукций Среднеазиатского филиала ВИР (г. Ташкент) после 30 лет хранения в помещениях ВИР в Санкт-Петербурге.

Заключение

Старовозрастные семена репродукций разных лет представляют собой уникальный объект для исследования сохранения и снижения их жизнеспособности. Семена образцов моложе 30 лет сохранили всхожесть на уровне 50%; всхожесть семян, возраст которых был от 30 до 40 лет, составила около 10%; всхожесть семян старше 40 лет оказалась минимальной. Семена циамопсиса можно отнести к макробиотикам. Всхожесть и энергия роста семян имеют высокую корреляцию со среднемесячной температурой в период вегетации. Твердосемянность семян циамопсиса слабо связана с их возрастом. Проращивание с одновременным применением механических (накальвание) и химических (обработка концентрированной серной кислотой) методов скарификации твердых старовозрастных семян позволяет восстановить всхожесть образцов коллекции.

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

References/Литература

- Anderson E. Endosperm mucilages of legumes: occurrence and composition. *Ind. Eng. Chem.*, 1949;41(12):2887-2890. DOI: 10.1021/ie50480a056
- Buckeridge M.S., dos Santos H.P., Tiné M.A.S. Mobilisation of storage cell wall polysaccharides in seeds. *Plant Physiol. Biochem.* 2000;38(1-2):141-156. DOI: 10.1016/S0981-9428(00)00162-5
- Bulyntsev S.V., Valyannikova T.I., Silaeva O.I., Kopot E.I., Pimonov K. Guar: a new legume crop for Russia (Guar – novaya bobovaya kultura dlya Rossii). In: *Innovations in Crop Cultivation Technologies. Proceedings of the All-Russian Scientific and Practical Conference (Innovatsii v tekhnologiyakh vozdelvaniya selskokhozyaystvennykh kultur. Materialy Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii)*. Persianovka: Don State Agrarian University; 2017. p.167-172. [in Russian] [Булынец С.В., Вальянникова Т.И., Силаева О.И., Копоть Е.И., Пимонов К.И. Гуар – новая бобовая культура для России. В кн: *Инновации в технологиях возделывания сельскохозяйственных культур. Материалы Всероссийской научно-практической конференции*. Персиановка: Донской ГАУ; 2017. С.167-172).
- Dzyubenko N.I. Dzyubenko E.A., Potokina E.K., Bulyntsev S.V. Clusterbeans *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub. – Properties, use, plant genetic resources and expected introduction in Russia (review). *Agricultural Biology*. 2017;52(6):1116-1128. [in Russian] [Дзюбенко Н.И., Дзюбенко Е.А., Потокина Е.А., Булынец С.В. Гуар *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.: характеристика, применение, генетические ресурсы и возможность интродукции в России (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(6):1116-1128]. DOI: 10.15389/agrobiology.2017.6.111rus
- Eldirany A.A., Nour A.A.M., Khadir K.I., Gadeen K.A., Mohamed A.M., Ibrahim M.A.E.M. Physicochemical properties of four new genotypes of guar seeds (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) *American Journal of Food Science and Health*. 2015;1(3):76-81.
- Ewart A.J. On the longevity of seeds. *Proc. Roy. Soc. Victoria*. 1908;21(1):1-210.
- Filimonov M.A. Seeds of forage plants and their biological properties (Semena kormovykh rasteniy i ikh biologicheskoye svoystva). Moscow: Selkhozizdat; 1961. [in Russian] [Филимонов М.А. Семена кормовых растений и их биологические свойства. Москва: Сельхозиздат; 1961.
- Gresta F, Cristaudo A., Trostle C., Anastasi U., Guarnaccia P, Catara S., Onofri A. Germination of guar (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) genotypes with reduced temperature requirements. *Aust. J. Crop Sci.* 2018;12(6):954-960. DOI: 10.21475/ajcs.18.12.06.PNE1049
- Haferkamp M.E., Smith L., Nilan R.A. Studies of aged seeds. I. Relation of age of seed to germination and longevity. *Agronomy Journal*. 1953;45(9):434-437.
- Harrington J.F. Seed storage and longevity; In: T.T. Kozlowski (ed.). *Seed Biology. Vol. III. Insects and seed collection, storage, testing, and certification*. New York: Academic Press; 1972. p.145-245.
- Hegnauer R. Uber das Endosperm der Leguminosen. *Pharm. Zentralhalle*. 1957;9(4):141-143. [in German]
- Kebede H., Smith J.R., Ray J.D. Identification of a single gene for seed coat impermeability in soybean PI 594619. *Theor. Appl. Genet.* 2014;127(9):1991-2003. DOI: 10.1007/s00122-014-2355-2
- Khoroshailov N.G., Zhukova N.V. Long-term keeping of seed samples from the collection. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1973;49(3):269-279. [in Russian] [Хорошайлов Н.Г., Жукова Н.В. Длительное хранение коллекционных образцов семян. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*, 1973;49(3):269-279).
- Martin A.C. The comparative internal morphology of seeds. *The American Midland Naturalist*. 1946;36(3):513-660. DOI: 10.2307/2421457
- Morris J.B. Morphological and reproductive characterization of guar (*Cyamopsis tetragonoloba*) genetic resources regenerated in Georgia, USA. *Genet. Resour. Crop Evol.* 2010;57(7):985-993. DOI: 10.1007/s10722-010-9538-8
- Muradov K.M. Experience in introducing *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub. to the south of Turkmenistan (Opyt introduktsii *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub. na yuge Turkmenistana). *Rastitelnye resursy = Plant Resources*. 1973;9(4):516-523. [in Russian] [Мурадов К.М. Опыт интродукции *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub. на юге Туркменистана. *Растительные ресурсы*. 1973;9(4):516-523).
- Nagel M., Börner A. The longevity of crop seeds stored under ambient conditions. *Seed Sci. Res.* 2010;20(1):1-12. DOI: 10.1017/S0960258509990213
- Pavlova A. Guar: valuable legume crop (Guar – tsenaya bobovaya kultura) *Zernobobovye kulturey = Grain Legumes*. 1964;10:24-26. [in Russian] [Павлова А. Гуар – ценная бобовая культура. *Зернобобовые культуры*. 1964;10:24-26).
- Reid J.S.G., Edwards M.E., Gidley M.J., Clark A.H. Mechanism and regulation of galactomannan biosynthesis in developing leguminous seeds. *Biochem Soc Trans.* 1992;20(1):23-26. DOI: 10.1042/bst0200023
- 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).
- Startsev V.I., Livanskaya G.A., Kulikov M.A. Prospects of cultivating guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) in Russia. *Bulletin of the Russian State Agrarian Correspondence University*. 2017;24:11-15. [in Russian] [Старцев В.И., Ливанская Г.А., Куликов М.А. Перспективы возделывания гуара (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) в России. *Вестник Российского государственного аграрного заочного университета*. 2017;24:11-15).
- Weather and Climate. Reference and Information Portal. (Pogoda i klimat. Spravochno-informatsionnyy portal). 2004-2019. [in Russian] [Погода и климат. Справочно-информационный портал. 2004-2019]. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru> [дата обращения: 12.08.2019].

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Раковская Н.В., Забегаева О.Н., Дзюбенко Е.А. Оценка качества семян коллекции циамопсиса четырехкрыльникового при длительном хранении в неконтролируемых условиях. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):48-58. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-48-58

Rakovskaya N.V., Zabegayeva O.N., Dzyubenko E.A. Seed quality evaluation in the collection of *Cyamopsis Tetragonoloba* after long-term storage under uncontrolled conditions. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):48-58. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-48-58

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-48-58>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ОБРАЗЦОВ СОИ НА ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЙ ОПЫТНОЙ СТАНЦИИ ВИР В 1990–2017 ГГ.

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-59-65

УДК 635.655:631.52

Поступление/Received: 28.10.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

RESULTS OF TESTING SOYBEAN ACCESSIONS
AT THE FAR EAST EXPERIMENT STATION OF VIR
IN 1990–2017

И. В. СЕФЕРОВА^{1*}, П. П. БУЛАХ²I. V. SEFEROVA^{1*}, P. P. BULAKH²

¹ Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
* ✉ i.seferova@vir.nw.ru

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
* ✉ i.seferova@vir.nw.ru

² Дальневосточная опытная станция – филиал ВИР,
Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
690024 Россия, г. Владивосток, ул. Вавилова, 9;
✉ os.dv@vir.nw.ru

² Far East Experiment Station of VIR,
N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
9 Vavilova St., Vladivostok 690024, Russia;
✉ os.dv@vir.nw.ru

Актуальность. Работа посвящена обзору образцов сои коллекции ВИР, оцененных в условиях Приморского края РФ. Для изученных образцов оценка в данных условиях выполнена впервые, а для большей их части первичная характеристика отсутствует в ранее изданных каталогах ВИР. **Материал и методы.** Изучено 570 образцов из 24 стран и 15 областей РФ. Работа выполнялась согласно методическим указаниям ВИР. **Результаты.** Дана оценка по срокам цветения и созревания, семенной продуктивности, признакам семян, высоте растений и высоте расположения нижних бобов. Наибольшую продуктивность (от 18,0 до 21,9 г с одного растения) имели четыре образца: 'Приморская 1099' (к-9700), 'Приморская 1102' (к-9707) из Приморского края, 'Erps' (к-9308) и 'Pioneer 3981' (к-9651) из США. Образцы созревали за период от 81 дня до 140 и более, а наиболее продуктивные – за 121–130 дней. Самые скороспелые образцы '1337' и '738-4' (Швеция) имели низкую продуктивность. Масса 1000 семян находилась в интервале от 71–100 до 250 г и более. Наиболее продуктивные образцы имели семена средней крупности – 161–220 г. Корреляция продуктивности с продолжительностью вегетации средней силы ($r = 0,57$), а крупностью семян очень слабая ($r = 0,13$). Полная характеристика изученного материала опубликована в 2019 г. в 905-м выпуске «Каталога мировой коллекции ВИР». **Заключение.** Исследование расширило изученность и увеличило доступность образцов коллекции ВИР для научных исследований и селекционного использования. Выделенные образцы с лучшими значениями хозяйственно ценных признаков могут использоваться в селекции.

Ключевые слова: коллекция ВИР, изменчивость признаков, семенная продуктивность, вегетационный период.

Background. Soybeans accessions from the VIR collection were tested in Primorsky Territory, Russia. These accessions had not been studied earlier in that area. **Materials and methods.** The testing was carried out at the Far East Experiment Station of VIR and involved 570 soybean accessions of various geographic origin. The work was performed according to VIR's methodological guidelines. **Results.** The selected accessions were evaluated for their flowering and ripening schedule, seed yield, various seed characteristics (primary color of seed coat, seed hilum color, etc.), 1000 seed weight, plant height, the lower pod setting height, etc. The maximum seed yield (18.0–21.9 g) was registered for 4 accessions: 'Primorskaya 1099' (k-9700), 'Primorskaya 1102' (k-9707) (Russia, Primorsky Territory); 'Erps' (k-9308) and 'Pioneer 3981' (k-9651) (USA). Their growing season lasted 121–130 days. The earliest accessions '1337' and '738-4' (Sweden) had growing seasons of 81–90 days and low seed yields. The weight of 1000 seeds varied from 71 g to 250 g. Only one accession had 1000 seed weight higher than 300 g. The correlation between seed yield and growing season duration was medium ($r = 0.57$), and between seed yield and 1000 seed weight it was small ($r = 0.13$). Stem length varied from 15–30 to 111–130 cm. Accessions with the highest seed yield had stem lengths of 51–90 cm. The lower pod setting height ranged from a minimal level (< 6.1 cm) to 18.1–20.0 cm. Among the 92 accessions with high seed productivity (> 14.0 g) only 5 produced their lower pods at a height above 12 cm. Full-scale characterization of the material was published in *Catalogue of the VIR Global Collection*, Issue 905, 2019. **Conclusion.** The accomplished study helped to describe earlier untested accessions, grown under the environmental conditions important for soybean production. The accessions with the best economic characteristics can be used in breeding practice.

Key words: the VIR collection, variability of characters, seed productivity, growing season.

Введение

Коллекция сои в ВИР содержит 7000 образцов культурной сои (*Glycine max* (L.) Merr.), происходящих из 72 стран мира. Образцы коллекции проходят первичное изучение на опытных станциях ВИР, а результаты оценки накапливаются в оценочных базах данных и публикуются в каталогах ВИР. Наличие систематизированной информации об образцах коллекции дает возможность осуществлять адресный подбор материала для передачи его в селекционные организации. Выявление дифференциации генофонда по селекционно значимым признакам важно при рекомендации его в качестве исходного материала для селекции новых адаптивных сортов по различным направлениям использования для разных регионов РФ. Начиная с 1972 по 2018 г. в ВИР было опубликовано 18 каталогов, содержащих информацию о 5800 образцах коллекции сои. Не охарактеризованной оставалась часть образцов, поступивших в коллекцию в разные годы.

Ранее по результатам изучения образцов в Приморском крае был опубликован только один «Каталог-справочник» (Sebto, Bulakh, 1973), охвативший 160 образцов. Для Приморского края, являющегося одной из основных территорий Российской Федерации по производству сои, было необходимо выполнить более масштабное изучение мирового генофонда данной культуры, включающее современные сорта различного происхождения.

Целью нашей работы было обобщение результатов изучения образцов коллекции сои ВИР, полученных на Дальневосточной опытной станции ВИР, и выделение образцов, обладающих комплексом хозяйственно ценных признаков в условиях Приморского края РФ.

Материалы и методы

Приведенный в данной статье анализ выполнен по данным, опубликованным в «Каталоге мировой коллекции ВИР» (Seferova, Bulakh, 2019). Образцы находились в трехлетнем полевом изучении на Дальневосточной опытной станции – филиале ВИР (ДВОС ВИР) с 1990 по 2017 г. Место изучения расположено в Приморском крае Российской Федерации и административно входит в состав города Владивосток. Координаты: 43°26' с. ш. 142°04' в. д. Климат муссонный. Изучение образцов проводили в соответствии с методическими указаниями ВИР (Korsakov, 1975; Vishnyakova et al., 2010). Посев выполняли, в зависимости от погодных условий года, от последней декады мая по первую декаду июня. Высевалось по 25 семян на один погонный метр деланки; междурядья – 70 см. Уборку осуществляли по мере созревания образцов. Образцы оценивали по комплексу морфологических и фенологических признаков и по семенной продуктивности. Описание признаков приведено в баллах в соответствии с «Международным классификатором СЭВ рода *Glycine* Willd.» (Shchelko et al., 1990). Оценка образцов по количественным признакам дана по среднему значению признака, полученному за годы изучения.

Исследовано 570 образцов сои культурной из 24 стран и из 15 областей Российской Федерации (табл. 1). Количество зарубежных образцов было в три раза больше, чем происходящих с территории России. Самые многочисленные наборы – из Украины (90 образцов), из Китая (70 образцов), Молдовы (68 образцов) и США (60 образцов). С территории РФ изучено 139 образцов.

По времени поступления в коллекцию ВИР образцы в основном относятся к периоду от 1980 до 2015 г.; несколько образцов взято в изучение из более ранних поступлений. Большая часть (412 образцов) являются селекционными сортами, а остальные 158 – селекционным материалом.

Результаты и обсуждение

Главным оцениваемым признаком для сои как зерновой бобовой культуры является продуктивность семян. В привязке к этому показателю мы рассматриваем и остальные признаки. Максимальная продуктивность, которую в данном исследовании имели образцы сои, составляла от 18,0 до 21,9 г с одного растения (см. табл. 1). Как высокую мы рассматриваем продуктивность от 14,0 г с растения. В большей части групп, выделенных по географическому происхождению, были как низко-, так и среднепродуктивные образцы. Продуктивность от 18,0 до 21,9 г имели четыре образца, а от 14,0 до 17,9 г – 85. Больше всего высокопродуктивных образцов выявлено среди материала, происходящего из Приморского края (23 образца из 60 изученных). Это вполне естественно, так как эти образцы адаптированы именно для зоны, в которой проводилось изучение. Среди них находились 2 образца с наиболее высокой продуктивностью: 'Приморская 1099' (к-9700) и 'Приморская 1102' (к-9707). Эти сорта созданы в Приморском НИИСХ. Достаточно много продуктивных образцов имеется среди образцов, происходящих из США (14 из 60). Два из них являются высокопродуктивными: 'Erps' (к-9308) и 'Pioneer 3981' (к-9651), а у остальных образцов продуктивность не превышала 14,0–17,9 г. Такую же продуктивность имели 12 образцов, полученных из Сербии, 6 образцов из Китая, по 5 образцов из Украины и Краснодарского края, по 4 из Канады и Франции и по одному из КНДР, Австрии и Бельгии.

В изученном наборе самые скороспелые образцы созревали за 81–90 дней, а наиболее позднеспелые имели продолжительность периода «всходы – созревание» более 140 дней и вызревали не каждый год (табл. 2). Четыре наиболее продуктивных образца имели продолжительность вегетации 121–130 дней. Среди образцов с продуктивностью 14,0–17,9 г продолжительность вегетации была от 101–110 до 141–150 дней. Два самых скороспелых образца (81–90 дней от всходов до созревания) имели низкую продуктивность, но могут рассматриваться как источники скороспелости: '738-4' (к-11489), '1337' (к-11362) из Швеции. Так же как источники скороспелости можно рассматривать образцы с периодом «всходы – созревание» 91–100 дней. Таких образцов выявлено 73, из них большую продуктивность (10,0–13,9 г) имели 14 сортов: 'Верас' (к-11406), 'Оресса' (к-11383) из Белоруссии; 'Алина' (к-11410), 'Амелина' (к-11409), 'Клавера' (к-11408), 'Надежда' (к-11411) из Молдовы; 'Лариса' (к-11533) из Сербии, 'Версия' (к-11402), 'Киевская 91' (к-9606), 'Либидь' (к-11534) из Украины; 'Gallec' (к-11288) из Швейцарии; 'Saaremaa' (к-11525) из Эстонии, а также российский сорт 'Белгородская 143' (к-11384). За 101–110 дней созревало 152 образца. Из них продуктивность 14,0–17,9 г имели 7 сортов: 'OAC Aries' (к-9791) из Канады, 'Доринца' (к-9333), 'Кишиневская 90' (к-9660) из Молдавии; 'Zvijezda' (к-9935) из Сербии; 'S-13' (к-9632), 'Chandor' (к-9815), 'Amphor' (к-11287) из Франции. Среди выявленных 338 среднеспелых образцов (111–130 дней) находится четыре указанных выше наиболее продуктив-

Таблица 1. Число образцов сои различного происхождения и их семенная продуктивность
(Приморский край, г. Владивосток, 1990–2017 гг.)

Table 1. Number of soybean accessions of various origin and their seed productivity
(Vladivostok, Primorsky Territory, 1990–2017)

Происхождение – страна, область / Origin – country, region	Число образцов / Number of accessions	Продуктивность семян мин. – макс. (балл)* / Seed productivity per plant min – max (points)*
Австрия	2	2–4
Беларусь	11	1–3
Бельгия	2	3–4
Болгария	1	3
Великобритания	1	1
Венгрия	1	2
Германия	1	2
Италия	1	3
КНДР	10	2–4
Канада	45	1–4
Китай	70	1–4
Молдова	68	1–4
Польша	4	1–2
Румыния	3	3
США	60	2–5
Сербия	14	2–4
Словакия	1	2
Украина	91	1–4
Франция	9	2–4
Швейцария	1	3
Швеция	12	1–2
Эстония	1	3
Югославия	19	2–4
Япония	3	3
РФ, Амурская обл.	23	2–4
РФ, Белгородская обл.	3	2–3
РФ, Волгоградская обл.	4	2–3
РФ, Воронежская обл.	5	1–3
РФ, Краснодарский край	12	3–4
РФ, Ленинградская обл.	1	2
РФ, Московская обл.	10	1–2
РФ, Новосибирская обл.	1	2
РФ, Омская обл.	3	1–2
РФ, Орловская обл.	1	1
РФ, Приморский край	60	2–5
РФ, Рязанская обл.	2	1
РФ, Саратовская обл.	5	1–2
РФ, Хабаровский край	8	1–3
РФ, респ. Чувашия	1	1

* – Значения баллов продуктивности семян с одного растения: 1 – < 6,0 г; 2 – 6,0 – 9,9 г; 3 – 10,0–13,9 г; 4 – 14,0–17,9 г; 5 – 18,0–21,9 г

* – Points scored for seed yield per plant correspond to the values: 1 – < 6.0 g; 2 – 6.0 – 9.9 g; 3 – 10.0–13.9 g; 4 – 14.0–17.9 g; 5 – 18.0–21.9 g

Таблица 2. Число образцов сои с различной продолжительностью межфазного периода «всходы – созревание» и семенной продуктивностью (Приморский край, г. Владивосток, 1990–2017 гг.)**Table 2.** Number of soybean accessions with various duration of the period from emergence to maturity and various seed productivity (Vladivostok, Primorsky Territory, 1990–2017)

Период «всходы – созревание», дни / Emergence to maturity period, days	Продуктивность семян с одного растения, г / Seed productivity per plant, g				
	< 6,0	6,0–9,9	10,0–13,9	14,0–17,9	18,0–21,9
81 – 90	1	1			
91 – 100	30	28	15		
101 – 110	12	67	66		
111 – 120		44	170	56	
121 – 130		1	41	22	4
131 – 140				1	
141 – 150			1	2	
> 150		1			

ных сорта ('Приморская 1099', 'Приморская 1102', 'Erps' и 'Pioneer') и 78 образцов с продуктивностью 10,0–13,9 г. Позднеспелых образцов (более 131 дня) было всего пять, из них более продуктивными (10,0–13,9 г) являлись образцы из Китая 'Pin GD-4191' (к-10986) и 'PSB 36-2' (к-10983) и образец из Канады 'SW 33-08' (к-10763). Продолжительность вегетации положительно связана с продуктивностью (коэффициент корреляции $r = 0,57$).

По средним значениям продолжительность периода от всходов до начала цветения распределялась в интервале от < 31 до 51–60 дней (табл. 3). С общей продолжительностью вегетации «начало цветения» имеет положительную связь ($r = 0,50$). Наиболее продуктивные образцы при продолжительности вегетации в 121–130 дней зацветали в интервале 36–50 дней, причем раньше зацвёл американский сорт 'Erps'.

Таблица 3. Число образцов с различной продолжительностью межфазных периодов «всходы – цветение» и «всходы – созревание» (Приморский край, г. Владивосток, 1990–2017 гг.)**Table 3.** Number of soybean accessions with various duration of the period from emergence to flowering and the period from emergence to maturity (Vladivostok, Primorsky Territory, 1990–2017)

Период «всходы – созревание», дни / Emergence to maturity period, days	Период «всходы – цветение», дни / Emergence to flowering period, days				
	< 31	31–35	36–40	41–50	51–60
81 – 90	2				
91 – 100	32	23	17	1	
101 – 110	25	56	49	22	
111 – 120	2	62	129	77	
121 – 130		2	20	44	2
131 – 140				1	
141 – 150				3	
> 150			1		

Из признаков семян учитывалась масса 1000 семян, основная окраска кожуры, окраска рубчика, наличие глазка. По крупности семян изученные образцы распределялись от мелких (71–100 г на 1000 семян) до очень крупных (более 250 г) (табл. 4). Низкопродуктивные образцы наблюдались при семенах любой крупности. У четырех наиболее мелкосемянных образцов продуктивность была низкая. Это сорта из США 'Danatto' (к-10727), 'П-1' (к-10735), 'УМ 3' (к-10756), а также 'АС Colombe' (к-10761) из Канады. Сорта 'Danatto', 'УМ 3' и 'АС Colombe' являются сортами, созданными с целью получения из их семян ферментированного продукта натто. Самые крупные семена (с массой 1000 семян бо-

лее 300 г) в изучаемом наборе имел полученный из Бельгии образец к-10569. Массу 1000 семян от 221 до 250 г имели 12 образцов различного происхождения. Из них более продуктивными (14,0–17,9 г) были образцы из Китая 'Pin GD 4182' (к-11181), 'PSB 35' (к-11225), а также сорт 'Парма' (к-11305) селекции ВНИИМК. Наиболее продуктивные образцы имели семена средней крупности (от 161 до 220 г). Связь продуктивности и массы 1000 семян очень слабая ($r = 0,13$).

Основная часть образцов (532) имели семена с желтой семенной кожурой. Такая окраска и у трех сортов с максимальной продуктивностью ('Erps', 'Приморская 1099', 'Приморская 1102') и у 86 образцов с продук-

Таблица 4. Число образцов сои с различной массой 1000 семян и семенной продуктивностью
(Приморский край, г. Владивосток, 1990–2017 гг.)

Table 4. Number of soybean accessions with various 1000 seed weight and various seed productivity
(Vladivostok, Primorsky Territory, 1990–2017)

Масса 1000 семян, г / 1000 seed weight, g	Продуктивность семян с одного растения, г / Seed productivity per plant, g				
	<6,0	6,0–9,9	10,0–13,9	14,0–17,9	18,0–21,9
71 – 100		3	1		
101 – 130	2	10	11	1	
131 – 160	23	62	93	36	
161 – 190	12	50	135	33	2
191 – 220	6	13	47	15	2
221 – 250		4	5	3	
> 250			1		

тивностью 14,0–17,9 г. Образцов с желтыми семенами, сохранявших при созревании слабый зеленый оттенок кожуры, было 20. Один из них ('Pioneer 3981') имел максимальную продуктивность и два – продуктивность 10,0–13,9 г. Зеленые семена имеет сорт 'Бодульипкон' (к-10583) из КНДР с массой 1000 семян > 191 г. Продуктивность у него низкая. Коричневую окраску семян имеют 11 образцов с низкой продуктивностью (из Белоруссии, Китая, Польши и Украины). Черные семена у 8 образцов с низкой и средней продуктивностью из Китая, КНДР, Молдовы, Украины и из Хабаровского края.

Рубчик семени бывает одинаковой окраски с семенной кожурой или более темным. Явной связи окраски рубчика и продуктивности не выявлено, но все четыре наиболее продуктивных сорта имели темный рубчик при светлой семенной кожуре. Наличие глазка также мало связано с продуктивностью, но наиболее продуктивные образцы не имели глазка.

Длина главного стебля варьировала от 15–30 см до 111–130 см. Наиболее продуктивные образцы имели среднюю длину главного стебля, а наиболее высокорослые – среднюю и высокую (но не максимальную) продуктивность семян (табл. 5). Среди низкорослых (15–30 см) более продуктивными были два образца: 'Амур-

ская 655' (к-10906) из Амурской обл. и 'Envy' (к-11537) из США. Последний из них является сортом овощного направления использования. При высоте 31–50 см более продуктивными были 9 образцов: 'Л.103' (к-9555), 'Л.106' (к-9558), 'Л.111' (к-9567) из Молдовы; 'OAC Aries', 'OAC Pisces' (к-9793) из Канады; 'LN 83-2356' (к-9801), 'Dimon' (к-10980) из США; 'EGS-709' (к-11213) из Украины; 'Amphor' из Франции. При 51–70 см высоты выделились три наиболее продуктивных образца ('Erps', 'Pioneer 3981' и 'Приморская 1102'), а при 71–90 см – один ('Приморская 1099'). Из высокорослых, имевших 91–110 см высоты, более продуктивными были два образца: 'Приморская 1074' (к-9686, Приморский край) и 'Парма' (Краснодарский край). Наиболее высокорослый образец 'Hodgson' (к-7135; Канада) имел среднюю семенную продуктивность.

Показатель высоты растений был положительно связан с продолжительностью периода «всходы – созревание» ($r = 0,54$) и продуктивностью растений ($r = 0,43$). Очень слабые связи имеются между высотой растений и высотой расположения первого боба ($r = 0,23$), началом цветения ($r = 0,24$), продолжительностью периода «цветение – созревание» ($r = 0,41$). Слабая отрицательная связь выявлена между длиной главного стебля и наличием глазка на рубчике семени ($r = -0,20$).

Таблица 5. Число образцов сои с различной длиной главного побега и семенной продуктивностью
(Приморский край, г. Владивосток, 1990–2017 гг.)

Table 5. Number of soybean accessions with various plant height and various seed productivity
(Vladivostok, Primorsky Territory, 1990–2017)

Длина главного стебля, см / Plant height, cm	Продуктивность семян с одного растения, г / Seed productivity per plant, g				
	< 6,0	6,0–9,9	10,0–13,9	14,0–17,9	18,0–21,9
15 – 30	3	2	2		
31 – 50	29	62	47	9	
51 – 70	11	74	178	51	3
71 – 90		4	59	26	1
91 – 110			6	2	
111 – 130			1		

Высота расположения нижнего боба варьирует от минимальной (< 6,1 см) до большой (18,1–20,0 см) (табл. 6). Из 92 образцов, имеющих продуктивность больше 14,0 г, только у 5 нижний боб расположен выше 12 см: 'Л.32/87' (к-9764) из Молдовы; 'Amcor 89' (к-10720) и 'Charman' (к-10724) из США, 'SW 33-08' из Канады и 'Селекта 302' (к-11197) из Краснодарского края). Из четырех наиболее продуктивных образцов только один

('Приморская 1099') имеет расположение первого боба выше 8 см. Наиболее высоко располагаются бобы у позд-незрелого образца 'Бодульипкон' из КНДР. Признак имеет слабую положительную связь с длиной главного стебля ($r = 0,23$). С продолжительностью межфазных периодов «всходы – цветение» и «всходы – созревание» связь практически не выражена ($r = 0,11$ и $r = 0,10$). С продуктивностью семян связь слабая и отрицательная ($r = -0,15$).

Таблица 6. Число образцов сои с различной высотой прикрепления нижнего боба и семенной продуктивностью (Приморский край, г. Владивосток, 1990–2017 гг.)

Table 6. Number of soybean accessions with various lower pod setting height and various seed productivity (Vladivostok, Primorsky Territory, 1990–2017)

Высота прикрепления нижнего боба, см / Lower pod setting height, cm	Продуктивность семян с одного растения, г / Seed productivity per plant, g				
	< 6,0	6,0–9,9	10,0–13,9	14,0–17,9	18,0–21,9
< 6,1	8	40	81	27	2
6,1 – 8,0	10	55	90	35	1
8,1 – 10,0	14	29	80	16	1
10,1 – 12,0	8	10	25	5	
12,1 – 14,0	3	6	10	5	
14,1 – 16,0		1	7		
16,1 – 18,0					
18,1 – 20,0		1			

Заключение

В результате проведенного изучения образцов коллекции сои ВИР достигнуто более полное отражение их характеристик в изданиях, доступных для селекционеров и научных сотрудников, что позволяет более эффективно включать их в научный и селекционный оборот. С другой стороны, территория Приморского края является важной зоной промышленного выращивания сои в РФ. Полученные данные позволят более эффективно подбирать исходный материал для селекции в данном регионе.

Показано, что в условиях Приморского края наибольшая семенная продуктивность достигается сортами сои с периодом вегетации 121–130 дней. Отсутствие сильной связи между продуктивностью, высотой расположения нижнего боба и массой 1000 семян указывает на возможность создания более технологичных высокопродуктивных сортов с более высоким расположением первого боба и желательной крупностью семян.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0002 «Научное обеспечение эффективного использования мирового генофонда зернобобовых культур и их диких родичей из коллекции ВИР»

References/Литература

Korsakov N.I., Adamova O.P., Budanova V.I., Voluzneva T.A., Demina R.B., Ivanov N.R., Leokene L.V., Makasheva R.H., Miroshnichenko I.I., Stepanova S.I., Golubev A.A., Nikitin K.V., Aristarchova M.L., Korneychuk V.A.

Methodological guidelines for the study of the collection of grain legumes (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu kollektzii zernovykh bobovykh kultur). Leningrad: VIR; 1975. [in Russian] (Корсаков Н.И., Адамова О.П., Буданова В.И., Волузнева Т.А., Демина Р.Б., Иванов Н.Р., Леокене Л.В., Макашева Р.Х., Мирошниченко И.И., Степанова С.И., Голубев А.А. Никитина К.В., Аристархова М.Л., Корнейчук В.А. Методические указания по изучению коллекции зерновых бобовых культур. Ленинград: ВИР; 1975).

Sebto A.G., Bulakh P.P. Reference book – catalogue of the VIR global collection (for the Far East region). Soybean (Katalog-spravochnik mirovoy kollektzii VIR [dlya zony Dalnego Vostoka]. Soya). Vladivostok; 1973. [in Russian] (Себто А.Г., Булах П.П. Каталог-справочник мировой коллекции ВИР (для зоны Дальнего Востока). Соя. Владивосток; 1973).

Seferova I.V., Bulakh P.P. Catalogue of the VIR Global Collection. Issue 905. Soybean. Evaluation of accessions from the VIR collection in the environments of Primorsky Territory, Russian Federation. St. Petersburg: VIR; 2019. [in Russian] (Сеферова И.В., Булах П.П. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 905. Соя. Оценка образцов коллекции ВИР в условиях Приморского края Российской Федерации. Санкт-Петербург: ВИР; 2019).

Shchelko L., Sedova T., Korneychuk V., Pastucha L., Sinsky T., Hofirek P., Bares I., Sehnalova J. The international COMECON list of descriptors for the genus *Glycine* Willd. Leningrad; 1990. [in Russian] (Щелко Л., Седова Т., Корнейчук В., Пастуха Л., Синский Т., Гофирек П., Бареш И., Сегналова Я. Международный классификатор СЭВ рода *Glycine* Willd. Ленинград; 1990).

Vishnyakova M.A., Buravtseva T.V., Bulyntsev S.V., Burlayeva 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. Kolleksiya mirovykh geneticheskikh resursov zernovykh bobovykh VIR: popolneniye, sokhraneniye i izucheniye). St. Petersburg; 2010. [in Russian]

(Вишнякова М.А., Буравцева Т.В., Булынец 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; 2010).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Сеферова И.В., Булах П.П. Результаты изучения образцов сои на Дальневосточной опытной станции ВИР в 1990–2017 гг. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):59-65. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-59-65

Seferova I.V., Bulakh P.P. Results of testing soybean accessions at The far East Experiment Station of VIR in 1990–2017. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):59-65. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-59-65

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-59-65>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ НАКОПЛЕНИЯ БЕТАНИНА У ПЕРСПЕКТИВНЫХ ОБРАЗЦОВ СТОЛОВОЙ СВЕКЛЫ КОЛЛЕКЦИИ ВИР

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-66-74

УДК 631.52:635.112

Поступление/Received: 16.09.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Д. В. СОКОЛОВА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
✉ dianasokol@bk.ru

ENVIRONMENTAL AND GEOGRAPHIC STUDY OF
BETANIN ACCUMULATION IN PROMISING RED BEET
ACCESSIONS FROM THE VIR COLLECTION

D. V. SOKOLOVA

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
✉ dianasokol@bk.ru

Актуальность. Столовая свекла – источник натурального красителя бетанина (пищевая добавка E-162). Нехватка отечественного сырья с высоким содержанием пигмента – причина массовых поставок этого красителя из-за рубежа. Коллекция ВИР является базовой основой для селекции сортов с высоким содержанием бетанина. **Материал и методы.** В исследовании участвовала группа из 29 образцов. Спектрофотометрический анализ содержания пигмента выполнен в лаборатории компании АО «ЭКО РЕСУРС». Оценку устойчивости образцов к церкоспорозу и вредителям проводили по 5-бальной шкале. Полевые опыты выполнены по единой методике в течение 2015–2017 гг. на научно-производственной базе «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», на Волгоградской опытной станции – филиале ВИР, и Майкопской опытной станции – филиале ВИР. **Результаты.** Выявлена неодинаковая способность к накоплению бетанина образцами и различия в его концентрации. Описаны морфологические особенности строения фотосинтетического аппарата и корнеплода, отмечены взаимосвязи с изучаемым признаком. Показано, что накопление бетанина у столовой свеклы сопряжено с агроклиматическими условиями выращивания и генотипом образца. **Заключение.** Процесс накопления пигмента крайне чувствителен к погодным условиям, водному балансу почвенного раствора и равномерности поступления влаги: негативное воздействие этих факторов нивелирует сортовые различия культуры. Поражение болезнями и вредителями способствовало замедлению и остановке аккумуляции бетанина. Рекомендованы сорта столовой свеклы для выращивания с целью выделения бетанина в условиях Ленинградской области.

Ключевые слова: *Beta vulgaris* L., беталаины, натуральный пищевой краситель; пигменты; агроэкологическое изучение.

Background. Table beet (*Beta vulgaris* L.) is a source of 'betanin', a natural food dye known as food additive E-162. The VIR collection holds a large diversity of red beet accessions. It is the base for obtaining source material to breed cultivars with high betanin content. **Materials and methods.** In the framework of this study, which lasted from 2015 to 2018, a group of 29 accessions identified during the screening was analyzed. The pigment was assessed at the laboratory of the ECO RESOURCE Joint-Stock Company using Spectrophotometer SF-2000. Field experiments were performed according to VIR's guidelines in 2015–2017 at Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR, Volgograd Experiment Station of VIR, and Mai-kop Experiment Station of VIR. **Results.** Environmental and geographic tests demonstrated that the ability to accumulate the pigment was variable among the red beet accessions, and its concentrations were notably different. The research showed that accumulation of betanin is primarily associated with agroclimatic growing conditions. The dynamics of pigment accumulation can be both positive and negative. The optimal zone for growing the studied accession is Leningrad Province, where the highest content of betanin was observed. Mid-ripening and cold-resistant old landraces were a reference point in the search for the desired genotypes. **Conclusion.** The process of pigment accumulation is extremely responsive to weather conditions, soil water balance, and watering uniformity. The negative impact of these factors would smooth down the crop's varietal polymorphism. Diseases and insect pests have led to slowing and stopping the accumulation of betanin. As a result of the comprehensive agroecological study of prototypes, promising accessions were identified and recommended for cultivation in Leningrad Province with the aim of betanin production.

Key words: *Beta vulgaris* L., betalains, natural food dye, pigments, agroecological study.

Введение

Изготовление качественного и безопасного продукта – основная задача пищевой отрасли РФ. Тенденция современного производства – получение экологически безопасного продукта, сырья, которое не только не навредит здоровью человека, но и будет обладать биологической активностью, способствовать оздоровлению.

В настоящее время ни одно производство пищевых продуктов не обходится без применения добавок различного функционального назначения: усилителей

вкуса и аромата, ароматизаторов, антиокислителей, консервантов, эмульгаторов, стабилизаторов, загустителей, регуляторов антибиотиков, красителей (Shachek et al., 2017). Применение красителей вызвано требованиями потребителей. Красители позволяют восстановить или повысить интенсивность окраски готового продукта, которая снижается в результате воздействия на исходные сырьевые компоненты различных технологических факторов, таких как температура, влага и др. Для придания различных оттенков продуктам производители используют как натуральные (природного происхождения), так

и синтетические (органической и неорганической природы) красители.

Одним из источников натуральных пищевых красителей является столовая свекла – ценная овощная культура, характеризующаяся высокой продуктивностью, скороспелостью, длительной сохранностью корнеплодов, а также содержанием биологически активных веществ (Azerego, 2009), витаминов, минеральных элементов, ценного красящего пигмента бетанина и азотистого вещества бетаина, обладающих целебными свойствами (Burenin et al., 2016; Gins et al., 2016). Окраска корнеплодов свеклы определяется наличием беталаиновых пигментов, которые подразделяются на две группы: бетацианины и бетаксантины. Бетацианины отвечают за красно-фиолетовую и пурпурную окраску, бетаксантины – за желтую. Основным классом пигментов столовой свеклы являются бетацианины, а бетаксантины составляют, как правило, лишь несколько процентов от общего количества. Экстракт столовой свеклы, содержащий беталаины, представляет собой розовые или фиолетовые пигменты. Они известны в качестве пищевой добавки по коду E-162 (бетанин) в Европейском союзе и 73.40 (свекольный порошок) Управления по продовольствию и медикаментами (FDA). E-162 в основном применяется для окраски фруктовых йогуртов, мороженого, джемов, жевательных резинок, соусов и супов. Тот же пигмент используется в косметических и фармацевтических препаратах. Бетанин разрушается под воздействием света, тепла и кислорода. Поэтому он используется в замороженных и высушенных продуктах, а также в продуктах с небольшим сроком хранения.

Впервые красно-фиолетовый пигмент выделили из свеклы немецкие химики Шудель и Вильштеттер, которые и назвали его бетанином (Willstatter, 1932). Структуру этого пигмента установили лишь в 1962 году (Mabry et al., 1962; Mabry, Dreiding, 1968). Это первое соединение, относящееся к классу бетацианинов, которое было подробно изучено. Бетанин представляет собой гликозид: агликоном его является бетанидин, сахарной частью – глюкоза (рис. 1). Спектральный анализ, используемый для определения содержания бетанина, показывает максимум поглощения в видимой области спектра при длине волны нанометра (нм), что является характеристической длиной волны для бетацианиновых пигментов (Sleptsov et al., 2015). У бетаксантинов этот показатель от 474 до 486 нм (Piattelli, Minale, 1964).

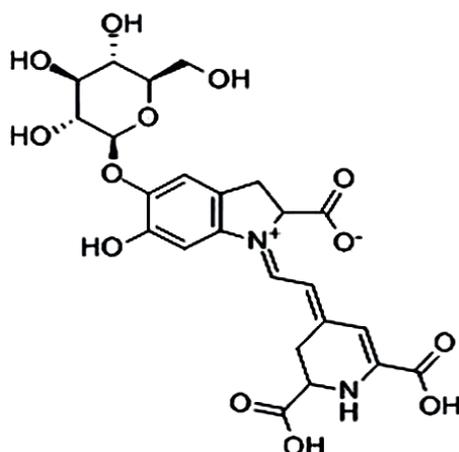


Рис. 1. Структурная формула бетанина (C₂₄H₂₆N₂O₁₃)

Fig. 1. The structural formula of betanin (C₂₄H₂₆N₂O₁₃)

Изучение наследования окраски у разновидностей культурной свеклы было начато в начале прошлого века Б. Каянусом (Kajanus, 1917). Он проследил наследование окраски корнеплодов у гибридов при скрещивании желтоокрашенной кормовой и белоокрашенной сахарной свеклы. Исходя из полученных данных, Б. Каянус выдвинул гипотезу о наследовании окраски корнеплодов. Б. Каянус считал, что эти факторы наследуются независимо. В рецессивном состоянии фактор G (gelb – желтая кожица корнеплода) сдерживает синтез желтых пигментов, и растения характеризуются белой окраской корнеплода. При сочетании R (rot – красная кожица корнеплода) и G образуются красные корнеплоды. В. Келлер установил, что факторы R и G характеризуются значительным сцеплением (Keller, 1936): процент кроссинговера, по его данным, составил 7,5 %. Келлер, в отличие от Каянуса, описал уже 9 вариантов окраски корня у свеклы и добавил факторы R¹ и G¹. Наличие серии аллелей по генам R и G обуславливает большое разнообразие окраски корнеплодов у свеклы.

Работа профессора Гольдмана по проведению рекуррентного отбора в направлении усиления красно-фиолетовой окраски мякоти корня продемонстрировала положительный эффект (Goldman et al., 1996). Мерилом признака служила концентрация бетацианинов. Было показано изменение цвета мякоти и распределение пигмента в корнеплоде после 14 поколений отбора. Концентрация изученных пигментов возросла в два раза по сравнению с исходными растениями. Такой же результат показал и рекуррентный отбор желтоокрашенных генотипов. Результаты исследования Гольдмана со всей очевидностью демонстрируют, что окраска корнеплода у свеклы наследуется как количественный признак. Данный вывод позволяет вести селекцию на увеличение содержания бетанина в сортах столовой свеклы с помощью сочетания инбридинга и аутбридинга на материалах с высоким его содержанием.

Образование и накопление беталаиновых пигментов в растениях столовой свеклы является динамическим процессом, зависящим как от особенностей конкретного сорта, так и от различных факторов внешней среды, а также от зрелости корнеплодов, их размеров, агротехники и почвенного плодородия (Vulić et al., 2013). В ходе онтогенеза биосинтез пигментов изменяется (Mglinets, Osipova, 2010). Известно, что содержание пигментов выше у холодостойких сортов свеклы. Также ранее исследователями отмечалась отрицательная корреляция между размером корнеплода и процентным содержанием красящих веществ. Изучение динамики накопления пигмента в различных агроэкологических условиях важно для подбора оптимальных условий выращивания и времени уборки урожая.

Цель данной работы – выявить морфометрические особенности в онтогенезе растений, выращенных в различных агроэкологических зонах РФ, а также другие факторы, влияющие на динамику накопления бетанина в перспективных образцах столовой свеклы из коллекции ВИР

Материалы и методы

В исследовании участвовала группа из 29 образцов, ранее отмеченных нами как перспективные при проведении скрининга коллекции ВИР на содержание бетанина (Sokolova, Solovieva, 2019). Все образцы различаются как по морфологическим признакам, так и по происхожде-

нию. Стандартом (St.) послужил сорт 'Бордо 237', районированный для всех регионов РФ. Полевые опыты проводили по единой методике (Bugenin, 1989) в 2015 году на научно-производственной базе (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт-Петербург, г. Пушкин) Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) и в 2018 году одновременно в трех географических пунктах: в НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР», на Волгоградской опытной станции – филиале ВИР (ВОС ВИР, Краснослободск, Волгоградская обл.), и Майкопской опытной станции ВИР – филиале ВИР (МОС ВИР, г. Майкоп, Краснодарский край). Исследования проводили на естественном фоне без применения удобрений. Площадь учетных делянок – 10 м². Повторность опыта трехкратная. Размещение сортов рандомизированное. Забор растительного материала проводили в период с августа по конец сентября.

При оценке устойчивости листьев свеклы к церкоспорозу и вредителям использовали следующую 5-балльную шкалу: 0 баллов – поражение или повреждения отсутствуют; 1 – поражено до 20% площади листовой поверхности; 2 – 21–40%; 3 – 41–60%; 4 – 61–80%; 5 – 81–100%. Оценка пораженности корнеплодов корневыми гнилями (фомоз, бактериоз) рассчитывалась по бальной системе: 0 – полное отсутствие болезней; 1 – поражено 1–5% корнеплодов с делянки; 2 – поражено 6–20%; 3 – поражено 21–40%; 4 – поражено 41–60%; 5 – поражено более 61% корнеплодов с делянки. Оценка качества семенного материала проводилась в полевых условиях по

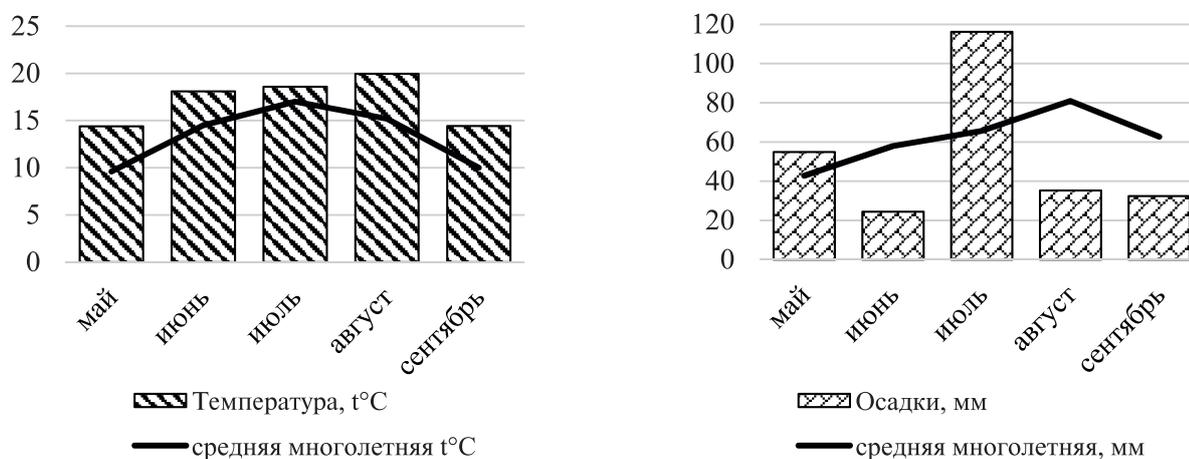
показателям энергии прорастания (на 5 день) и всхожести (на 7 день).

Фильтрат из корнеплодов исследовали в лаборатории биохимии компании АО «ЭКО РЕСУРС» – российского производителя пищевых красителей – методом спектрометрии на отечественном аппарате «Спектрофотометр СФ-2000», диапазон спектральных измерений которого составляет от 190 до 1100 нм, допустимая абсолютная погрешность коэффициента пропускания – до 1%, спектральная ширина – до 1 нм. Полученные экспериментальные данные обрабатывали стандартными методами статистического анализа с использованием программ Excel и Statistica 7,0.

Основная часть

Первым этапом работы в 2015 г. было изучение динамики накопления бетанина у набора из 29 образцов в условиях г. Пушкина для сужения поиска и уменьшения количества опытных образцов с целью последующего проведения эколого-географических исследований. Изученные образцы были отобраны нами ранее при скрининге коллекции как перспективные. Разница между результатами анализа составила 13 дней. Диаграмма 1 отражает погодные условия вегетационного периода 2015 года. Можно отметить крайне неравномерное выпадение осадков при повышенной среднемесячной температуре воздуха. Так, в июле проливные дожди способствовали активному росту вегетативной массы растений столовой

Диаграмма 1. Климатическая характеристика 2015 года (г. Пушкин)
Diagram 1. Climate characteristics of the 2015 growing season (Pushkin)



свеклы, в последующем в фазу активного роста и запасаения питательных веществ корнеплодом отмечалась нехватка влаги до самой уборки корнеплодов. В целом погодные условия 2015 года можно назвать благоприятными для выращивания изучаемой культуры.

В таблице 1 отражены данные динамики накопления бетанина. В течение августа 2015 года в условиях Пушкина за 13 дней концентрация бетанина в сортах столовой свеклы возросла. В среднем прибавка составила 46 мг/100 г (41,3%). Отрицательной динамики не отмечалось. У некоторых образцов уровень бетанина за 13 дней поднялся более чем в три раза. У части образцов содержание пигмента осталось на прежнем уровне. Сорт 'Детройт рубиновый 5' (к-3677, Россия) показал высокий результат на уровне 250 мг/100 г уже к первому забору материала, но в дальнейшем накопление пигмента не

прослеживалось. Значимой связи содержания пигмента со скороспелостью не выявлено. Можно отметить, что уровень бетанина у сортов с цилиндрической формой корнеплода был ниже среднего. Скороспелый сорт 'Египетская плоская' также не накапливал значительного содержания пигмента. Максимум бетанина получено у сорта 'Sterling Dark Red' (к-412, США) – 320 мг/100 г, причем этот образец показал наибольшую прибавку в содержании пигмента за 13 дней – 220%. Образец поступил в коллекцию ВИР в 1928 году, отличается сильной облиственностью и толстым разветвленным корнем, что предполагает активный процесс обмена веществ у подобных форм. Повышенное содержание бетанина у стародавних форм отмечалось ранее исследователями и объяснялось вероятным действием направления селекции: главное внимание в течение длительного вре-

Таблица 1. Динамика накопления бетанина у опытных образцов столовой свеклы (Пушкин, 2015 г)
Table 1. Dynamics of betanin accumulation in red beed accessions (Pushkin, 2015)

1 анализ / 1 analysis 09.08.2015		2 анализ / 2 analysis 22.08.2015		Изменение содержания бетанина* / Betanin change dynamics	
мг/100 г	Кол-во образцов	мг/100 г	Кол-во образцов	%	Кол-во образцов
менее 100	2	менее 100	1	0	5
100 – 149	20	100 – 149	7	1 – 49	17
150 – 199	4	150 – 199	12	50 – 99	5
200 и более	4	200 и более	10	100 и более	3
St. – 130	–	St. – 180	–	38	–

* отрицательной динамики не отмечено
 * no negative dynamics detected

мени селекционеры уделяли увеличению сырой массы корнеплодов, что, в свою очередь, приводило к снижению содержания бетанина (Esunina et al., 1979).

Таким образом, ведущее значение в нашем исследовании имел конкретный генотип изучаемой культуры, его способность к активному процессу метаболизма. Статистически достоверных взаимосвязей морфологических особенностей растений и динамики накопления бетанина не выявлено.

Проведение второго этапа изучения в различных эколого-географических зонах было инициировано с целью выявления влияния погодных условий конкретного пункта исследования и подбора оптимальной зоны для выращивания столовой свеклы, дающей наибольший выход бетанина у выделенной группы из шести образцов с наилучшими показателями по результатам 2015 г. Для эколого-географических исследований были выбраны три контрастных пункта выращивания.

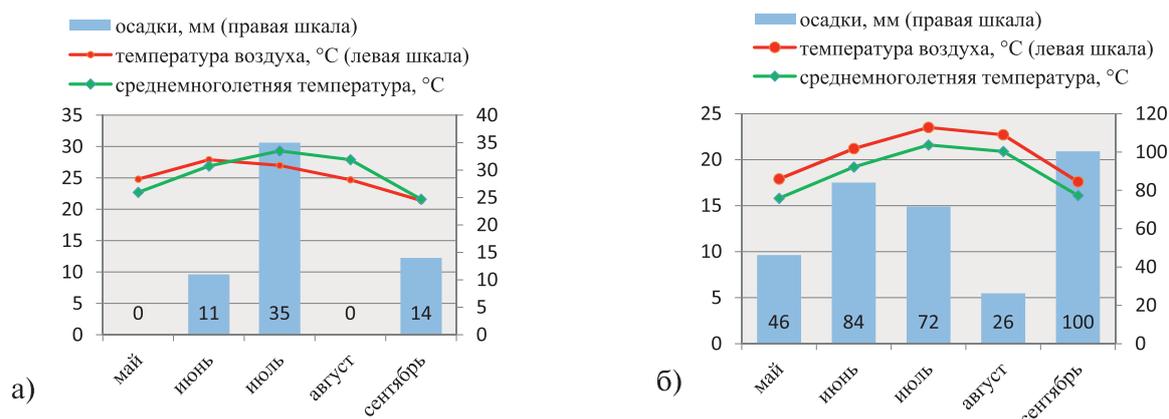
Погодные условия вегетационного периода 2018 г. в пунктах изучения носили крайне контрастный характер. Волго-Ахтубинская пойма Волгоградской области, на территории которой находится Волгоградская опытная станция ВИР, – один из крупнейших в России регионов по выращиванию овощной продукции. Климат резко континентальный. Почвы – аллювиальные суглинки. Весна короткая, сухая с быстрым нарастанием дневных температур и частыми ветрами. Лето сухое, знойное. Сумма активных температур (выше плюс 10°C) с 22 мая по 27 сентября 2018 г. составила 3291°C. Погодные условия 2018 г. отличались сильной засухой. Недостаток

влаги составил 113 мм по сравнению со среднемноголетними данными. В период появления всходов и в фазе «вилочки» (появления между семядольными листьями почки, образующей в дальнейшем первую пару настоящих листьев) отмечалось полное отсутствие дождей (май), что вызвало необходимость применения орошения на посевах (диаграмма 2, а). Температурный режим значительно отличался от многолетних данных.

Майкопская опытная станция ВИР расположена в долине реки Белая в 20 км к югу от г. Майкопа. Климат Северного Кавказа континентальный, умеренно теплый. Почвы черноземовидные, тяжелосуглинистые. Агроклиматические показатели данной территории показывают большую изменчивость, что отражается и на темпе роста, развитии и урожайности овощных культур. Годовой ход температуры имеет ярко выраженный характер. Безморозный период составляет около 200 дней, длина вегетационного периода колеблется в пределах 140–150 дней. Майкопская ОС ВИР находится в зоне достаточного увлажнения. Среднее многолетнее годовое количество осадков составляет 807 мм. Осадки обладают большой изменчивостью по годам, особенно в летние месяцы. В 2018 году недостаток дождей (–81,4 мм по сравнению со среднемноголетними данными) негативно отразился на вегетации растений столовой свеклы (диаграмма 2, б). На фоне высоких дневных температур (в среднем на 2°C выше многолетних значений) и недостатка влаги в июле – августе нарастание корнеплодов и, соответственно, накопление питательных веществ, происходило крайне медленно.

Диаграмма 2. Климатическая характеристика вегетационного периода 2018 года. Волгоградская (а) и Майкопская (б) опытные станции ВИР

Diagram 2. Climate characteristics of the 2018 growing season. Volgograd (a) and Maikop (b) Experiment Stations of VIR



Погодные условия 2018 г. в НПБ «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в целом были наиболее благоприятны для получения хорошего урожая столовой свеклы. Сумма активных (выше плюс 10°C) температур с 21 мая по 15 сентября составила 2502°C, сумма осадков – 251,1 мм, что на 75 мм меньше среднемноголетних значений.

Результаты эколого-географического изучения накопления бетанина показаны на рисунке 2. Содержание пигмента колебалось в пределах 49–151 мг/100 г, что ниже результатов 2015 года изучения. В зависимости от пункта выращивания концентрация пигмента значительно отличалась: в Пушкине она составила 98–151 мг/100 г; на Волгоградской ОС – 49–78 мг/100 г;

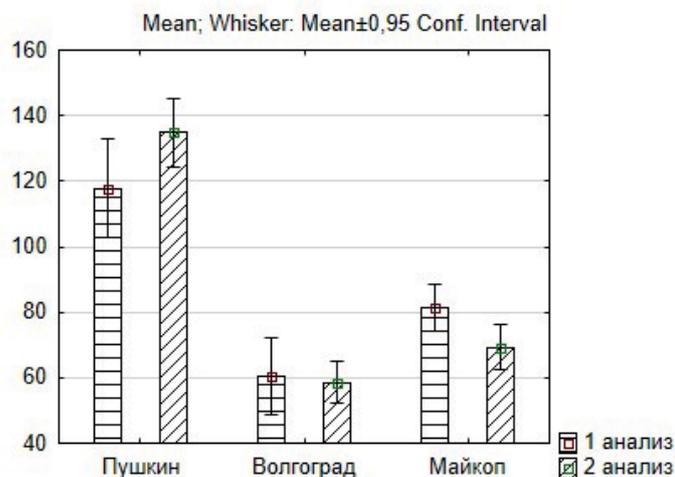


Рис. 2. Содержание бетанина в образцах столовой свеклы в трех пунктах изучения (мг/100 г, 2018 г.)

Fig. 2. The content of betanin in table beet accessions at the three test sites (mg/100 g, 2018)

на Майкопской ОС – 57–91 мг/100 г. Изучение накопления пигмента в условиях Волгограда и Майкопа показало отрицательную динамику.

Для определения доли влияния факторов «пункт испытания» и «сорт» на содержание бетанина в образцах был проведен двухфакторный дисперсионный анализ (табл. 2). Как показали его результаты, доля вклада изучаемых факторов в накопление бетанина у столовой свеклы тесно связана с агрометеорологическими условиями в конкретном пункте выращивания. При неблагоприятных условиях сортовые различия нивелировались.

Вклад фактора «пункт испытания» был крайне значительным и возрос ко второму отбору проб на анализ с 84 до 95%. Полученный результат свидетельствует о крайне сильном влиянии агрометеорологических условий выращивания на содержание и накопление пигмента бетанина в корнеплодах столовой свеклы.

Анализируя причины снижения содержания бетанина, мы провели сравнительное изучение показателей качества семенного материала и составляющих полученного урожая (табл. 3). Урожайность – это комплексная характеристика, включающая как непосредственно вес

Таблица 2. Вклад факторов «пункт испытания» и «сорт» в накопление бетанина в сортах столовой свеклы (двухфакторный дисперсионный анализ)

Table 2. Contribution of the 'test site' and 'cultivar' factors to betanin accumulation in red beet accessions (two-factor analysis of variance)

Факторы / Factors	df	MS	F факт.	F05	Вклад фактора, %
Результат первого анализа на содержание бетанина					
общая дисперсия 11940,44					
Сорт (Фактор А)	5	79,82	0,54	3,33	3,34
Место (Фактор Б)	2	5032,72	34,10	4,10	84,2
Взаимодействие (А и Б), прочие факторы	10	147,59	–	–	12,36
Результат второго анализа на содержание бетанина					
общая дисперсия 20484,94					
Сорт (Фактор А)	5	41,12	0,51	3,32	1,0
Место (Фактор Б)	2	9738,72	121,44	4,1	95,08
Взаимодействие (А и Б), прочие факторы	10	80,1	–	–	3,92

Таблица 3. Сравнительные данные эколого-географического изучения образцов столовой свеклы и динамики накопления бетанина
 Table 3. Comparative data of the environmental and geographic study of red beet accessions and the dynamics of betanin accumulation

Место изучения / Test site	Образец / Accession	Энергия прорастания семян, % / The energy of germination, %	Всхожесть, % / Germination, %	Средний вес одного корнеплода, г / Average root weight, g	Товарность, % / Marketability, %	Урожайность, кг/10 м ² / Yield, kg/10 m ²	Поражение, балл / Lesion, score				Содержание бетанина, мг/100 г / Betanin content, mg/100 g		Динамика Изменения / Dynamics of change
							Церкоспороз / Cercospora	Вредители / Insect pests	Фомоз, корневые гнили / root rot	1 анализ / 1 analysis	2 анализ / 2 analysis		
Пушкин	Pablo F1	62	100	145	60	16,9	3	0	3	133	122	-11	
	Бордо односемянная	38	89	313	80	32,5	1	1	2	102	140	+38	
	Детройт Рубиновый 5	68	100	171	75	12,0	1	1	1	123	133	+10	
	Red Cloud F1	34	96	190	90	21,3	2	0	0	125	130	+5	
	Русский борщ	68	100	183	95	21,4	1	1	0	126	151	+25	
	Бордо 237, St.	43	70	190	80	22,2	1	0	2	98	133	+35	
Волгоград	Pablo F1	40	98	550	51	32,3	0	0	0	78	50	-28	
	Бордо односемянная	38	100	880	42	52,8	1	0	0	67	67	0	
	Детройт Рубиновый 5	34	94	1030	32	58,1	1	1	0	50	64	+14	
	Red Cloud F1	40	96	680	56	39,2	0	1	0	56	56	0	
	Русский борщ	30	96	790	58	45,5	0	0	0	49	58	+9	
	Бордо 237, St.	53	100	830	41	42,2	0	1	0	64	57	-7	
Майкоп	Pablo F1	58	92	147	86	6,1	2	2	1	77	71	-6	
	Бордо односемянная	44	94	283	32	6,1	4	2	0	85	70	-15	
	Детройт Рубиновый 5	54	90	270	77	6,7	3	2	0	91	72	-19	
	Red Cloud F1	40	92	207	79	9,6	3	2	1	71	77	+6	
	Русский борщ	62	96	190	79	7,6	2	2	1	82	57	-25	
	Бордо 237, St.	43	81	160	61	6,2	2	2	1	81	69	-12	
	M±S _x	47,2±2,9	93,6±1,9	400,5±73	65,2±4,8	24,4±4,2				86±6,4	87,6±8,3		

корнеплодов с учетной делянки, так и их качественные характеристики: корнеплоды стандартных размеров (7–12 см в диаметре), без признаков заболеваний и повреждений вредителями, т. е. товарные корнеплоды. Товарность (%) рассчитывали по формуле:

$$\text{Товарность, (\%)} = (m/M) \cdot 100, \text{ где}$$

m – вес товарных корнеплодов с делянки, кг
 M – вес всех корнеплодов с делянки, кг

Показатели качества семенного материала у всех образцов были достаточно высокие. Полевая всхожесть составила в среднем 93,6%. Средний вес одного корнеплода (показатель потенциальной урожайности) значительно колебался в зависимости от пункта выращивания. Так, на Волгоградской ОС он составил 793 г, в Пушкине – 199 г, а на Майкопской ОС – 209 г.

Динамика накопления бетанина в разных пунктах выращивания значительно различалась. В условиях Пушкина она была положительная. За 33 дня корнеплоды накопили 5–38 мг/100 г бетанина. Исключение

составил сорт 'Pablo F1', у которого концентрация пигмента снизилась на 11 мг/100 г. В условиях Волгоградской ОС результаты были разнородны. За 30 дней сорта 'Бордо односемянная' и 'Red cloud F1' не накопили бетанина. Сорта 'Детройт рубиновый 5' и 'Русский борщ' показали прибавку содержания пигмента на 14 и 9 мг/100 г соответственно. Сорт 'Pablo F1' снизил показатель на 28 мг/100 г. Результаты анализа корнеплодов с Майкопской ОС были отрицательными – снижение содержания пигмента составило от 6 до 25 мг/100 г. Исключением стал сорт 'Red cloud F1', который за 23 дня накопил незначительное количество пигмента – 6 мг/100 г бетанина.

На всех станциях изучения проводилась оценка устойчивости сортов к распространенному заболеванию листового аппарата столовой свеклы – церкоспорозу. Церкоспороз – пятнистость листьев, вызываемая патогенным грибом *Cercospora beticola* Sacc. Проявляется болезнью на листьях в виде множественных округлых серовато-коричневых, обычно с бурой каймой некрозов размером 2–4 мм, что приводит к угнетению растений и остановке роста листьев (рис. 3, а, б). Это может приве-

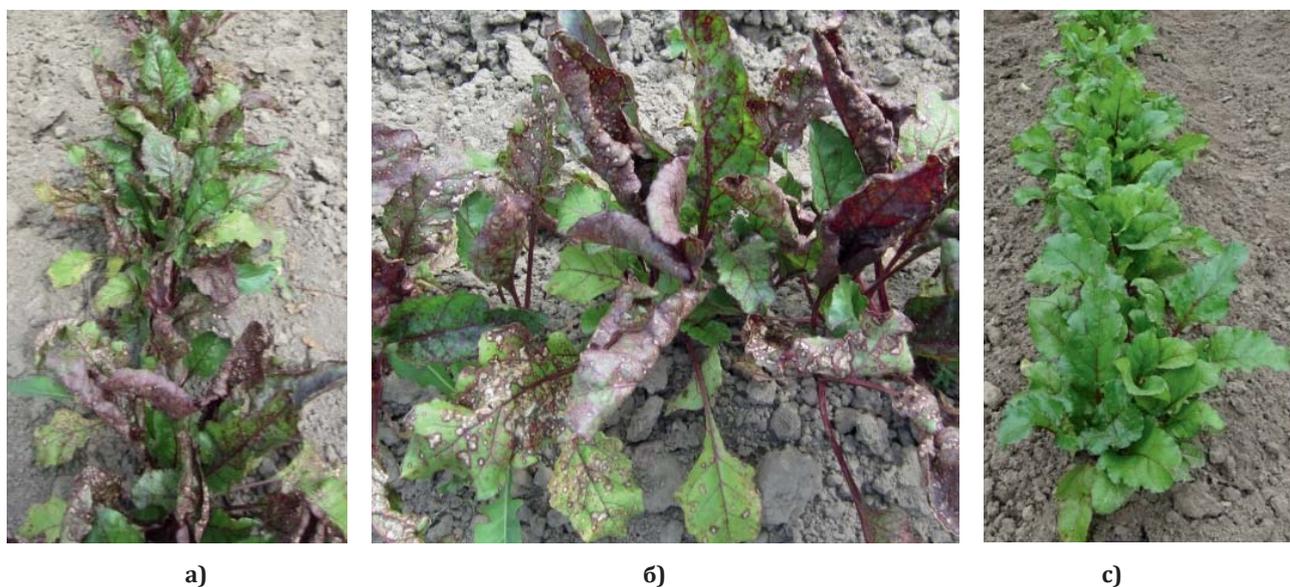


Рис. 3. Поражение листьев образца столовой свеклы 'Pablo F1' церкоспорозом (а, б) и относительно устойчивый образец 'Русский борщ' (с)

Fig. 3. The leaves of the beet cultivar 'Pablo F1' affected by *Cercospora* leaf spot (a, b) and the relatively resistant cultivar 'Rusky borshch' (c)

сти к потере урожая до 50% при эпифитотийном течении болезни. Результатом поражения становится увеличение интенсивности транспирации и уменьшение ассимиляции углекислого газа и воды (в 8–10 раз). Впоследствии такие корнеплоды хуже хранятся, быстрее гнивают и теряют питательные вещества быстрее, чем здоровые. При значительном поражении и отмирании основного листового аппарата во время вегетации растения стараются компенсировать потерю ассимиляционной поверхности путем активной закладки и роста новых листьев, на что тратят много пластических веществ. Как следствие, вместо накопления сухих веществ происходит их потеря, что отражается в том числе и на содержании бетанина. Объяснить снижение растениями содержания пигмента на Майкопской ОС можно эпифитотией церкоспороза в 2018 г, которая привела к значительной потере листового аппарата. Поражение листьев растений насе-

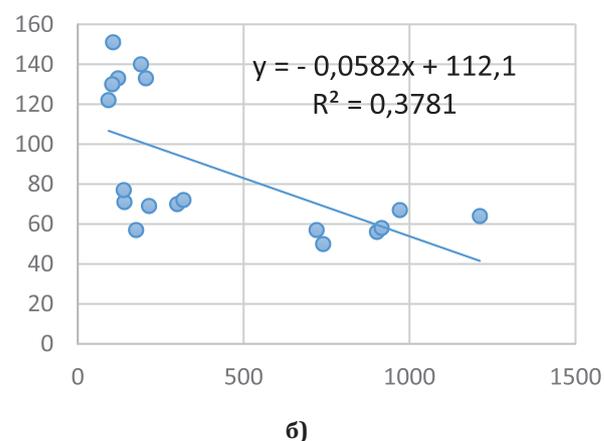
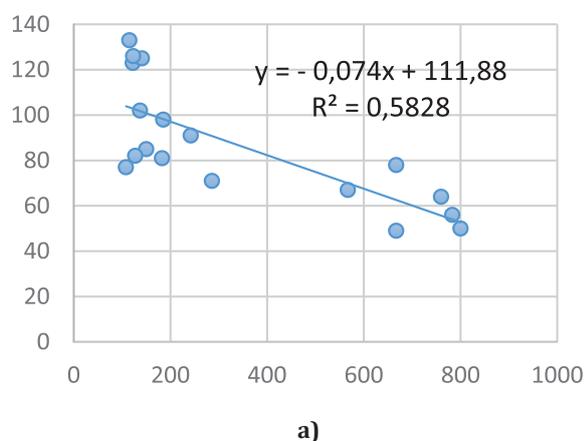
комыми имело такие же последствия для накопления бетанина, как и от заболевания церкоспорозом.

Можно отметить крайне низкую зараженность почвы возбудителями церкоспороза и других болезней на Волгоградской ОС, при этом применение орошения на станции привело к неограниченному росту массы корнеплода, что негативно сказалось на товарности полученного урожая и выходе бетанина.

Выявлена сильная отрицательная корреляция между весом корнеплода и содержанием пигмента ($r = -0,65; -0,73$). Регрессионный анализ показателей опыта (диаграмма 3) позволяет сделать вывод, что большая масса корнеплода отрицательно сказывалась на накоплении пигмента и характеризовалась меньшим содержанием бетанина: на каждые 100 г массы корнеплода выше среднего в опыте уровень бетанина был ниже на 5,8–7,4 мг в 38–58% случаев.

Диаграмма 3. Уравнение регрессии для среднего веса корнеплода и содержания в нем бетанина (а – первый анализ, б – второй анализ)

Diagram 3. The regression equation for the average root weight and the content of betanin (a – the first analysis, b – the second analysis)



Заключение

В результате проведенных исследований можно сделать вывод, что накопление бетанина у столовой свеклы сопряжено в первую очередь с агроклиматическими условиями выращивания. Оптимальной из протестированных зон для выращивания изученных сортов является Ленинградская область, дающая наивысшие показатели по накоплению бетанина. Ориентиром в подборе сортов для выделения пигмента или создания сортов с высоким содержанием бетанина служит генотип конкретного образца, его способность максимально раннего и высокого накопления пигмента, чтобы нивелировать возможные негативные влияния погодных условий.

Проведенные эколого-географические испытания селекционного материала столовой свеклы выявили неодинаковую способность к накоплению изучаемого пигмента между сортами и значительную разницу в его концентрации. Раннеспелые сорта не накапливали высокого содержания бетанина, среднеспелые сорта показали максимальный уровень из полученных данных, позднеспелые сорта при более крупных корнеплодах отличались пониженным содержанием пигмента. Болезни и вредители способствовали замедлению и остановке аккумуляции бетанина. Потеря части листового аппарата вызвала снижение уровня пигмента у части образцов. Выделена группа среднеспелых сортов, обладающих относительной устойчивостью к церкоспорозу: 'Бордо односемянная' (к-3151, Россия), 'Детройт рубиновый 5' (к-3677, Россия) и 'Русский борщ' (к-3716, Россия).

Процесс накопления пигмента крайне чувствителен к погодным условиям, водному балансу почвенного раствора и равномерности поступления влаги. Сила негативного воздействия этих факторов нивелирует сортовые различия культуры. Результаты опыта подтвердили отрицательную корреляцию между содержанием бетанина и весом корнеплода. Комплексная агроэкологическая оценка опытных образцов дала возможность рекомендовать для выращивания с целью выделения красителя бетанина в условиях Ленинградской области сорта столовой свеклы 'Бордо односемянная' (к-3151, Россия), 'Детройт рубиновый 5' (к-3677, Россия) и 'Русский борщ' (к-3716, Россия), дающие при благоприятных условиях высокий выход бетанина – 250 мг/100 г.

Автор выражает благодарность компании – российскому производителю пищевых красителей АО «ЭКО РЕСУРС» (*eco-resource.ru*) за многолетнюю всестороннюю помощь в проведении исследований.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0003, «Генетические ресурсы овощных и бахчевых культур мировой коллекции ВИР: эффективные пути расширения разнообразия, раскрытия закономерностей наследственной изменчивости, использования адаптивного потенциала». Номер государственной регистрации АААА-А19-119013090157-1.

References/Литература

- Azeredo H.M.C. Betalains: properties, sources, applications, and stability – a review. *Intern. J. Food Sci. Technol.* 2009;44(12):2365-2376. DOI: 10.1111/j.1365-2621.2007.01668.x
- Burenin V.I. Methodological guidelines for the study and maintenance of the world collection of root crops (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i podderzhaniyu mirovoy kollektsii korneplodov). Leningrad; 1989. [in Russian] (Буренин В.И. Методические указания по изучению и поддержанию мировой коллекции корнеплодов. Ленинград; 1989).
- Burenin V.I., Ludilov V.A., Sokolova D.V. Integrated research of red beet gene pool. *Potato and Vegetables*. 2016;(2):39-40. [in Russian] (Буренин В.И., Лудилов В.А., Соколова Д.В. Комплексное исследование генофонда столовой свеклы. Картофель и овощи. 2016;(2):39-40).
- Esunina A.I., Lucovnicova G.A., Burenin V.I. Biochemical characteristics of collection samples of beets. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1979;65(1):34-41. [in Russian] (Есюнина А.И., Луковникова Г.А., Буренин В.И. Биохимическая характеристика коллекционных образцов свеклы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1979;65(1):34-41).
- Gins M.S., Platonova E.K., Platonova S.Y. Perspective sources of natural dyes from vegetative raw material. *RUDN Journal*

- of Agronomy and Animal Industries*. 2016;(1):34-42. [in Russian] [Гинс М.С., Платонова Е.К., Платонова С.Ю. Перспективные источники получения натуральных пищевых красителей из растительного сырья. *Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Агрономия и животноводство*. 2016;(1):34-42).
- Goldman I.L., Eagen K.A., Breitbach D.N., Gabelman W.H. Simultaneous selection is effective in increasing betalain pigment concentrations but not total dissolved solids red beet. *J. Amer. Soc. Hortic. Sci.* 1996;121(1):23-26. DOI: 10.21273/JASHS.121.1.23
- Kajanus B. Über die Farbenvariation der Beta-Rüben. *Z. für Pflanzenzüchtung*. 1917;5(4):357-372. [in German]
- Keller W. Inheritance of some major color types in beet. *Journal of Agricultural Research*. 1936;52(1):27-38.
- Mabry T.J., Dreiding A.S. The betalains. In: Mabry T.J., Alston R.E., Runechles V.C. (eds). *Recent advances in phytochemistry. Vol. 1*. New York: Appleton-Century-Crofts; 1968. p.145-160.
- Mabry T.J., Wyler H., Sassu G., Mercier M., Parikh J., Dreiding A.S. Die Struktur des Neobetanidins: Über die Konstitution des Randenfarbstoffes Betanin. *Helv. Chim. Acta*. 1962;45:640-647. [in German]
- Mglinets A.V., Osipova Z.A. Formation of root color and its genetic control in fodder beet. *Informatsionnyi vestnik VOGiS = Information Bulletin of the All-Russian Society of Genetics and Breeding*. 2010;14(4):720-728. [in Russian] [Мглинец А.В., Осипова З.А. Генетический контроль формирования окраски корнеплода у кормовой свеклы. *Вестник ВОГиС*. 2010;14(4):720-728).
- Piattellii M., Minale L. Pigments of Centrospermae-II. Distribution of betacyanins. *Phytochemistry*. 1964;(3):547-557.
- Shachek T.M., Plitko T.Y., Sevostyanov S.M. Development of a way of receiving a natural dyestuff from beet. *Scientific Aspirations*. 2017;(21):35-39. [in Russian] [Шачек Т.М., Плитко Т.Ю., Севостьянов С.М. Разработка способа получения натурального красителя из свеклы. Научные стремления. 2017;(21):35-39).
- Sleptsov I.V., Voronov I.V., Zhuravskaya A.N., Poskachina E.R. Isolation and identification betacyanins pigments from *Beta vulgaris* and *Amaranthus retroflexus*. *Chemistry of Plant Raw Materials*. 2015;(3):111-115. [in Russian] [Слепцов И.В., Воронов И.В., Журавская А.Н., Поскачина Е.П. Выделение и идентификация бетацаниновых пигментов из *Beta vulgaris* и *Amaranthus retroflexus*. *Химия растительного сырья*. 2015;(3):111-115]. DOI: 10.14258/jcprm.201503757
- Sokolova D.V., Solovieva A.E. Promising starting material for selection of beet varieties with a high content of betanin. *Agrarnaya Rossiya = Agrarian Russia*. 2019;(8):26-32. [in Russian] [Соколова Д.В., Соловьева А.Е. Перспективный исходный материал для селекции сортов свеклы с высоким содержанием бетанина. *Аграрная Россия*. 2019;(8):26-32]. DOI: 10.30906/1999-5636-2019-8-26-32
- Vulić J.J., Čebović T.N., Čanadanović V.M., Četković G.S., Djilas S.M., Čanadanović-Brunet J M., Velićanski A.S., Cvetković D.D., Tumbas V.T. Antiradical, antimicrobial and cytotoxic activities of commercial beetroot pomace. *Food Funct.* 2013.4(5):713-721. DOI: 10.1039/c3fo30315b
- Willstatter R. Untersuchungen der Anthocyane. *Naturwissenschaften*. 1932;20(33):612-618. [in German]

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Соколова Д.В. Эколого-географическое изучение накопления бетанина у перспективных образцов столовой свеклы коллекции ВИР. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):66-74. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-66-74

Sokolova D.V. Environmental and geographic study of betanin accumulation in promising red beet accessions from the VIR collection. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):66-74. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-66-74

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-66-74>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись/Author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ОСОБЕННОСТИ ИЗУЧЕНИЯ И ПОДДЕРЖАНИЯ КОЛЛЕКЦИИ КАРТОФЕЛЯ НА ФОНЕ ВИРУСНЫХ И ВИРУСОПОДОБНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-75-80

УДК 632.3: 632.9

Поступление/Received: 22.04.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Э. В. ТРУСКИНОВ*¹, М. Н. СИТНИКОВ

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
* ✉ truskinov@yandex.ru

SPECIFIC FEATURES OF THE STUDY
AND MAINTENANCE OF A POTATO COLLECTION
THREATENED BY VIRUSES AND VIRUS-LIKE DISEASES

E. V. TRUSKINOV*, M. N. SITNIKOV

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
* ✉ truskinov@yandex.ru

Актуальность. Мировая коллекция картофеля ВИР – исходный материал для селекции картофеля, на основе которого создано много ценных отечественных сортов. Одним из важнейших направлений при их выведении является оценка на устойчивость к вирусным болезням, которая во многом зависит от условий распространения вирусов и качества их проявления. Наряду с изучением, необходимо постоянно поддерживать и сохранять коллекцию в здоровом состоянии. В данной статье исследуются проблемы, связанные с задачами изучения и поддержания коллекции картофеля на фоне сильного вирусного заражения, что постоянно оказывает негативное влияние на ее использование и сохранение. **Материал и методика.** Материалом исследований служила мировая коллекция селекционных сортов *Solanum tuberosum* L. и культурного вида картофеля *S. andigenum* Juz. et Buk., сохраняемая во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР). Приводятся данные мониторинга, проводимого в течение 8 лет на зараженность вирусными болезнями более 1000 образцов в условиях Пушкинских лабораторий ВИР [научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» ред.] и Полярной опытной станции ВИР. Визуальный контроль за симптомами поражения сочетался с иммуноферментным анализом (ИФА) на мозаичные вирусы ХВК, СВК, МВК и УВК. **Результаты и выводы.** Мировая коллекция картофеля ВИР на протяжении многих лет изучается и поддерживается на фоне сильного вирусного заражения. Из вирусов, имеющих наибольшее распространение и наносящих существенный урон картофелю, в Пушкине выделяются МВК и УВК, а в Хибинах – ХВК. Среди зараженного вирусами материала постоянно отмечаются образцы со скрытой вирусной инфекцией, которые обладают толерантным типом устойчивости. Оценка полевой вирусостойчивости селекционных сортов и гибридов в баллах нуждается в существенном пересмотре. Предлагается иной подход ее определения, учитывающий клоновый тип воспроизведения оцениваемых образцов.

Ключевые слова: коллекция картофеля, вирусные болезни картофеля, устойчивость к вирусам.

Background. The article deals with the problems faced while studying and maintaining a collection of plant genetic resources against a strong virus infection background. **Materials and methods.** The data obtained during 8 years of monitoring over 1000 potato accessions for the incidence of virus diseases are presented. The work was carried out at Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR and at the Polar Experiment Station of VIR (Khibiny, Arctic Circle). Visual control of the symptoms of the infection was combined with an enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) for potato mosaic viruses X, S, M and Y. **Results and conclusions.** For many years, the global collection of VIR has been studied and maintained under a threat of strong virus infections. Among the viruses that have the widest distribution and cause significant damage to potato, there are viruses M and Y in Pushkin, and X in Khibiny. Among the infected plant material, accessions with a latent virus infection, manifesting tolerance to the pathogens, have constantly been observed. The conventional point-based principle of scoring field resistance of potato cultivars and hybrids to viruses requires a significant revision. A new alternative approach is proposed for virus resistance assessment, when the clonal reproduction type of the tested accessions is taken into account.

Key words: potato collection, virus diseases of potato, resistance to viruses.

¹ Статья напечатана в авторской редакции.

Введение

Мировая коллекция картофеля ВИР – исходный материал для селекции картофеля, на основе которого создано много ценных отечественных сортов. Одним из важнейших направлений при их выведении является оценка на устойчивость к вирусным болезням, которая во многом зависит от условий их распространения и качества проявления. Наряду с изучением, необходимо постоянно поддерживать и сохранять коллекцию в здоровом состоянии. Среди многих болезней картофеля так называемые болезни вырождения, вызываемые вирусами, фитоплазмами и вириодом веретеновидности клубней картофеля (ВВКК), постоянно присутствуют в посадках этой культуры, в отличие от других заболеваний, носящих сезонный или случайный характер (Loebenstein et al., 2005; Vlasov et al., 2016). Так, фитотороз проявляется обычно на поздней стадии вегетации растений, и его развитие определяется в основном погодными условиями. При засушливом лете он может не проявиться. Вирусы, однажды заразившие картофель, как правило, не исчезают, а размножаются и усиливают патогенез из поколения в поколение. Это связано, прежде всего, с вегетативным, клубневым способом размножения культурного картофеля, селекционных сортов и гибридов. Большинство вирусов при генеративном способе размножения (семенами) обычно не передаются.

Наряду с явной вредоносностью вирусов, особенно при смешанной инфекции, определенная опасность их состоит в том, что вирусная инфекция не всегда проявляется, может быть латентной и представлять угрозу для более уязвимых сортов при их размножении в семеноводстве, тогда как бессимптомные носители вирусов проявляют толерантность к ним и могут представлять интерес для селекции. При работе с коллекцией следует разграничивать цели исследования. Изучение на устойчивость к вирусам в полевых условиях требует испытания коллекционных образцов на хорошо выраженном инфекционном фоне. Совершенно другая цель стоит при поддержании большой сортовой коллекции, выращиваемой много лет. Для сохранения ее в здоровом состоянии требуется целая система мер, включая методы изоляции, борьбы с переносчиками инфекции, оздоровления пораженных образцов и их консервации. К сожалению, состояние этой обширной части коллекции не отвечает данным требованиям. Несколько лучше обстоит дело с видовой коллекцией, которую хранят в виде семян и периодически пересевают. Но и она быстро перезаражается на естественном и очень сильном вирусном инфекционном фоне.

Материал и методы

Исследование вирусной пораженности мировой коллекции картофеля ВИР, включавшей отечественные и зарубежные сорта, культурные, примитивные и дикие виды, проводилось на территориях Пушкинских лабораторий ВИР, Павловской и Полярной опытных станций ВИР [научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР и Полярной опытной станции ВИР – филиала ВИР» ред.] в течение многих лет (Truskinov, Frolova, 2002; Truskinov et al. 2011). Материал, изученный на протяжении последних 10 лет, включал в основном селекционные сорта и образцы культурного вида *Solanum andigenum* Juz. et Buk.

Первоначально проводилась визуальная оценка внешнего состояния растений, отмечались симптомы поражения. Для определения вида вирусной инфекции использовали методы иммунодиагностики (серологический анализ, позже ИФА – иммуноферментный анализ). В основном использовалась отечественная тест-система «сэндвич-варианта» ИФА (ELISA), разработанная на основе совместной работы Биофака МГУ, Института биорганической химии РАН и НИИ картофельного хозяйства (НИИКХ). В работе применялись диагностические наборы к вирусам ХВК, СВК, МВК и УВК, производимые в Биотехцентре НИИКХ (Trofimets et al., 1985).

С 1972 года в институте впервые осваивали метод культуры меристемной ткани и проводилось оздоровление коллекционных образцов картофеля от вирусных болезней (Truskinov, 1978). В те же годы был разработан метод поддержания и хранения оздоровленной коллекции картофеля в культуре *in vitro* (Truskinov, 1987; Truskinov, Frolova, 2000). В последние годы в Пушкине проводился регулярный мониторинг коллекции картофеля на вирусные болезни методами визуального контроля и иммунодиагностики (ИФА).

Результаты

Основное многообразие коллекции картофеля ВИР поддерживается в полевых условиях на территории Пушкинского филиала ВИР [научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» ред.], а также на Полярной опытной станции (Хибины). Результаты многолетних исследований свидетельствуют о сильной зараженности сортовой коллекции вирусами как в Пушкине, так и в Хибинах. При этом на Полярной опытной станции (ПОС ВИР) имеет большее распространение контактный X-вирус картофеля (ХВК) – до 60% и более, по сравнению с Пушкинским филиалом ВИР [научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» ред.] (не более 20% образцов). Объясняется это относительно меньшей векторной передачей вирусов в Заполярье. Следует отметить, что внешне многие сорта и виды картофеля на Полярной станции выглядят лучше, даже при наличии вирусов. Такое их состояние, создавая видимость оздоровления, на самом деле таковым не является. ПОС ВИР изначально мыслилась не только как место для дублетной коллекции картофеля, но и как благоприятная фитосанитарная зона для ее поддержания и сохранения. Однако вирусные образцы картофеля от вирусов здесь не избавлялись, хотя визуально могли выглядеть вполне здоровыми. Недолго оставались здесь безвирусными также здоровые, в том числе оздоровленные методом культуры ткани меристемные образцы, выращиваемые по соседству с инфицированным материалом. Заражение происходило в основном путем механической передачи вирусов, что подтверждается значительным распространением здесь контактного вируса ХВК. Если и происходит какое-то экологическое оздоровление, то оно лишь временное и приуроченное к данному месту. При возвращении полярных образцов в Пушкин вирусная инфекция проявляется в полной мере.

Из других наиболее распространенных вирусов на сортовой коллекции в Пушкине надо отметить в первую очередь М-вирус картофеля (МВК) и S-вирус картофеля (СВК) – до 80% образцов показывают наличие вируса, и в меньшей степени Y-вирус картофеля (УВК) – до 50% образцов. На ПОС ВИР энтомофильные вирусы МВК

и YBK распространены не так сильно – 31% и 24%. Виды тли там имеются, но меньшей численности, также и их видовой состав, видимо, менее подходит для картофеля. Например, контактный ХБК заражал более 60% образцов, а не столь хорошо передающийся тлей SBK отмечен только у 36–45% образцов (табл. 1).

Изучение фитосанитарного состояния видовой коллекции показало, что степень поражения ее вирусами не менее сильная. Полностью заражена и сильно вырождена стародавняя коллекция чилийского *S. tuberosum*, репродуцируемая на полях Пушкинского филиала ВИР [научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» ред.]. Значительно лучше она выглядит на Полярной станции ВИР, хотя иммунофер-

ментный анализ показывает высокую степень зараженности вирусами. На 100% инфицирована в поле коллекция *S. andigenum*. При этом зараженность пересейанных образцов в оранжерее была невысокой, в частности YBK – всего 6% (в поле до 90%), что определенно связано с относительной изоляцией от источников и переносчиков инфекции в условиях закрытого грунта (табл. 2).

В 2018 году исследовались на наличие вирусов образцы с ПОС ВИР и образцы многолетней репродукции в Пушкине. Если MBK и YBK заражали анализируемый материал примерно в равной степени, то ХБК и SBK преобладали в части коллекции, присланной из Заполярья. Это только подтверждает большую распространенность там контактных вирусов.

Таблица 1. Зараженность сортовой коллекции картофеля вирусами

Table 1. Virus incidence in the potato cultivar collection

Годы	Число сортов	Число сортов с вирусами по данным ИФА (%)			
		ХБК	SBK	MBK	YBK
2008	70	13	60	64	33
2009	257	20	80	83	50
2010	270	13	34	45	28
2011	140	18	39	76	42
2012	50*	2	10	18	18
	30	3	23	63	50
2015	94**	63	45	31	24
2017	57***	9	17	29	23
2018	57***	14	14	33	24
	41**	27	36	31	24
	42	7	40	64	24

* Сорта, оздоровленные методом культуры апикальных меристем

** Сорта с Полярной опытной станции ВИР (ПОС ВИР)

*** Сорта на эколого-географическом испытании (ЭГИ) в Пушкине

Без звездочек – сорта из коллекции Пушкинской репродукции

* Cultivars devirused with apical meristem culture

** Cultivars from the Polar Experiment Station of VIR

*** Cultivars undergoing ecogeographic trials at Pushkin

Without asterisks are cultivars from the collection of Pushkin reproductions

Таблица 2. Зараженность коллекции образцов *Solanum andigenum* Juz. et Buk. вирусами

Table 2. Virus incidence among the accessions of *Solanum andigenum* Juz. et Buk.

Годы	Число образцов	Число образцов с вирусами по данным ИФА (%)			
		ХБК	SBK	MBK	YBK
2013	94	26	42	51	88
2014	60	12	12	73	90
	70*	7	21	11	6
2018	50	12	36	72	70
	50**	30	70	64	68

* Образцы, репродуцированные в оранжерее

** Образцы с Полярной опытной станции ВИР (ПОС ВИР).

Без звездочек – образцы Пушкинской репродукции в поле

* Accessions reproduced in a glasshouse

** Accessions from the Polar Experiment Station of VIR

Without asterisks are accessions of the Pushkin reproductions in the field

Обсуждение

При вирусологическом мониторинге коллекций картофеля следует учитывать, что вирусов, поражающих эту культуру, насчитывается теперь уже более 30 (Loebenstein et al., 2005). В нашем исследовании диагностировались методом ИФА вирусы, которые являются наиболее распространенными и изученными по своей биологии и симптоматике. Однако есть и другие, имеющие также важное экономическое значение для этой культуры. Среди них вирус скручивания листьев картофеля (ВСЛК), почвенные вирусы погремковости табака (ВПТ или rattle вирус) и метельчатости верхушки картофеля (ВМК, тор-тор вирус) и др. Определить их можно как визуально по характерным симптомам, например, ВСЛК, так и путем лабораторных тестов (ИФА, ПЦР и др.).

К вирусоподобным агентам относится вириод веретеновидности клубней картофеля (ВВКК), долгое время принимавшийся за вирус и вызывавший в южных регионах болезнь, называемую готикой. Весьма похожи на признаки вирусных желтух симптомы, вызываемые фитоплазмами, патогенами микоплазменного происхождения (Vlasov et al., 2016). Отличить их можно лишь путем специальных тестов. Некоторые симптомы, подобные вирусным болезням, могут быть функционального, эколого-физиологического происхождения и вызваны разными причинами погодного характера, действия химических обработок, дефицита или избытка некоторых элементов питания растений.

Немаловажную роль в той или иной картине поражения могут играть штаммовые различия вирусов. Так, широко распространенный и выходящий теперь на первое место в вирусном патогенезе картофеля УВК особенно отличается этим. При этом старые штаммы заменяются новыми, более патогенными. Так, в последние годы почти не заметны симптомы так называемой полосчатой, некрозной мозаики (streak), вызываемой штаммом У^СВК, зато появился штамм У^{NTN}ВК, поражающий некрозами уже не ботву, а клубни.

При изучении коллекции картофеля оценка коллекционных образцов на устойчивость к различным патогенам является одной из первостепенных задач. Понятие устойчивости, применительно к вирусным болезням картофеля, многозначно и зависит как от качественной, так и количественной стороны ее оценки. В отечественной научной литературе она соответствует международному термину «резистентность» (resistance). Самую высокую степень резистентности, крайнюю устойчивость (ER – extreme resistance) привыкли обычно связывать с иммунитетом (immunity), хотя подлинный иммунитет – это скорее то, что принято считать «non-host resistance», то есть когда культура не является хозяином того или иного патогена. Например, зерновые культуры иммунны ко многим болезням и вредителям пасленовых, и наоборот. Существует по крайней мере семь типов устойчивости картофеля к вирусным болезням, которые следует выделять и определять (Gavrilenko et al., 2005; Makarova et al., 2017). Традиционно основным путем селекции на устойчивость была и остается селекция на ER, обусловленная доминантными R-генами устойчивости к отдельным вирусам, а иногда на сверхчувствительность (HR – hypersensitive resistance), также олигогенного типа. Выявлять их можно лишь путем искусственного заражения или ДНК-маркеров. Однако конечным кри-

терием любой устойчивости, ее оценки, безусловно, служат полевые испытания. Под полевой устойчивостью к вирусам обычно понимают устойчивость к естественному заражению и связывают с полигенной ее природой. Однако на самом деле она может быть обусловлена и олигогенами в случае ER и HR, также влияющими на полевую иммунитет (field immunity). При визуальном вирусологическом контроле обычно всегда выделяется группа сортов со скрытой вирусной инфекцией, выявляемой ИФА-диагностикой. Так, по данным 2010 г., из 270 обследованных сортов в эту группу входило 44 сорта (16%). Часть из них отнесены к сортам толерантным типом устойчивости (Truskinov et al., 2011).

При наличии подходящего инфекционного фона и необходимого времени изучения (по методике – три года), полевая устойчивость сорта к вирусной инфекции как таковая остается определяющим и конечным критерием оценки сорта, независимо от генетической ее обусловленности. Обычно оценка полевой устойчивости селекционных сортов и гибридов картофеля к вирусам сводится не просто к визуальному контролю, констатации наличия или отсутствия симптомов вирусных болезней на обследуемом материале, но также к количественному определению числа пораженных растений, выраженному в процентах поражения и цифровых баллах, им соответствующих (Budín et al., 1986; Kiru et al., 2010). И тут возникают определенные несоответствия между принятой методикой определения балльной оценки и клоновой природой оцениваемого материала. Предпринята попытка преодолеть их, разработав иную, модифицированную методику оценки, учитывающую прежде всего вредоносный качественный, а не количественный характер поражения, не имеющий существенного значения при клоновом характере воспроизведения (Truskinov, 2017).

В 1970–1980-е гг. предпринимались определенные попытки выработать систему оздоровления коллекции картофеля, начиная с интродукционно-карантинного питомника Павловской опытной станции ВИР [научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» ред.]. Тогда были наиболее массовые экспедиционные поступления из-за рубежа, в том числе с родины картофеля – Южной Америки. Именно там и тогда было начато оздоровление интродуцированного материала методом культуры меристемной ткани, проводилось испытание на вирусы всего материала в карантинной оранжерее (серодиагностика), а также разграничение вирусных и свободных от вирусов образцов при полевом их выращивании. Работа по оздоровлению была продолжена в Пушкине: там впервые была создана дублетная коллекция картофеля *in vitro* (Truskinov, 1978, 1987; Truskinov, Frolova, 2000). Перевести всю клоновую коллекцию поддержания в пробирки в принципе можно, но возникают проблемы, связанные с большой трудоемкостью и высокой затратностью метода, особенно при значительном ее объеме (порядка 2000 образцов). Поддержание и хранение коллекции картофеля в культуре *in vitro* – важный страхующий прием сохранения наиболее ценных образцов, воспроизводимых клоновым путем.

Продолжением этой работы в ВИР стали опыты по криоконсервации и криотерапии, закладка образцов на хранение в жидком азоте (Dunaeva et al., 2017). В последние годы внешний карантин допускает материал в страну лишь в виде семян, пыльцы и культуры *in vitro*

с сертификатом, удостоверяющим отсутствие в нем вирусов и вириода (Jeffries, 1998). Это совпало с резким сокращением экспедиций за границу и интродукции оттуда клубневого материала. Данное правило не соблюдается при ввозе его из некоторых стран ближнего зарубежья (СНГ), что противоречит карантинному допуску и открывает ворота для разных опасных, в том числе вирусных инфекций и вириода. Приведение работы с коллекцией картофеля, приемов изучения и способов поддержания в соответствие с общепринятой международной практикой фитосанитарного контроля является первой необходимостью.

Выводы

1. Мировая коллекция картофеля ВИР на протяжении многих лет изучается и поддерживается на фоне сильного вирусного заражения. Из вирусов, имеющих наибольшее распространение и наносящих существенный урон картофелю, в Пушкине выделяются МВК и УВК, а в Хибинах – ХВК.

2. Дублетная коллекция картофеля на Полярной опытной станции ВИР не является гарантией оздоровления ее от вирусов. Вирусная инфекция распространяется здесь в основном контактным путем.

3. Среди зараженного вирусами материала постоянно отмечаются образцы со скрытой вирусной инфекцией, которые обладают толерантным типом устойчивости.

4. Оценка полевой вирусостойчивости селекционных сортов и гибридов в баллах нуждается в существенном пересмотре с учетом клонового типа их воспроизведения.

5. Сохраняемая много лет коллекция поддержания, наиболее пораженная вирусами, требует серьезных защитных и оздоровительных мер сохранения. Оздоровленная коллекция *in vitro* и криоколлекция важны как дублетный страховой генофонд наиболее ценного клонового материала.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0004 «Коллекции вегетативно размножаемых культур (картофель, плодовые, ягодные, декоративные, виноград) и их диких родичей ВИР – изучение и рациональное использование».

References/Литература

- Budin K.Z., Kameraz A.Ya., Vavyko N.F., Kostina L.I., Morozova E.V., Turuleva L.M. Methodological guidance directory for studying and maintaining VIR's collection of potato (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i podderzhaniyu obraztsov mirovoy kollektzii kartofelya). Leningrad: VIR; 1986. [in Russian] (Будин К.З., Камераз А.Я., Бавыко Н.Ф., Костина Л.И., Морозова Е.В., Турулева Л.М. Методические указания по изучению и поддержанию образцов мировой коллекции картофеля. Ленинград: ВИР; 1986).
- 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 the *in vitro* and cryogenic collections. Guidelines (Sokhraneniye vegetativno razmnzhayemykh kultur v *in vitro* i kriokollektsiyakh. Metodicheskiye ukazaniya). 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 криоколлекциях. Методические указания. Санкт-Петербург: ВИР; 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 криоколлекциях. Методические указания. Санкт-Петербург: ВИР; 2017).
- Gavrilenko T.A., Antonova O.Yu., Rogozina E.V. Breeding virus resistant potato cultivars: traditional and biotechnological approaches. In: B.V. Rigin, E.I. Gaevskaya (eds). *Identified plant genepool and breeding*. St. Petersburg: VIR; 2005. p.644-662. [in Russian] (Гавриленко Т.А., Рогозина Е.В., Антонова О.Ю. Создание устойчивых к вирусам растений картофеля на основе традиционных подходов и методов биотехнологии. В кн.: *Идентифицированный генофонд растений и селекция* / под ред. Б.В. Ригина, Е.И. Гаевской. Санкт-Петербург: ВИР; 2005. С.644-662).
- Jeffries C.J. FAO/IPGRI Technical guidelines for safe movement of germplasm. Vol. 19. Potato. Rome: FAO/IPGRI; 1998.
- Kiru S.D., Kostina L.I., Truskinov E.V., Zoteyeva N.M., Rogosina E.V., Koroleva L.V., Fomina V.E., Palekha S.V., Kosareva O.S., Kirilov D.A. Methodological guidance directory for studying and maintaining VIR's collection of potato (Metodicheskiye ukazaniya po podderzhaniyu i izucheniyu mirovoy kollektzii kartofelya). St. Petersburg: VIR; 2010. [in Russian] (Киру С.Д., Костина Л.И., Трускинов Э.В., Зотеева Н.М., Рогозина Е.В., Королева Л.В., Фомина В.Е., Палеха С.В., Косарева О.С., Кирилов Д.А. Методические указания по поддержанию и изучению мировой коллекции картофеля. Санкт-Петербург: ВИР; 2010).
- Loebenstein G., Berger P.H., Brunt A.A., Lawson R.H. (eds). *Virus and virus-like diseases of potatoes and production of seed-potatoes*. Dordrecht: Springer; 2001. DOI: 10.1007/978-94-007-0842-6
- Makarova S.S., Makarov V.V., Taliansky M.S., Kalinina N.O. Resistance to viruses of potato: current status and prospects. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2017;21(1):62-73. [in Russian] (Макарова С.С., Макаров В.В., Тальянский М.Э., Калинина Н.О. Устойчивость картофеля к вирусам: современное состояние и перспективы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2017;21(1):62-73). DOI: 10.18699/VJ17.224
- Trofimets L.N., Zamotaev A.I., Varitsev Y.A., Knyazeva V.P., Gerasimova K.F., Uskov A.I., Babosha A.V., Egorova L.I., Rusinova E.Y. ELISA method of diagnostics (Immunofерментnyi metod diagnostiki). *Zashchita rasteniy = Plant Protection*. 1985;(11):8-10. [in Russian] (Трофимец Л.Н., Замотаев А.И., Варицев Ю.А., Князева В.П., Герасимова К.Ф., Усков А.И., Бабоша А.В., Егорова Л.И., Русинова Е.Я. Иммуноферментный метод диагностики. *Защита растений*. 1985;(11):8-10).
- Truskinov E.V. Concerning the method of field assessment of potato varieties for resistance to viruses (K metodike polevoy otsenki sortov kartofelya na virusoustoychivost). In: S.V. Zhevora (ed.). *Potato farming. Proceedings of the International Scientific and Practical conference 'Innovative Technologies of Potato Breeding and Seed Production' (Kartofelevodstvo. Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii 'Innovatsionnyye tekhnologii selektsii i semenovodstva kartofelya)*. Moscow; 2017. p.80-87. [in Russian] (Трускинов Э.В. К методике полевой оценки сортов картофеля на вирусостойчивость. В кн.: *Картофелеводство. Материалы международной научно-практической конференции «Инновационные технологии селекции и семеноводства картофеля»* / под ред.: С.В. Жеворы. Москва; 2017. С.80-87).

- Truskinov E.V. Maintenance and storage of potato collection accessions *in vitro*. Methodological guidelines. (Podderzhaniye i khraneniye kolleksiionnykh obraztsov kartofelya v usloviyakh *in vitro*. Metodicheskiye ukazaniya). Leningrad; 1987. [in Russian] (Трускинов Э.В. Поддержание и хранение коллекционных образцов картофеля в условиях *in vitro*. Методические указания. Ленинград; 1987).
- Truskinov E.V. Some results of virus diseases elimination from accessions of the potato collection by the meristem tissue culture method (Nekotoryye itogi ozdorovleniya kolleksiionnykh obraztsov kartofelya ot virusnykh bolezney metodom kultury meristemnoy tkani). *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1978;62(1):144-51. [in Russian] (Трускинов Э.В. Некоторые итоги оздоровления коллекционных образцов картофеля от вирусных болезней методом культуры меристемной ткани. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1978;62(1):144-151).
- Truskinov E.V., Frolova D.V. Catalogue of the VIR global collection of VIR. Issue 705. Potato accessions *in vitro* (Katalog mirovoy kolleksii VIR. Vypusk 705. Obraztsy kartofelya *in vitro*). St. Petersburg: VIR; 2000. [in Russian] (Трускинов Э.В., Фролова Д.В. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 705. Образцы картофеля *in vitro*. Санкт-Петербург: ВИР; 2000).
- Truskinov E.V., Frolova D.V. Virus estimation of the world potato collection. *Plant Protection News*. 2002;(1):22-26. [in Russian] (Трускинов Э.В., Фролова Д.В. Вирусологическая оценка мировой коллекции картофеля. *Вестник защиты растений*. 2002;(1):22-26).
- Truskinov E.V., Khrustaleva Ya.B., Koroleva L.V., Kosareva O.S. Investigation of the potato collection of the All-Russian Institute of Plant Industry for the purpose of revealing grades with field resistance virus diseases. *Plant Protection News*. 2011;(3):41-44. [in Russian] (Трускинов Э.В., Хрусталева Я.Б., Королева Л.В., Косарева О.С. Обследование коллекции картофеля ВИР с целью выявления сортов с полевой устойчивостью к вирусным болезням. *Вестник защиты растений*. 2011;(3):41-44).
- Vlasov Yu.I., Larina E.I., Truskinov E.V. Agricultural phytovirology. St. Petersburg – Pushkin: VIZR; 2016. [in Russian] (Власов Ю.И., Ларина Э.И., Трускинов Э.В. Сельскохозяйственная фитовирусология. Санкт-Петербург – Пушкин: ФБГНУ ВИЗР; 2016).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Трускинов Э.В., Ситников М.Н. Особенности изучения и поддержания коллекции картофеля на фоне вирусных и вирусоподобных заболеваний. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):75-80. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-75-80

Truskinov E.V., Sitnikov M.N. Specific features of the study and maintenance of a potato collection threatened by viruses and virus-like diseases. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):75-80. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-75-80

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-75-80>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОЛИМОРФИЗМ СОВРЕМЕННЫХ СОРТОВ ЛЬНА-ДОЛГУНЦА (*LINUM USITATISSIMUM* L.) РОССИЙСКОЙ СЕЛЕКЦИИ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ SSR-МАРКЕРОВ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-81-87

УДК 633.521:631.527

Поступление/Received: 22.04.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Т. А. БАЗАНОВ^{1*}, И. В. УЩАПОВСКИЙ¹, В. А. ЛЕМЕШ²,
М. В. БОГДАНОВА², Е. В. ЛАГУНОВСКАЯ²¹ Федеральный научный центр лубяных культур,
170041 Россия, г. Тверь, Комсомольский пр., 17/56;

* ✉ t.bazanov@fncl.ru

² Институт генетики и цитологии
НАН Беларуси,

220072 Беларусь, г. Минск, ул. Академическая, 27;

✉ V.Lemesh@igc.by

GENETIC POLYMORPHISM OF MODERN COMMON FLAX
(*LINUM USITATISSIMUM* L.) CULTIVARS DEVELOPED AT
RUSSIAN BREEDING CENTERS USING SSR MARKERST. A. BAZANOV^{1*}, I. V. USHCHAPOVSKIY¹, V. A. LEMESH²,
M. V. BAHDNAVA², A. V. LAHUNOVSKAYA²¹ Federal Research Center of Bast Crops,
17/56 Komsomolsky Ave., Tver 170041, Russia;

* ✉ t.bazanov@fncl.ru

² Institute of Genetics and Cytology
of the National Academy of Sciences of Belarus,
27 Akademicheskaya St., Minsk 220072, Belarus;

✉ V.Lemesh@igc.by

Актуальность. Молекулярное маркирование геномов растений, основанное на использовании ДНК-маркеров, становится надежным инструментом в вопросах сортовой идентификации и может обеспечить защиту авторских прав селекционных учреждений, чистоту процессов семеноводства и прозрачность отечественного рынка семян. Для решения задач по идентификации и паспортизации сельскохозяйственных культур большое значение имеет система SSR-маркеров, которая может успешно применяться и на льне-долгунце, и на льне масличном. Целью данного исследования стало изучение полиморфизма ряда современных российских сортов льна-долгунца и разработка их генетического паспорта. **Материалы и методы.** Из значительного многообразия SSR-маркеров (более 1300), используемых в работах с культурой льна (*Linum usitatissimum* L.), наиболее информативными для задач паспортизации представляется набор из 11 SSR-праймеров, который характеризуется наиболее точным генотипированием образцов. С использованием предложенного набора маркеров было проведено изучение полиморфизма одиннадцати сортов льна-долгунца селекции трех географически отдаленных оригинаторов – тверской, псковской и томской селекции. **Результаты и обсуждение.** В изучаемой выборке было определено 53 аллеля, из которых 15 оказались редкими, в том числе 11 – уникальных. Каждый образец льна содержал свойственный только ему набор аллелей. Использование буквенного кода для SSR-маркеров позволило разработать генетические паспорта, позволяющие проводить точное генотипирование морфологически сложно различимых образцов, что показывает возможность проведения паспортизации всех сортов льна, включенных в Государственный реестр селекционных достижений РФ. Кластерный анализ с построением дендрограммы генетического подобия выявил различия изученных образцов в распределении по месту селекции и продолжительности вегетационного периода.

Ключевые слова: лен, молекулярные маркеры, ПЦР, генетическая паспортизация, селекция.

Background. Molecular identification of plant genomes, based on the use of DNA markers, is becoming a reliable tool for cultivar identification. Widespread application of DNA markers will ensure protection of breeders' rights for plant breeding centers, purity of seed production processes, and transparency of the domestic crop seed market. The system of SSR markers is suitable to solve the problems of identification and genetic profiling of many crops; it could be successfully used on flax and linseed. The aim of this work was to study the polymorphism of a number of modern Russian common flax cultivars and develop their genetic profiles. **Materials and methods.** Among the large number of SSR markers (over 1300) used for common flax (*Linum usitatissimum* L.), the most informative for genotype identification is, in our opinion, the set of 11 SSR primers, characterized by their highest precision. This set of markers was used to study the polymorphism of eleven flax cultivars developed in three geographically diverse locations – Tver, Pskov and Tomsk. **Results and discussion.** In the studied group of cultivars 53 alleles were identified: 15 of these appeared to be rare, including 11 unique ones. Each flax sample contained its specific set of alleles. Using the alphabetic code for SSR markers made it possible to develop genetic profiles for more precise genotyping of flax samples hardly distinguishable morphologically, thus providing an opportunity to effectuate genetic profiling for all flax cultivars listed in the State Register of Breeding Achievements in Russia. Cluster analysis with a dendrogram showing genetic similarities helped to find differences among the studied flax samples in their distribution according to the place of their origination and the duration of their growing seasons.

Key words: flax, molecular markers, PCR, genetic profiling, plant breeding.

Введение

Повышение эффективности традиционных методов селекции, мобилизация генетического разнообразия сельскохозяйственных культур, соблюдение точности в семеноводстве – актуальные задачи в комплексе мер по развитию адаптивного растениеводства, селекционно-семеноводческой работы и формированию фундаментальных основ генетики сельскохозяйственных культур (Zhuchenko, 2008). Использование молекулярно-генетических методов позволяет изучать причинно-следственные связи при морфогенезе растения и формировании урожая, а также разрабатывать систему генетической идентификации и улучшения культур (Nogué et al., 2016).

Для идентификации и характеристики генотипов растений широко используются морфологические признаки и биохимические методы, например определение полиморфизма белков с помощью электрофоретических методов (Davidchuk et al., 2009). Однако эти подходы обладают серьезными ограничениями, поскольку свое влияние на реализацию признака могут оказывать почвенно-климатические условия, стадия развития и субъективность рассмотрения признака, что снижает точность оценки. Поэтому надежным инструментом в данном вопросе уже стали методы, использующие ДНК-маркирование (Ushchapovskii et al., 2016). При наличии широкого разнообразия маркеров RAPD, AFLP, SSR, SCAR, STS, IRAP, REMAP и др., наиболее распространены в работах с растительными объектами два типа – RAPD и SSR (Gostimsky et al., 2005; Chesnokov, 2005). Для задач идентификации и паспортизации большую значимость имеет система SSR-маркеров, поскольку она стандартизируема и автоматизируема (Malyshev, 2006), ее надежность применения обуславливается уровнем полиморфизма SSR-маркеров. Из микросателлитов, использующихся для SSR-маркирования, в растительном геноме преобладают тринуклеотидные повторы (Dholakia et al., 2001; Thiel et al., 2003; Tian et al., 2004; Gong et al., 2010), однако динуклеотидные более полиморфны, что позволяет повысить точность оценки (Cloutier et al., 2012).

Для культуры льна в настоящее время описано более 1300 SSR-маркеров, что значительно больше, чем для других сельскохозяйственных растений (Varshney et al., 2010). Для точного генотипирования образцов льна, сложно различимых или неотличимых друг от друга при морфологическом анализе, предложен набор из одиннадцати пар SSR-праймеров для микросателлитных локусов, достаточный для их разделения (Lemesh et al., 2012, 2013). Целью данного исследования стало изучение полиморфизма ряда современных российских сортов льна-долгунца с использованием SSR-маркеров и разработка их генетического паспорта.

Материалы и методы исследования

В качестве материала для исследований было отобрано 11 сортов льна-долгунца, включенных в Государственный реестр селекционных достижений Российской Федерации и представляющих группы различного географического происхождения: сорта селекции ФНЦ ЛК: 'Александрит', 'Дипломат', 'Сурский' (оригинатор – Института льна, филиал, г. Торжок, Тверская обл.); 'Восход', 'Добрыня', 'Пересвет' (оригинатор – Псковский ИСХ, филиал, г. Псков) и сорта селекции

СФНЦ РАН: 'Томич', 'Тост 4', 'Тост 5', 'Томский 17', 'Памяти Крепкова' (оригинатор – Сибирский НИИСХИТ, филиал, г. Томск).

ДНК выделяли из листьев двухнедельных растений с использованием СТАВ-метода. Для проведения ПЦР были использованы 11 пар флуоресцентно меченых праймеров, отличающихся наиболее высоким полиморфизмом (Lemesh et al., 2013). Реакционная смесь включала 20 нг исследуемой ДНК, по 0,25 мкМ прямого и обратного праймера, 200 мкМ dNTP, от 1,5 до 2,5 мМ MgCl₂ и 1 единицу Taq-полимеразы. Для проведения ПЦР использовался амплификатор MyCycler™ (Bio-Rad Laboratories, Inc.); реакция проводилась при условиях: 94°C в течение 5 мин, 25 циклов с параметрами: денатурация при температуре 94°C в течение 30 с, отжиг праймеров в течение 45 с (температура отжига подбирается в зависимости от праймера), элонгация при 72°C в течение 40 с. Конечная элонгация при 72°C 5 мин. Продукты амплификации денатурировали формамидом и разделяли методом капиллярного электрофореза на генетическом анализаторе ABI Prism 3500 (Applied Biosystems, США). Определение размеров аллелей осуществляли при помощи программного обеспечения GeneMapper v4.1. (Applied Biosystem, США), используя стандарт GeneScan™ 600 LIZ® (Thermo Fisher Scientific). Для оценки полиморфизма микросателлитных локусов использован индекс PIC (Polymorphic Index Content) (Nei, 1973):

$$PIC = 1 - \sum(P_i^2),$$

где P_i – частота i -аллели, определенной в данном массиве. Для построения дендрограммы генетического подобия использовали программное обеспечение DARwin v. 6 (DARwin software).

Результаты и обсуждение

Полученная SSR-база данных с использованием 11 пар SSR-праймеров позволила провести анализ полиморфизма сортов льна-долгунца. В таблице 1 приведены данные, отражающие количество и размер аллелей с расчетными показателями уровня полиморфизма. В целом у 11 сортов генотипов льна-долгунца было определено 53 аллеля размером от 123 до 379 пн. Число аллелей на локус в изученной выборке сортов варьировало от 2 (локусы *Lu17*, *Lu21*) до 12 (локус *Flu25*), при этом среднее значение составило 4,8.

Использованная система маркеров выявила достаточно высокие показатели информационного содержания. Значения коэффициента полиморфизма (PIC) варьировали от 0,165 (локус *Lu17*) до 0,885 (локус *Flu25*), в среднем 0,542 на локус. Частота встречаемости различных аллелей 11 микросателлитных локусов в изученной выборке варьировала от 4,5 до 90,9%.

Оценивая полиморфизм SSR-локусов у изученных сортов, отдельно учитывали частоту встречаемости уникальных и редких аллелей. Аллели относились к редким, если их встречаемость в исследуемой выборке была не более чем у двух сортов. Уникальными аллелями для данной выборки сортов считались аллели, которые встречались только у одного сорта выборки. В изучаемой выборке сортов льна-долгунца обнаружено 8 сортов с редкими аллелями, каждый из которых имеет, в том числе, от одной до двух уникальных аллелей (табл. 2).

Таблица 1. Характеристика полиморфных SSR-локусов льна-долгунца
Table 1. Characterization of polymorphic SSR loci in common flax

Полиморфные локусы / Polymorphic loci	Аллели / Alleles	Число аллелей / Number of alleles	PIC	Число редких (уникальных) аллелей / Number of rare (unique) alleles
<i>Lu3</i>	156, <i>157</i> , 163, 166	4	0,583	1(0)
<i>Lu8</i>	202, 216, 222	3	0,529	1(1)
<i>Lu13</i>	344 , 346, 373, 377, 378 , 379	6	0,677	3(3)
<i>Lu15</i>	196, 205, 207, 208	4	0,550	0
<i>Lu17</i>	286, 289	2	0,165	0
<i>Lu21</i>	217, 219	2	0,235	0
<i>Lu23</i>	251 , 253, 255, 256, 258	5	0,681	1(1)
<i>Lu28</i>	181, 183, <i>190</i> , 192	4	0,319	1(0)
<i>Flu7</i>	146, 152, 156, <i>157</i>	4	0,545	1(0)
<i>Flu8</i>	164, 170, 174, 198, 201 , 204, 207	7	0,790	1(1)
<i>Flu25</i>	123, 178 , 181, 187 , 188 , <i>190</i> , 212 , 215, 217, 218, 221, 224	12	0,885	6(5)
Среднее на локус / Average value per locus		4,8	0,542	1,36(1)

Примечание: в графе «Аллели» курсивом выделены редкие аллели, полужирным шрифтом – уникальные
 Note: In the *Alleles* column, rare alleles are highlighted in italics, and unique alleles in bold

Таблица 2. Редкие аллели 11 SSR-локусов у изученных сортов льна-долгунца
Table 2. Rare alleles of 11 SSR loci in the studied common flax cultivars

Аллель / Allele		Сорт / Cultivar		Аллель / Allele		Сорт / Cultivar		
<i>Lu3</i>	157	Тост-5		<i>Flu8</i>	201	Александрит		
<i>Lu8</i>	222	Дипломат						
<i>Lu13</i>	344	Памяти Крепкова		<i>Flu25</i>	178	Добрыня		
	378	Томский 17				Томский 17		
	379	Сурский				Тост-5		
<i>Lu23</i>	251	Тост-5				190	Томский 17	
<i>Lu28</i>	190	Томский 17				212	Тост-4	
<i>Flu7</i>	157	Александрит				224	Александрит	

Примечание: полужирным шрифтом выделены сорта с уникальными аллелями
 Note: Cultivars with unique alleles are highlighted in bold

Суммарно из 53 аллелей, обнаруженных в выборке, 15 (28,3%) были редкими, в том числе 11 аллелей (20,7%) – уникальными. В зависимости от локуса, число редких аллелей варьировало от нуля (локусы *Lu15*, *Lu17*, *Lu21*) до шести (*Flu25*). Максимальное число редких аллелей было зафиксировано у сорта ‘Томский 17’ – 4 аллели, по 3 редких аллели отмечено у сортов ‘Тост-5’ и ‘Александрит’, у сортов ‘Дипломат’, ‘Памяти Крепкова’, ‘Сурский’, ‘Добрыня’ и ‘Тост-4’ – по 1 редкой аллели.

Генетический паспорт растения должен содержать информацию о количестве и размере аллелей определенных локусов, характеризующих генотип данного сорта. Для создания базы данных SSR-маркеров льна каждому микросателлитному локусу был присвоен буквенный код (табл. 3). Анализ распределения аллелей показал, что каждый образец льна содержит свойственный только ему набор аллелей.

Таблица 3. Идентификация сортов льна-долгунца по аллелям микросателлитных локусов
Table 3. Identification of common flax cultivars by alleles of microsatellite loci

Сорт льна / Flax cultivar	Генетический паспорт / Genetic profile
Сорта томской селекции / Cultivars developed in Tomsk	
Томский 17	<i>A</i> ₁₆₃ <i>B</i> ₂₀₂ <i>C</i> _{346,378} <i>D</i> ₂₀₈ <i>E</i> ₂₈₆ <i>F</i> ₂₁₉ <i>G</i> ₂₅₅ <i>H</i> _{183,190} <i>I</i> ₁₅₂ <i>J</i> ₁₇₄ <i>K</i> _{187,190}
Томич	<i>A</i> ₁₆₃ <i>B</i> ₂₀₂ <i>C</i> _{346,377} <i>D</i> _{205,208} <i>E</i> ₂₈₆ <i>F</i> ₂₁₉ <i>G</i> ₂₅₆ <i>H</i> ₁₈₃ <i>I</i> _{146,152} <i>J</i> ₁₆₄ <i>K</i> _{181,221}
Тост-4	<i>A</i> ₁₆₆ <i>B</i> ₂₁₆ <i>C</i> _{346,377} <i>D</i> ₂₀₈ <i>E</i> ₂₈₆ <i>F</i> ₂₁₉ <i>G</i> ₂₅₈ <i>H</i> ₁₈₃ <i>I</i> _{146,152} <i>J</i> ₁₉₈ <i>K</i> _{212,215}
Тост-5	<i>A</i> _{157,163} <i>B</i> ₂₁₆ <i>C</i> _{346,377} <i>D</i> _{205,208} <i>E</i> ₂₈₆ <i>F</i> ₂₁₉ <i>G</i> _{251,256} <i>H</i> ₁₈₃ <i>I</i> _{146,152} <i>J</i> ₁₇₀ <i>K</i> _{188,221}
Памяти Крепкова	<i>A</i> ₁₆₃ <i>B</i> ₂₁₆ <i>C</i> _{344,373} <i>D</i> ₂₀₈ <i>E</i> ₂₈₉ <i>F</i> ₂₁₉ <i>G</i> ₂₅₃ <i>H</i> ₁₈₃ <i>I</i> ₁₅₂ <i>J</i> ₂₀₄ <i>K</i> _{218,221}
Сорта псковской селекции / Cultivars developed in Pskov	
Добрыня	<i>A</i> _{156,163} <i>B</i> ₂₀₂ <i>C</i> _{346,373} <i>D</i> ₂₀₇ <i>E</i> ₂₈₆ <i>F</i> ₂₁₉ <i>G</i> ₂₅₆ <i>H</i> ₁₈₃ <i>I</i> _{146,152} <i>J</i> ₁₆₄ <i>K</i> _{178,181}
Восход	<i>A</i> ₁₆₆ <i>B</i> ₂₁₆ <i>C</i> _{346,377} <i>D</i> ₂₀₈ <i>E</i> ₂₈₆ <i>F</i> ₂₁₉ <i>G</i> ₂₅₃ <i>H</i> ₁₈₃ <i>I</i> ₁₅₂ <i>J</i> ₂₀₄ <i>K</i> _{218,221}
Пересвет	<i>A</i> _{156,163} <i>B</i> ₂₁₆ <i>C</i> _{346,377} <i>D</i> _{205,208} <i>E</i> ₂₈₆ <i>F</i> ₂₁₉ <i>G</i> _{253,256} <i>H</i> ₁₈₃ <i>I</i> ₁₅₂ <i>K</i> ₁₂₃
Сорта тверской селекции / Cultivars developed in Tver	
Дипломат	<i>A</i> _{156,163} <i>B</i> _{202,222} <i>C</i> _{346,377} <i>D</i> _{196,208} <i>E</i> ₂₈₆ <i>F</i> _{217,219} <i>G</i> _{253,256} <i>H</i> _{183,192} <i>I</i> _{146,156} <i>J</i> _{164,198} <i>K</i> _{181,215}
Александрит	<i>A</i> ₁₆₃ <i>B</i> _{202,216} <i>C</i> _{346,377} <i>D</i> _{196,208} <i>E</i> ₂₈₆ <i>F</i> _{217,219} <i>G</i> ₂₅₃ <i>H</i> ₁₈₃ <i>I</i> _{146,157} <i>J</i> _{201,207} <i>K</i> _{217,224}
Сурский	<i>A</i> _{156,163} <i>B</i> ₂₁₆ <i>C</i> _{346,379} <i>D</i> _{196,208} <i>E</i> ₂₈₆ <i>F</i> _{217,219} <i>G</i> ₂₅₆ <i>H</i> _{181,192} <i>I</i> _{146,152} <i>J</i> ₁₆₄ <i>K</i> _{181,218}

Примечание: в графе «Генетический паспорт» курсивом выделены редкие аллели, полужирным шрифтом – уникальные
 Note: In the Genetic profile column, rare alleles are highlighted in italics, and unique alleles in bold

Паспорта представляют собой молекулярно-генетическую формулу, где каждому генетическому локусу соответствует буквенный код (**A** – *Lu3*, **B** – *Lu8*, **C** – *Lu13*, **D** – *Lu15*, **E** – *Lu17*, **F** – *Lu21*, **G** – *Lu23*, **H** – *Lu28*, **I** – *Flu7*, **J** – *Flu8*, **K** – *Flu25*), а индекс означает размер аллеля данного локуса. Выбранная система маркеров позволяет отличить генотипы льна-долгунца друг от друга на молекулярном уровне.

По результатам исследования полиморфизма одиннадцати SSR-локусов льна выполнен кластерный анализ. Дендрограмма генетического подобия между изученными образцами (рисунок) была построена на основании анализа генетических дистанций Нея (Nei, 1973) с использованием метода «neighbor joining method» (Saitou, Nei, 1987).

Исследованные сорта распределились по четырем смешанным кластерам по месту селекции (оригинатору). Сорта тверской селекции (Институт льна, Торжок) представляют обособленную группу, характеризующуюся средним и поздним сроками созревания. Остальные сорта псковской и томской селекции относятся к раннеспелым сортам и находятся в смешанных группах. Анализ родословных псковских и томских сортов указывает на использование при их создании кряжевых (стародавних) сортов псковского происхождения (Порова, Michkina, 2017; Stepin et al., 2018). Это позволяет предположить, что использованная нами система SSR-маркеров может быть применена для группировки сортов льна-долгунца по продолжительности вегетационного периода.



Рисунок. Дендрограмма генетического подобия сортов льна-долгунца на основе использования SSR маркеров
Figure. The dendrogram of genetic similarities among common flax cultivars based on the use of SSR markers

Заключение

Использование SSR-маркеров позволило выявить генетическое разнообразие по уникальным локусам ряда сортов российской селекции различных исследовательских групп (тверской, псковской и томской). На основе выбранной системы маркеров составлены молекулярно-генетические формулы – «генетические паспорта» изученных сортов. Кластерный анализ выявил различия сортов по продолжительности вегетационного периода – ранние и средне-позднеспелые. Использование молекулярных маркеров для изучения генетического разнообразия современных сортов льна-долгунца российской селекции подтвердило генеалогические данные о наличии родственных связей между сортами псковской и томской селекции, созданными пространственно и временно отдаленными исследовательскими группами. Дальнейшее совершенствование и использование системы молекулярно-генетических SSR-маркеров позволит провести полномасштабную паспортизацию всех сортов льна, включенных в Государственный реестр селекционных достижений Российской Федерации, повысит эффективность работы селекционера и усилит контроль за семеноводством культуры.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки России по теме № 0477-2019-0023.

References/Литература

- Chesnokov Yu.V. DNA-fingerprinting and analysis of genetic diversity in plants. *Agricultural Biology*. 2005;40(1):20-40. [in Russian] [Чесноков Ю.В. ДНК-фингерпринтинг и анализ генетического разнообразия у растений. *Сельскохозяйственная биология*. 2005;40(1):20-40).
- Cloutier S., Miranda E., Ward K., Radovanovic N., Reimer E., Walichnowski A. et al. Simple sequence repeat marker development from bacterial artificial chromosome end sequences and expressed sequence tags of flax (*Linum usitatissimum* L.). *Theor Appl Genet*. 2012;125(4):685-694. DOI: 10.1007/s00122-012-1860-4
- Davidchuk N.D., Korabelskaya E.M., Eremeeva N.V., Kobylsky G.I. Polymorphism of storage proteins and its use in wheat and barley seed production (Polimorfizm zapasnykh belkov i ispolzovaniye yego v semenovodstve pshennitsy i yachmenya). *Vestnik Tambovskogo gosudarstvennogo universiteta = Bulletin of Tambov State University*. 2009;14(1):116-121. [in Russian] [Давидчук Н.Д., Корабельская Е.М., Еремеева Н.В., Кобыльский Г.И. Полиморфизм запасных белков и использование его в семеноводстве пшеницы и ячменя. *Вестник Тамбовского государственного университета*. 2009;14(1):116-121).
- Dholakia B.B., Ammiraju J.S.S., Santra D.K., Singh H., Katti M.V., Lagu M.D. et al. Molecular marker analysis of protein con-

- tent using PCR-based markers in wheat. *Biochem Genet.* 2001;39(9-10):325-338. DOI: 10.1023/a:1012256813965
- Gong Y., Xu S., Mao W., Hu Q., Zhang G., Ding J. et al. Developing new SSR markers from ESTs of pea (*Pisum sativum* L.). *J. Zhejiang Univ. Sci. B.* 2010;11(9):702-707. DOI: 10.1631/jzus.B1000004
- Gostimsky S.A., Kokaeva Z.G., Konovalov F.A. Studying plant genome variation using molecular markers. *Russian Journal of Genetics.* 2005;41(4):480-490. [in Russian] (Гостимский С.А., Кокаева З.Г., Коновалов Ф.А. Изучение организации и изменчивости генома растений с помощью молекулярных маркеров. *Генетика.* 2005;41(4):480-490).
- Lemesh V.A., Bogdanova M.V., Khotyleva L.V. Microsatellite loci polymorphism of linseed varieties. *Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus.* 2012;56(4):77-82. [in Russian] (Лемеш В.А., Богданова М.В., Хотылева Л.В. Полиморфизм микросателлитных локусов сортов льна масличного. *Доклады Национальной академии наук Беларуси.* 2012;56(4):77-82).
- Lemesh V.A., Bogdanova M.V., Semashko T.V., Beinya V.A., Kilchevskiy A.V., Khotyleva L.V. Polymorphism of flax (*Linum usitatissimum* L.) microsatellite loci as a basis for genetic certification of varieties. *Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus.* 2013;57(2):74-78. [in Russian] (Лемеш В.А., Богданова М.В., Семашко Т.В., Бейня В.А., Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Полиморфизм микросателлитных локусов льна (*Linum usitatissimum* L.) как основа генетической паспортизации сортов. *Доклады Национальной академии наук Беларуси.* 2013;57(2):74-78).
- Malyshev S.V. Identification and certification of crop varieties (common wheat, potato, tomato, flax and beetroot) based on DNA markers. Guidelines (Identifikatsiya i pasportizatsiya sortov selskokhozyaystvennykh kultur (myagkoy pshenitsy, kartofelya, tomata, lna i svekly) na osnove DNK-markerov. Metodicheskiye rekomendatsii). Minsk; 2006. [in Russian] (Малышев С.В. Идентификация и паспортизация сортов сельскохозяйственных культур (мягкой пшеницы, картофеля, томата, льна и свеклы) на основе ДНК-маркеров. Методические рекомендации. Минск; 2006).
- Nei M. Analysis of gene diversity in subdivided populations. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 1973;70(12):3321-3323. DOI: 10.1073/pnas.70.12.3321
- Nogué F., Mara K., Collonnier C., Casacuberta J.M. Genome engineering and plant breeding: impact on trait discovery and development. *Plant Cell Rep.* 2016;35(7):1475-1486. DOI: 10.1007/s00299-016-1993-z
- Popova G.A., Michkina G.A. 80 years of Tomsk breeding and seed-growing of fibre flax. In: *Flax growing: current status and development prospects (Lnovodstvo: sovremennoye sostoyaniye i perspektivy razvitiya). Proceedings of the Interregional Scientific and Practical Conference with International Participation, Tomsk, July 4, 2017.* Tomsk; 2017. p.10-15. [in Russian] (Попова Г.А., Мичкина Г.А. Томской селекции и семеноводству льна-долгунца 80 лет. В кн.: *Льноводство: современное состояние и перспективы развития. Материалы межрегиональной научно-практической конференции с международным участием, Томск, 04 июля 2017 г.* С.10-15). URL: <https://elibrary.ru/item.asp?id=35006187> [дата обращения: 06.11.2019].
- Saitou N., Nei M. The neighbor-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol Biol Evol.* 1987;4(4):406-425. DOI: 10.1093/oxfordjournals.molbev.a040454
- Stepin A.D., Ryseva T.A., Kostrova G.A., Utkina S.V., Romanova N.V. Breeding-related assessment of hybrid common flax populations in Pskov Research Institute of Agriculture (Selektsionnaya otsenka gibridnykh populyatsiy lna-dolguntsa v Pskovskom NIISKH) *Izvestiya Velikokukuskoj gosudarstvennoy selskokhozyaystvennoy akademii = News of Velikiye Luki State Agricultural Academy.* 2018;(4):26-35. [in Russian] (Степин А.Д., Рысева Т.А., Кострова Г.А., Уткина С.В., Романова Н.В. Селекционная оценка гибридных популяций льна-долгунца в Псковском НИИСХ. *Известия Великолукской государственной сельскохозяйственной академии.* 2018;(4):26-35).
- Thiel T., Michalek W., Varshney R., Graner A. Exploiting EST databases for the development and characterization of gene-derived SSR-markers in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theor Appl Genet.* 2003;106(3):411-422. DOI: 10.1007/s00122-002-1031-0
- Tian A.G., Wang J., Cui P., Han Y.J., Xu H., Cong L.J. et al. Characterization of soybean genomic features by analysis of its expressed sequence tags. *Theor Appl Genet.* 2004;108(5):903-913. DOI: 10.1007/s00122-003-1499-2
- Ushchapovskii I.V., Lemesh V.A., Bogdanova M.V., Guzenko E.V. Particularity of breeding and perspectives on the use of molecular genetic methods in flax (*Linum usitatissimum* L.) genetics and breeding research (review). *Agricultural Biology,* 2016;51(5):602-616. [in Russian] (Ущাপовский И.В., Лемеш В.А., Богданова М.В., Гузенко Е.В. Особенности селекции и перспективы применения молекулярно-генетических методов в генетико-селекционных исследованиях льна (*Linum usitatissimum* L.) (обзор). *Сельскохозяйственная биология.* 2016;51(5):602-616.). DOI: 10.15389/agrobiology.2016.5.602rus
- Varshney R.K., Glaszmann J.-C., Leung H., Ribaut J.-M. More genomic resources for less-studied crops. *Trends Biotechnol.* 2010;28(9):452-460. DOI: 10.1016/j.tibtech.2010.06.007
- Yu J., Bernardo R. Changes in genetic variance during advanced cycle breeding in maize. *Crop Sci.* 2004;44(2):405-410. DOI: 10.2135/cropsci2004.4050
- Zhuchenko A.A. Adaptive crop production (ecological and genetic principles, Theory and practice. Vol. I (Adaptivnoye rastenyevodstvo [ekologo-geneticheskiye osnovy]. Т. I). Moscow: Agrorus; 2008. [in Russian] (Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. Том I. Москва: Агрорус, 2008).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Базанов Т.А., Ущаровский И.В., Лемеш В.А., Богданова М.В., Лагуновская Е.В. Генетический полиморфизм современных сортов льна-долгунца (*Linum Usitatissimum* L.) российской селекции с использованием SSR-маркеров. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):81-87. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-81-87

Bazanov T.A., Ushcharovskii I.V., Lemesh V.A., Bahdanava M.V., Lahunovskaya A.V. Genetic polymorphism of modern common flax (*Linum Usitatissimum* L.) cultivars developed at russian breeding centers using SSR-markers. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):81-87. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-81-87

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-81-87>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ОЦЕНКА ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ ПОПУЛЯЦИЙ *TULIPA SUAVEOLENS* ВОЛГОГРАДСКОЙ ОБЛАСТИ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-88-93

УДК 575.174.015.3

Поступление/Received: 21.03.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Т. А. КРИЦКАЯ, А. С. КАШИН

Саратовский национальный исследовательский
государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
410012 Россия, г. Саратов, ул. Астраханская, 83;
✉ kritckaiata@gmail.com

GENETIC DIVERSITY OF *TULIPA SUAVEOLENS* ROTH
POPULATIONS IN VOLGOGRAD PROVINCE

T. A. KRITSKAYA, A. S. KASHIN

Saratov State University,
83 Astrakhanskaya St., Saratov 410012, Russia;
✉ kritckaiata@gmail.com

Актуальность. Современный естественный ареал *Tulipa suaveolens* Roth стремительно сокращается. Для выбора стратегии сохранения этого вида необходима оценка внутри- и межпопуляционного полиморфизма. **Материалы и методы.** Для анализа 125 образцов 10 популяций *T. suaveolens* Волгоградской области и 4 популяций Саратовской области были выбраны молекулярно-генетические ISSR-маркеры. **Результаты.** ISSR-анализ позволил выявить высокий уровень полиморфизма (73–89%) внутри популяций *T. suaveolens* Волгоградской области. По результатам AMOVA, большая часть изменчивости (74,3%) приходится на внутривнутрипопуляционный полиморфизм. Доля изменчивости, которая приходится на межпопуляционные различия, составила 25,7%. Общая подразделенность популяций (F_{ST}) равна 0,257. Общий поток генов (Nm) между популяциями – 0,723. Согласно результатам байесовского анализа и кластеризации двумя различными методами (UPGMA и Neighbor Joining), все исследованные особи *T. suaveolens* Волгоградской области образуют одну большую генетическую группу, в которой ни одна из потенциальных подгрупп не может быть ассоциирована с тем или иным районом сбора образцов. Результаты, полученные в программе NewHybrids, указывают на гибридную природу большей части особей. Отдельную генетическую группу составили образцы трех популяций Саратовской области, которые были отнесены в категорию родительской формы. **Заключение.** Учитывая то, что в пределах административных границ Волгоградской области популяции *T. suaveolens* слабо отличаются друг от друга генетически и охраняются на территории всех природных парков области, а также ряда особо охраняемых природных территорий, введенные меры охраны следует считать достаточными для сохранения вида.

Ключевые слова: *Tulipa schrenkii*, ISSR-анализ, программа NewHybrids, Волгоградская область.

Background. The current natural habitat of *Tulipa suaveolens* Roth rapidly decreases. In order to work out the strategy of the species' preservation, evaluation of its intra- and interpopulation polymorphism is required. **Materials and methods.** Molecular-genetic ISSR markers were used to analyze 125 samples from 10 populations of *T. suaveolens* occurring in Volgograd Province and 4 populations from Saratov Province. **Results.** ISSR analysis revealed high intrapopulation polymorphism (73–89%) in *T. suaveolens* populations from Volgograd Province. AMOVA attributed the largest proportion of variability (74.3%) to intrapopulation polymorphism. Interpopulation differences account for 25.7%. Total subdivision of populations (F_{ST}) was 0.257; total gene flow (Nm) between populations was 0.723. According to Bayesian analysis and clustering with both UPGMA and Neighbor Joining methods, all the studied *T. suaveolens* samples from Volgograd Province make up a large genetic group: within that group none of the potential subgroups may be associated with a particular place of collecting. The NewHybrids software was applied, and the results pointed to the hybrid nature of most samples. Samples of three populations from Saratov Province made up a separate genetic group; those samples fell under the category of parent forms. **Conclusion.** Considering that genetic subdivision of *T. suaveolens* populations within the administrative borders of Volgograd Province is insignificant, while all the province's natural parks and a number of protected natural areas undertake measures to preserve the species, the existing conservation strategy may be recognized as effective and sufficient.

Key words: *Tulipa schrenkii*, ISSR analysis, NewHybrids software, Volgograd Province.

Введение

В связи со стремительным сокращением ареалов распространения многих дикорастущих видов растений проблема сохранения их биологического разнообразия является в настоящее время весьма актуальной. Особенно это касается близких родственников культурных растений, которые могут служить донорами ценных генов и признаков в селекционном процессе.

Одним из таких видов является *Tulipa suaveolens* Roth (= *T. schrenkii* Regel, *T. gesneriana* L.) – высоко декоративный луковичный поликарпик семейства Liliaceae, родоначальник садовых тюльпанов (Mordak, 1990; Zonnenveld, 2009). Вид занесен в Красные книги России, Украины, Казахстана (как *T. schrenkii*) и Азербайджана (как *T. gesneriana*). Рас-

пространен в южных и юго-восточных районах Восточной Европы, включая Крым, а также на Кавказе, в Казахстане, юге Западной Сибири. Встречается по всей Волгоградской области, более часто в южной и юго-восточной части. Наиболее крупные популяции расположены в Палласовском, Чернышковском, Калачевском, Серафимовичском, Быковском и др. р-нах, одна из самых обширных – близ оз. Булхута (более 100 км²) (Popov et al., 2017). Однако высокая численность популяции далеко не всегда коррелирует с уровнем ее генетического разнообразия (Trifonova et al., 2017). Поэтому для успешного сохранения генофонда *T. suaveolens* Волгоградской области необходима оценка внутри- и межпопуляционного полиморфизма.

Такая оценка уже проводилась для популяций *T. suaveolens* Саратовской области и Республики Крым

(Kashin et al., 2016; Kritskaya et al., 2018; Kritskaya, Kashin, 2018) с помощью маркеров ISSR (Inter Simple Sequence Repeats). Полученные результаты позволили подтвердить рациональность распределения особо охраняемых природных территорий в указанных регионах, в полной мере охватывающих генетическое разнообразие *T. suaveolens*.

Несмотря на то что в Волгоградской области активно проводятся исследования генетического разнообразия популяций редких и исчезающих растений с помощью молекулярно-генетических методов (Khadeeva et al., 2011; Khadeeva et al., 2012; Trifonova et al., 2017), подобного рода исследования регионального масштаба до настоящего времени не затрагивали этот уязвимый вид.

Цель данной работы – оценить генетическое разнообразие и определить популяционно-генетическую структуру *T. suaveolens* в Волгоградской области с помощью ISSR-маркеров.

Материалы и методы

Сбор материала проводили в десяти природных популяциях *T. suaveolens* Волгоградской области и четырех популяциях прилегающей территории Саратовской области. Всего собрано 125 образцов, представляющих 14 популяций (табл. 1). Материалом служили листья, высушенные силикагелем.

ДНК выделяли с использованием набора NucleoSpin® Plant II (MACHEREY-NAGEL, Германия) согласно протоколу производителя. ПЦР проводили в амплификаторе Mastercycler gradient (Eppendorf, Germany) с 10 ISSR-праймерами, синтезированными НПК «Синтол» (Москва), выбранными нами ранее для *T. suaveolens* (Kashin et al., 2016). ПЦР проводили в объеме 20 µl. Реакционная смесь содержала 4 µl готовой реакционной смеси MaGMix (по 200 µM каждого dNTP, 1.5 mM MgCl₂, 1.5 ед. SmarTaqDNA-полимеразы и буфер; Dialat Ltd., Москва, Россия), 15 µl деионизированной воды, 3.4 pmol каждого праймера и 1 µl исходной ДНК. Программа ПЦР включала следующие этапы: изначальная денатурация в течение 5 мин при 95°C, затем 35 циклов по 30 сек при 95°C, 30 сек при 44°C и 2 мин при 72°C, с финальной элонгацией в течение 10 мин при 72°C.

Полученную матрицу предварительно анализировали в программе PAST (Hammer et al., 2001) методом попарного невзвешенного среднего (UPGMA) с использованием коэффициента Жаккара и в программе SplitsTree 4 (Huson, Bryant, 2006) методом Neighbor Joining (NJ). Анализ популяционной структуры проводили методом Байеса в программе Structure 2.3 (Pritchard et al., 2000; Evanno et al., 2005; Jakobsson, Rosenberg 2007). Анализ проводился с использованием модели генетического смешения (admixture). Предва-

Таблица 1. Перечень образцов *Tulipa suaveolens* Roth, использованных в исследовании

Table 1. The list of *Tulipa suaveolens* Roth samples involved in the study

№	Место сбора / Collecting site	n	N	N _p	N/N _p
1	Волгоградская обл., Котельниковский р-н, окр. хут. Захаров Volgograd Province, Kotelnikovsky District, Zakharov farm	5	73	100	0.73
2	Волгоградская обл., Светлоярский р-н, окр. ст. Тингута Volgograd Province, Svetloyarsky District, Tinguta station	5	70	91	0.77
3	Волгоградская обл., Ленинский р-н, окр. г. Ленинск Volgograd Province, Leninsky District, Leninsk town	10	100	112	0.89
4	Волгоградская обл., Иловлинский р-н, окр. хут. Хмелевской Volgograd Province, Ilovlinsky District, Khmelevskoy farm	10	111	127	0.87
5	Волгоградская обл., Алексеевский р-н, окр. хут. Нестеровский Volgograd Province, Alekseevsky District, Nesterovsky farm	10	87	103	0.85
6	Волгоградская обл., Михайловский р-н, окр. г. Михайловка Volgograd Province, Mikhailovsky District, Mikhailovka town	10	101	117	0.86
7	Волгоградская обл., Быковский р-н, окр. с. Верхний Балыклей Volgograd Province, Bykovsky District, Verkhny Balykley village	10	90	104	0.87
8	Волгоградская обл., Палласовский р-н, берег оз. Эльтон Volgograd Province, Pallasovsky District, Elton Lake shore	5	74	93	0.80
9	Волгоградская обл., Даниловский р-н, 7 км С-З с. Орехово Volgograd Province, Danilovsky District, 7 km SW Orekhovo village	10	104	120	0.87
10	Волгоградская обл., Палласовский р-н, 3 км восточнее с. Гончары Volgograd Province, Pallasovsky District, 3 km E Gonchary village	10	94	112	0.84
11	Саратовская обл., Балашовский р-н, окр. с. Ключи Saratov Province, Balashovsky District, Klyuchi village	10	88	99	0.89
12	Саратовская обл., Красноармейский р-н, с. Каменка Saratov Province, Krasnoarmeysky District, Kamenska village	10	94	110	0.86
13	Саратовская обл., Александрово-Гайский р-н, окр. хут. Тюлюнев Saratov Province, Aleksandrovo-Gaisky District, Tyulyunev farm	10	103	114	0.90
14	Саратовская обл., Озинский р-н, окр. с. Непряхино Saratov Province, Ozinsky District, Nepryakhino village	10	71	88	0.81

Примечание. n – число образцов, изученных в отдельной локальной популяции; N – общее число ISSR-бэндов, полученных для образцов из локальной популяции; N_p – число полиморфных ISSR-бэндов; N_p/N – доля полиморфных ISSR-бэндов
Note. n – number of samples from a single locality; N – total number of ISSR loci for the samples from a locality; N_p – number of polymorphic ISSR loci; N_p/N – proportion of polymorphic ISSR loci

Анализ в программе Structure с использованием приложения Structure Harvester позволил разделить исследуемую выборку на две группы, соответствующие двум генетическим популяциям. Первую группу составили образцы популяций Волгоградской области (№№ 1–10) и популяция № 13 Саратовской области, вторую – с большей долей вероятности образцы из популяций № 11, 12 и 14 Саратовской области (рис. 2).

Похожие результаты были получены в программе NewHybrids. Во всех десяти повторностях программа выделяла образцы популяций № 11, 12 и 14 Саратовской области, а также один образец популяции № 6 Волгоградской области в группу «Pure_0» – «чистый родитель» (рис. 3). Образцы остальных популяций являлись генетически смешанными и определялись программой как гибриды F_1 , F_2 и беккроссы к выявленной родитель-

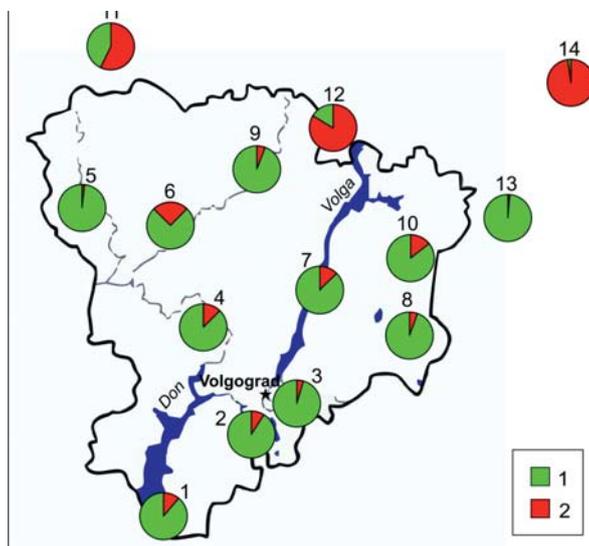


Рис. 2. Распространение генетических групп (1 и 2), выявленных в результате байесовского анализа, на изученной территории

Fig. 2. Distribution of genetic groups (1 and 2) identified in the process of Bayesian analysis in the studied area

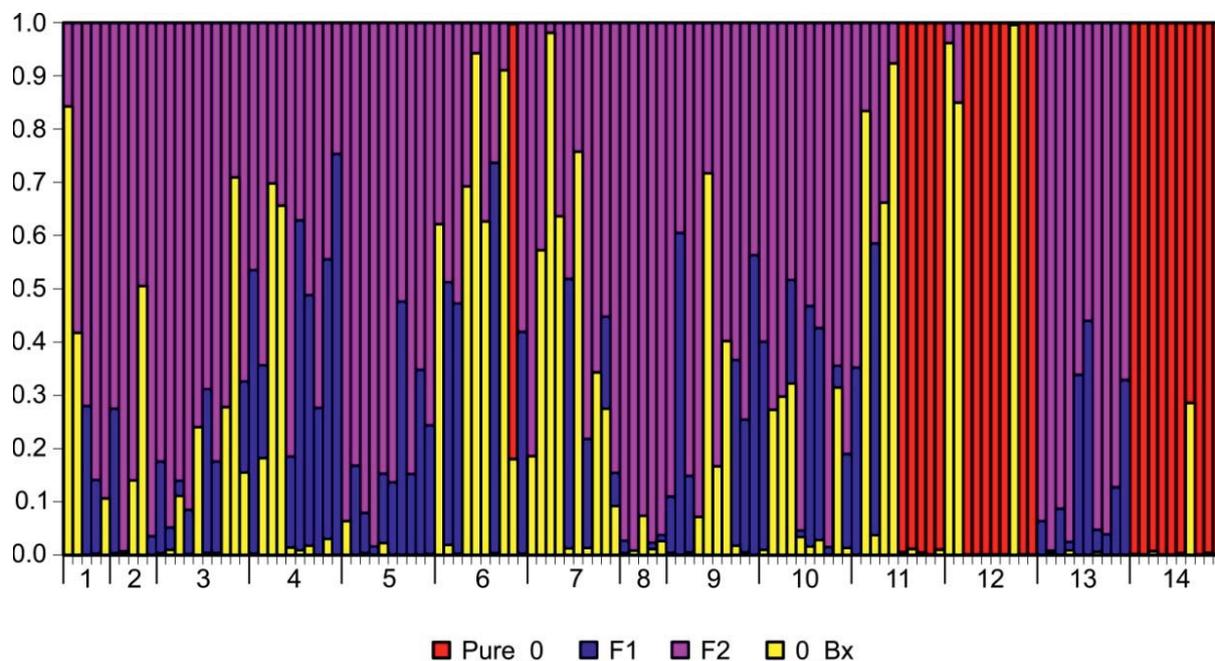


Рис. 3. Вероятность отнесения 125 исследованных образцов *Tulipa suaveolens* Roth к одной из групп по составу ISSR-бэндов в программе NewHybrids: Pure_0 – первая родительская форма; F1 – гибриды первого поколения; F2 – гибриды второго поколения; 0_Bx – беккроссы к первой родительской форме. По горизонтальной оси – номера популяций, по вертикальной – доля вероятности

Fig. 3. Probability of attributing 125 samples of *Tulipa suaveolens* Roth to one of the groups according to the composition of ISSR bands using the NewHybrids software: Pure_0 – first parent form; F1 – first generation hybrids; F2 – second generation hybrids; 0_Bx – backcrosses to the first parent form. The X-axis is population numbers; the Y-axis is probability proportions

ской форме. При этом второй «чистый родитель» (Pure_1) в исследуемой выборке обнаружен не был.

По результатам AMOVA, доля изменчивости, которая приходится на межпопуляционные различия, составляет всего 25,7%. Большая часть изменчивости (74,3%) приходится на внутривнутрипопуляционный полиморфизм (табл. 2). Общая подразделенность популяций (F_{ST}) составила 0,257, общий поток генов (Nm) между популяциями – 0,723.

В целом, по доле полиморфных бэндов исследованные популяции являются высокополиморфными. Уровень генетического разнообразия внутри популяций, произрастающих в пределах Волгоградской области, имеет сходные значения. Величина генетической подразделенности ($F_{ST} = 0,257$) между популяциями полностью соответствует значениям, полученным для изученных ранее популяций *T. suaveolens* Крыма и Саратовской области (Kashin et al., 2016; Kritskaya et al., 2018; Kritskaya, Kashin, 2018).

Таблица 2. Результаты анализа молекулярной дисперсии (AMOVA) популяций *T. suaveolens* Roth

Table 2. AMOVA results for *T. suaveolens* populations

Компоненты дисперсии / Variance components					
Изменчивость Source of variation	Степень свободы d.f.	Сумма квадратов Sum of squares	Доля дисперсии, % Percentage of variation	Индекс фиксации Fixation index	<i>p</i>
Между популяциями Among populations	13	1001.568	25.67	$F_{ST} = 0.257$	< 0.001
Внутри популяций Within populations	111	2100.800	74.33	–	–

Примечание: количество пермутаций матрицы = 1000
Note: 1000 permutations of the matrix

Согласно результатам байесовского анализа и кластеризации двумя различными методами, все исследованные особи *T. suaveolens* Волгоградской области образуют одну большую генетическую группу, в которой ни одна из потенциальных подгрупп не может быть ассоциирована с тем или иным районом сбора образцов. По-видимому, исследованные субпопуляции представляют собой остатки единой популяции, которая была географически раздроблена вследствие хозяйственной деятельности человека.

Результаты, полученные в программе NewHybrids, указывают на гибридную природу большей части особей. Примечательно то, что программой были выявлены особи, отнесенные к группе «чистый родитель» (Pure_0) в трех популяциях Саратовской области, тогда как все особи популяции Волгоградской области, за исключением одного образца из Михайловского р-на, попадали в группы «гибриды» (F_1 , F_2) и «беккроссы» (0_Vх) к нему. В нашем предыдущем исследовании (Kritskaya, Kashin, 2018), охватывавшем Крым и частично Краснодарский край, Калмыкию и одну популяцию Волгоградской области (№ 1), особи последней так же определялись программой NewHybrids как гибриды и беккроссы ко «второму родителю» («1_Vх»). При этом в категорию «первого родителя» (Pure_0) попадали образцы из Калмыкии, а «второй родитель» (Pure_1) в большинстве повторностей не был найден. Из этого следует, что наиболее вероятными родительскими формами для гибридных особей Волгоградской области являются тюльпаны, произрастающие в Калмыкии и в Саратовской области. Однако высказанное предположение носит лишь предварительный характер, поскольку для более обоснованных выводов необходимо расширение границ и методов исследования.

Заключение

Таким образом, ISSR-анализ показал, что в пределах административных границ Волгоградской области популяции *Tulipa suaveolens* слабо отличаются друг от друга генетически. Учитывая то, что растения вида охраняются на территории всех природных парков области, а также ряда «малых» ООПТ, введенные меры охраны следует считать достаточными для его сохранения. Генезис этих популяций остается неясным и требует дальнейшего изучения с привлечением метода секвенирования пластидной ДНК.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 16-04-00142.

Благодарим сотрудника Волгоградского регионального ботанического сада К. А. Гребенникова за точные координаты целого ряда мест произрастания *T. suaveolens* в Волгоградской обл.

References/Литература

- Anderson E.C., Williamson E.G., Thompson E.A. Monte Carlo evaluation of the likelihood for N_e from temporally spaced samples. *Genetics*. 2000;156(4):2109-2118.
- Earl D.A., vonHoldt B.M. STRUCTURE HARVESTER: a website and program for visualizing STRUCTURE output and implementing the Evanno method. *Conservation Genetics Resources*. 2012;4(2):359-361. DOI: 10.1007/s12686-011-9548-7
- Evanno G., Reqnaut S., Goudet J. Detecting the number of clusters of individuals using the software STRUCTURE:

- a simulation study. *Molecular Ecology*. 2005;14(8):2611-2620. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2005.02553.x
- Excoffier L., Lischer H.E.L. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*. 2010;10(3):564-567. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2010.02847.x
- Hammer O., Harper D. A.T., Ryan P.D. PAST: Palaeontologica Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*. 2001;4(1):1-9.
- Huson D.H., Bryant D. Application of phylogenetic networks in evolutionary studies. *Mol Biol Evol*. 2006;23(2):254-267. DOI: 10.1093/molbev/msj030
- Jakobsson M., Rosenberg N.A. CLUMPP: a cluster matching and permutation program for dealing with label switching and multimodality in analysis of population structure. *Bioinformatics*. 2007;23(14):1801-1806. DOI: 10.1093/bioinformatics/btm233
- Kashin A.S., Kritskaya T.A., Schanzer I.A. Genetic polymorphism of *Tulipa gesneriana* L. evaluated on the basis of the ISSR marking data. *Russian Journal of Genetics*. 2016;52(10):1023-1033. DOI: 10.1134/S1022795416100045
- Khadeeva N.V., Goryunova S.V., Yakovleva Y.Y., Melnikova N.V., Kudryavtsev A.M., Kochumova A.A. et al. Genetic monitoring of populations of *Matthiola fragrans* (Bunge) using RAPD and AFLP analysis. *Biology Bulletin*. 2011;38(4):325-331. DOI: 10.1134/S1062359011040078
- Khadeeva N.V., Yakovleva E.Y., Goryunova S.V., Shishkina A.A., Kudryavtsev A.M., Kochumova A.A. et al. Characterization of the *Bellevalia sarmatica* (Georgi) Woronov populations from Volgograd oblast using molecular genetic identification. *Russian Journal of Genetics*. 2012;48(6):599-604. DOI: 10.1134/S1022795412050109
- Kritskaya T.A., Kashin A.S. Genetic polymorphism of *Tulipa gesneriana* in the Crimea and adjacent territories. In: *Scientific works of the national Park "Khvalynsky": Collection of scientific articles on the materials of the V International scientific-practical conference "Specially protected natural areas: past, present, future"*. Vol. 10. Saratov – Khvalynsk: Amirit Press, 2018. p.80-86. [in Russian] (Крицкая Т.А., Кашин А.С. Генетический полиморфизм Тюльпана Геснера в Крыму и на прилегающих территориях. В кн.: *Научные труды Национального парка «Хвалынский»: сб. науч. ст. по материалам V научно-практической конференции «Особо охраняемые природные территории: прошлое, настоящее, будущее»*. Т. 10. Саратов – Хвалынский: ООО «Амирит»; 2018. С.80-86).
- Kritskaya T.A., Kashin A.S., Schanzer I.A., Danilov V.A. Genetic differentiation of *Tulipa suaveolens* (Liliaceae) in the North-East of its range in the European part of Russia. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 2018;103(2):187-200. [in Russian] (Крицкая Т.А., Кашин А.С., Шанцер И.А., Данилов В.А. Генетическая дифференциация *Tulipa suaveolens* (Liliaceae) на северо-востоке ареала в европейской части России. *Ботанический журнал*. 2018;103(2):187-200. DOI: 10.1134/S0006813618020023
- Mordak H. Quid est *Tulipa schrenkii* Regel et *T. heteropetala* Ledeb. (Liliaceae)? *Novitates Systematicae Plantarum Vasculorum*, 1990;27:27-32. [in Russian] (Мордак Е.В. Что такое *Tulipa schrenkii* Regel и *T. heteropetala* Ledeb. (Liliaceae)? *Новости систематики высших растений*. 1990;27:27-32).
- Popov A.V., Lukonina A.V., Suprun N.A. *Tulipa gesneriana* L. (*T. schrenkii* Regel). In: Baranova O.G., Sagalaev V.A. (eds). *Red Data Book of Volgograd Province. Vol. 2. Plants and other organisms (Krasnaya kniga Volgogradskoy oblasti. T. 2. Rasteniya i drugie organizmy)*. Voronezh: Izdat-Print; 2017. p.151 [in Russian] (Попов А.В., Луконина А.В., Супрун Н.А. Тюльпан Геснера (Шренка). В кн.: *Красная книга Волгоградской области. Т. 2. Растения и другие организмы* / под ред. О.Г. Барановой, В.А. Сагалаева. Воронеж: ООО «Издатель-Принт»; 2017. С.151).
- Pritchard J.K., Stephens M., Donnelly P. Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 2000;155(2):945-959.
- Trifonova A.A., Kochieva E.Z., Kudryavtsev A.M. Low level of genetic differentiation among populations of the rare species *Allium regelianum* A.K. Becker ex Iljin from the Volgograd region detected by ISSR-analysis. *Ecological Genetics*. 2017;15(1):30-37. [in Russian] (Трифонова А.А., Кочиева Е.З., Кудрявцев А.М. Низкий уровень подразделенности популяций редкого вида *Allium regelianum* А.К. Becker ex Iljin Волгоградской области на основе данных ISSR-анализа. *Экологическая генетика*. 2017;15(1):30-37). DOI: 10.17816/ecogen15130-37
- Zonneveld B.J.M. The systematic value of nuclear genome size for "all" species of *Tulipa* L. (Liliaceae). *Plant Systematics and Evolution*. 2009;281(1-4):217-245. DOI: 10.1007/s00606-009-0203-7

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

Для цитирования/How to cite this article

Крицкая Т.А., Кашин А.С. Оценка генетического разнообразия популяций *Tulipa suaveolens* Волгоградской области. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):88-93. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-88-93

Kritskaya T.A., Kashin A.S. Genetic diversity of *Tulipa suaveolens* Roth populations in Volgograd province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):88-93. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-88-93

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-88-93>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ЛИНИЯ РИКО – САМАЯ СКОРОСПЕЛАЯ СРЕДИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ КОЛЛЕКЦИИ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ВИР

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-94-98

УДК 633.11:581.132.2

Поступление/Received: 20.08.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Б. В. РИГИН*, Е. В. ЗУЕВ, А. С. АНДРЕЕВА,
З. С. ПЫЖЕНКОВА, И. И. МАТВИЕНКО

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;

*✉ riginbv@mail.ru

THE LINE RICO IS THE EARLIEST MATURING
ACCESSION IN THE VIR COLLECTION
OF SPRING BREAD WHEAT

B. V. RIGIN*, E. V. ZUEV, A. S. ANDREEVA,
Z. S. PYZHENKOVA, I. I. MATVIENKO

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;

*✉ riginbv@mail.ru

Актуальность. Для оптимизации селекции скороспелых, адаптированных к условиям внешней среды сортов мягкой пшеницы необходим поиск нового исходного материала. Ультраскороспелая линия Рико (к-65588) – *Triticum aestivum* var. *erythrospermum* Koern. – выделяется среди представителей коллекции мягкой пшеницы ВИР по важным адаптивным признакам. **Материалы и методы.** Изучены образцы яровой мягкой пшеницы коллекции ВИР с различной скоростью развития, а также ультраскороспелые линии Рифор 1 ... 10 (F₆₋₇ Рико × Forlani Roberto к-42641) и Фори 1 ... 8 (к-65589 ... к-65596) (F₄ Фотон к-55696 × Рико). Определена реакция на короткий 12-часовой день. Условия яровизации – 30 дней при 3°C. Генетика чувствительности растений на яровизацию и фотопериод исследована с использованием аллель-специфичных праймеров для генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Ppd-D1*. **Результаты и выводы.** В условиях Северо-Запада России период от посева до колошения растений Рико равен 39,9 ± 1,49 дней, или на 14,8 ± 1,22 дней меньше районированных сортов пшеницы. Среди 8400 образцов пшеницы, изученных отделом ГР пшеницы ВИР в этом районе с 1948 по 2018 г., самый короткий период «всходы – колошение» отмечен у линии Рико – 29 (28–30) дней. Отсутствии реакции на яровизацию Рико, линий Фори и Рифор детерминировано доминантными аллелями *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*. Фотопериодическую чувствительность Рико и частично Рифор контролируют как минимум два гена: *Ppd-D1* и *Ppd-B1*. Линии Рифор могут конкурировать по продуктивности с районированными сортами пшеницы.

Ключевые слова: ультраскороспелость, яровизация, фотопериод, продуктивность, гены.

Background. To optimize the process of bread wheat breeding for earliness and environmental adaptability, searching for new source material is a crucial task. The ultra-early line Rico (k-65588) – *Triticum aestivum* var. *erythrospermum* Koern. – stands out among the bread wheat accessions from the VIR collection for its important adaptive features. **Materials and methods.** Spring wheat accessions with different speed of development were selected from the VIR collection for this study, along with the ultra-early lines Rifor 1 ... 10 (F₆₋₇ Rico × Forlani Roberto k-42641) and Fori 1 ... 8 (k-65589 ... k-65596) (F₄ Foton k-55696 × Rico). Their responses to a short 12-hour day were assessed. Vernalization conditions were 30 days at 3°C. The genetics of plant sensitivity to vernalization and photoperiods was studied using allele-specific primers for the genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* and *Ppd-D1*. **Results and conclusions.** In the Northwest of Russia, the period from seeding to heading for Rico plants was 39.9 ± 1.49 days, or 14.8 ± 1.22 days less than for the released commercial wheat cultivars. Among the 8400 wheat accessions, studied by the Wheat Genetic Resources Department of VIR in this area from 1948 to 2018, the shortest period from germination to heading was observed in the line Rico: 29 (28–30) days. The absence of response to vernalization in Rico, Fori and Rifor lines was determined by the dominant alleles *Vrn-A1*, *Vrn-B1* and *Vrn-D1*. Photoperiodism in Rico and partially in Rifor was controlled by at least two genes: *Ppd-D1* and *Ppd-B1*. In the F₂ population of Rico hybrids with 8 wheat accessions no transgression was observed beyond the limits of Rico's variation. The difference in the development rate between Rico and other wheat accessions is controlled by two or three non-allelic genes. Rifor lines can compete in productivity with commercialized wheat cultivars.

Key words: ultra-earliness, vernalization, photoperiod, productivity, genes.

Введение

Создание скороспелых сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с периодом вегетации, отражающим климатические условия окружающей среды, является важной задачей селекции в России. Для оптимизации селекции скороспелых и продуктивных сортов яровой пшеницы, адаптированных к условиям внешней среды, необходим поиск нового исходного материала. Одним из направлений этой работы является использование генетического материала форм пшеницы с высокой скоростью развития – так называемых ультраскороспелых форм. Они могут быть выявлены в сорimente

определенных экологических зон или быть результатом рекомбинационных процессов и целенаправленного отбора в процессе селекции.

В наших опытах при скрещивании двух образцов мягкой пшеницы с высокой скоростью развития (СКФ селекции Р. М. Карамышева и АНК-17В [к-60314] селекции С. Ф. Коваль) выделена ультраскороспелая линия Рико (к-65588), *Triticum aestivum* var. *erythrospermum* Koern. Образец СКФ отселектирован из гибридов скороспелых образцов к-33171 (Ленинградская обл.) и Santa Elena (к-47114, Мексика). В свою очередь, образец к-33171 выделен среди обработанной гамма-лучами популяции гибридов сорта 'Marquis' с линией мягкой пшеницей Т85/14.

Как впоследствии оказалось, ультраскороспелая линия Рико обладает рядом особенностей, выделяющих ее среди представителей коллекции генетических ресурсов растений ВИР (Уникальная научная установка – УНУ, регистрационный номер USU_505851) по важным адаптивным признакам: скорости развития, реакции на яровизацию и фотопериод.

В данной статье обобщены результаты опытов по анализу особенностей физиологии и генетики линии Рико, а также итогов использования Рико в селекционных программах в качестве донора ультраскороспелости в сочетании со слабой фотопериодической чувствительностью.

Условия, материал и методы

Опыты проведены в 2009–2018 гг. в условиях Северо-Запада России (г. Санкт-Петербург) на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н. И. Вавилова (ВИР). В качестве стандартов использовали районированные в Северо-Западном районе России сорта 'Ленинградка' (к-47882), 'Ленинградская 6' (к-64900) и 'Ленинградская 97' (к-62935).

Объектом исследований, помимо Рико, явился 81 образец яровой мягкой пшеницы коллекции генетических ресурсов растений ВИР (Rigin et al., 2018a). В состав этого набора входили образцы с различной скоростью развития, а также константные рекомбинантные формы яровой мягкой пшеницы с генетическим материалом Рико, созданные в отделе генетики ВИР:

- ультраскороспелые линии Фори 1 ... 8 (к-65589 ... к-65596), которые выделены среди гибридов F_4 Фотон (к-55696) × Рико;

- ультраскороспелые линии Рифор 1...10, отобранные среди гибридов F_{6-7} Рико × Forlani Roberto (к-42641).

В рамках настоящего исследования проанализирована оценочная база данных отдела ГР пшеницы ВИР, созданная по результатам полевого изучения образцов яровой мягкой пшеницы в условиях Ленинградской области с 1948 по 2018 г. по признаку «всходы – колошение».

Скорость развития пшеницы оценивали в поле по продолжительности периода «всходы – колошение». Генетика скорости развития исследована путем гибридологического анализа с привлечением в качестве тестеров почти изогенных линий Triple Dirk (TDD *Vrn-A1*, TDB *Vrn-B1*, TDE *Vrn-D1*, TDF *Vrn-D4*) и озимых сортов 'Альбидум 114' и 'Armada'. При молекулярном тестировании применяли аллель-специфичные праймеры для генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Ppd-D1* (Zlotina et al, 2012).

Фотопериодическая чувствительность определена в условиях 18-часового естественного и 12-часового короткого дня. Образцы, задерживающие колошение на коротком дне по сравнению с длинным днем менее чем на 10 суток, классифицировали как слабо чувствительные к фотопериоду. Условия яровизации – 30 дней при 3°C.

При анализе элементов структуры урожая вычисляли средние величины признаков и их доверительные интервалы, рассчитанные при уровне значимости 0,05. Статистическая обработка оценочной базы данных выполнена с помощью программы Microsoft Excel 2010 и методических указаний (Zaytsev, 1984).

Результаты и обсуждение

Скорость развития до колошения. По результатам 16-летнего исследования в условиях Северо-Запада России период от посева до колошения растений Рико равен $39,9 \pm 1,49$ дней, в отдельные годы – от 36 до 44 дней. Таким образом, скорость развития Рико до колошения в среднем на $14,8 \pm 1,22$ дней (в отдельные годы на 13–19 дней) выше районированных сортов пшеницы ('Ленинградка', 'Ленинградская 6' и 'Ленинградская 97'). Корреляция между темпами развития Рико и этих районированных сортов пшеницы в этот период соответствовала 0,71, то есть была достаточно высокой.

Интересный факт: среди 8400 образцов яровой мягкой пшеницы, прошедших трехлетнее (и более) изучение с 1948 по 2018 г. в условиях г. Пушкина, самый короткий период «всходы – колошение» отмечен у линии Рико – 29 дней (28–30), а следуют за ней линии Фори (к-65591, к-65593, к-65595) – 30 дней.

Быстрое развитие растений Рико от посева до колошения в сравнении с другими образцами коллекции яровой пшеницы ВИР отмечено в различных экологических зонах страны, и не обнаружено смены рангов по этому признаку в сравнении с районированными и другими сортами пшеницы.

Некоторые образцы пшеницы по скорости развития до колошения в отдельные годы могут не уступать Рико, например Фори 3 (к-65591) и линия 65-1, но в наших опытах не найдено ни одного образца яровой мягкой пшеницы, превышающего линию Рико по темпам развития до колошения.

Не исключено, что скорость развития растений Рико до колошения в определенных условиях среды может отражать возможный предел скороспелости яровой мягкой пшеницы.

За продолжительность периода «всходы – колошение» в основном ответственны гены, контролирующие реакцию растений на яровизирующие температуры и реакцию на различную длину дня. Основная функция этих генов – регуляторная.

Реакция на яровизацию. Растения Рико характеризуются практически полным отсутствием реакции на яровизирующую температуру. Такое явление характерно для ультраскороспелых форм яровой мягкой пшеницы. В литературе описаны четыре главных гена, доминантные аллели которых ассоциируются с реакцией растительной мягкой пшеницы на яровизацию, среди которых *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Vrn-D4*. Имеются и другие, менее исследованные гены, влияющие на этот процесс (Goncharov, 2003; Kiseleva, Salina, 2018).

В наших экспериментах с использованием изогенных линий Triple Dirk и ген-специфичных праймеров выяснено, что в генотипе Рико имеются доминантные аллели генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*.

Реакция на фотопериод. У Рико слабая фотопериодическая реакция, что характерно для большинства ультраскороспелых образцов яровой мягкой пшеницы (табл. 1). Слабая реакция растений Рико по сравнению с другими образцами отмечена и на условия короткого 8-часового дня.

Однако некоторые образцы со значительной скоростью развития имеют и сравнительно высокую реакцию на короткий 12-часовой фотопериод. Так, в наших опытах к группе ультраскороспелых образцов с высокой реакцией на длину дня относятся 'Новосибирская 15', образец Е 68 из Китая, 'Луч Севера', 'Sonoga 64' (см. табл. 1).

Таблица 1. Фотопериодическая чувствительность образцов яровой мягкой пшеницы, с различной скоростью развития (Пушкин, вегетационный опыт, 2011 г.)**Table 1. Photoperiodism in spring bread wheat accessions with different rates of development** (vegetation experiment, Pushkin, 2011)

Номер по каталогу ВИР	Сорт, линия	Происхождение	Период от всходов до колошения, дни		
			18-часовой естественный день	короткий 12-часовой день	реакция на короткий день
65588	Рико	Ленинградская обл.	29,4±0,31	32,3±0,30	2,9±0,43
64257	Новосибирская 15	Новосибирская обл.	32,1±0,18	63,8±0,85	31,7±0,08
28535	Е 68	Китай	33,4±0,22	54,5±0,96	21,1±0,98
55696	Фотон	Краснодарский край	34,4±0,16	35,5±0,27	1,1±0,31
45929	Sonalika	Индия	35,9±0,54	37,4±0,56	1,5±0,77
40789	Луч Севера	Архангельская обл.	36,0±0,43	46,2±0,42	10,2±0,59
49701	T-13	Эквадор	36,4±0,31	45,6±0,43	9,2±0,53
47114	Santa Elena	Мексика	40,6±0,22	49,2±0,46	8,6±0,50
45398	Sonora 64	Мексика	41,3±0,53	51,0±0,97	9,7±1,10
64900	Ленинградская 6	Ленинградская обл.	42,8±0,39	70,6±1,65	27,8±1,69
62935	Ленинградская 97	Ленинградская обл.	42,4±0,58	72,5±3,33	30,1±3,38
42641	Forlani Roberto	Италия	70,3±1,16	87,0±2,61	16,7±2,85

Фотопериодическую чувствительность мягкой пшеницы контролируют гены *Ppd-D1*, *Ppd-B1* и *Ppd-A1* (Welsh et al., 1973; Shindo et al., 2003). Фотопериодическую реакцию Рико контролируют как минимум два гена: *Ppd-D1* и *Ppd-B1*.

Скороспелость *per se*. Продолжительность вегетационного периода мягкой пшеницы находится под контролем, помимо генов *Vrn* и *Ppd*, также и генов *Eps*, определяющих скороспелость в узком смысле (*per se*). Возможно, это присуще ультраскороспелым образцам мягкой пшеницы. Не исключено, что гены, контролирующие скороспелость в узком смысле, имеются у Рико как самой скороспелой линии пшеницы. Такие гены могут влиять на темпы прохождения отдельных периодов онтогенеза, которые, в свою очередь, могут зависеть от реакции генотипа растений на температуру, влажность и прочие факторы внешней среды (Keim et al., 1973; Halloran, 1976). В литературе отмечается существование большого числа генов *Eps* как у пшеницы, так и у других злаков (Cockram et al., 2007).

Исследованы комбинации Рико (39 дней от посева до колошения) с образцами яровой мягкой пшеницы: Фотон (к-55696, Краснодарский край) – 43; 'Камчадалка' (к-38586, Красноярский край) – 42; МГ-16 (к-45970, Мексика) – 49; T-13 (к-49701, Эквадор) – 48; 'Achill' (к-57720, Бельгия) – 57 дней, и тремя изогенными линиями: Triple Dirk – TDD *Vrn-A1*, TDB *Vrn-B1*, TDE *Vrn-D1*. Как оказалось, по времени колошения F₁-гибриды этих комбинаций занимали промежуточное положение по отношению к родителю в форме с небольшим отклонением в сторону более позднего родителя. Система *per se* Рико достоверно не экспрессировалась в первом поколении этих комбинаций (Rigin, Pyzhenkova, 2011).

В F₂-гибридах были выделены две группы. В первую группу вошли растения по скорости развития до колошения не отличающиеся от Рико. В альтернативную группу включили все остальные особи (табл. 2).

Как следует из таблицы, различие по высокой скорости развития между Рико и другими образцами пшеницы контролируется двумя или тремя неаллельными генами. Среди исследованных популяций F₂ и F₃ отмечена трансгрессия в сторону позднеспелого родителя, но ни в одной из комбинаций не обнаружено ни одного растения, выходящего за пределы варьирования Рико. Выше сообщалось об отсутствии подобных ультраскороспелых генотипов среди исследованного нами большого числа представителей мягкой пшеницы с яровым типом развития. Поэтому признак ультраскороспелости *per se* у Рико для гибридологического анализа темпов развития пшеницы представляет собой хорошо идентифицируемый фен, который можно определить, как «фен Рико». Выделенные среди расщепляющихся популяций F₂, F₃ такие ультраскороспелые генотипы растений являются слабо отзывчивыми на короткий день, нечувствительными к яровизации и, как правило, имеют пониженную продуктивность колоса.

Высокая скорость развития растений Рико ассоциируется с экспрессией описанного в литературе гена *Eps*, контролирующего скороспелость *per se*. Возможно, ген *Eps* является блоком полигенов, который идентифицируется менделевскими методами. Определенные варианты этих полигенов могут закрепляться отбором и обуславливать проявление эффекта скороспелости *per se*.

Создание высокопродуктивных рекомбинантов.

Одним из направлений нашей работы явилось использование генетических особенностей линии Рико для определения возможности создания рекомбинантов яровой мягкой пшеницы, сочетающих ультраскороспелость, нечувствительность к яровизации, слабую реакцию на фотопериод и сравнительно высокую продуктивность. С этой целью были выделены константные линии Рифор среди гибридов F_{6,7} Рико × Forlani Roberto.

Таблица 2. Расщепление по высокой скорости развития F_2 -гибридов Рико с образцами яровой пшеницы (по Ригину, Пыженковой, 2011, с дополнением)**Table 2. Segregation for high development rate in F_2 hybrids of Rico with spring wheat accessions** (from Rigin, Pyzhenkova, 2011, with addendum)

Комбинация	Всего растений	Соотношение типов растений в F_2		Ожидаемое соотношение	χ^2
		тип Рико	другие типы		
Фотон × Рико	429	17	412	1 : 15	3,83
Рико × Камчадалка	142	9	133	1 : 15	0,00
Рико × МГ16	72	3	69	1 : 15	0,68
Рико × Achill	95	3	92	1 : 15	1,54
Рико × Т13	379	7	372	1 : 63	0,21
TDD <i>Vrn-A1</i> × Рико	875	14	861	1 : 63	0,01
TDB <i>Vrn-B1</i> × Рико	750	5	745	1 : 63	3,90
TDE <i>Vrn-D1</i> × Рико	530	14	516	1 : 63	0,44

Согласно молекулярно-генетическому анализу, ультраскороспелые линии Рифор 1, Рифор 2, Рифор 3, Рифор 6, Рифор 7, как и Рико, имеют гены *Vrn-A1*, *Vrn-B1a*, *Vrn-D1*, которые обуславливают отсутствие реакции растений на яровизацию. Линии Рифор имеют также ген *Ppd-D1a*, который контролирует проявление слабой чувствительности к короткому 12-часовому дню.

Как показали полевые испытания в условиях Северо-Западного региона России, линии Рифор существенно отличаются от исходной линии Рико по темпам развития, но были значительно более скороспелыми (приблизительно на 10–13 дней), чем стандартные сорта мягкой пшеницы 'Ленинградская 6' и 'Ленинградская 97'. Некоторые линии Рифор могут конкурировать с этими сортами пшеницы по массе 1000 зерен, продуктивности колоса и продуктивности 1 м² (Rigin et al., 2018b).

Следует отметить также, что генетический материал Рико является основой создания константных ультраскороспелых линий Фори, выделенных среди гибридов F_4 Фотон × Рико. Линии Фори, кроме высокой скорости развития, обладают отсутствием реакции на яровизацию (контролируют гены *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*), слабой чувствительностью к короткому фотопериоду (имеют ген *Ppd-D1*) (Vrazhnov et al., 2012). С использованием Фори 7 в Челябинском НИИСХ создан перспективный сорт 'Эритроспермум 25513' (Rigin et al., 2018a).

Принимая во внимание результаты многолетних исследований, можно заключить, что нам удалось с использованием ультраскороспелой формы Рико показать возможность создания рекомбинантов яровой мягкой пшеницы, сочетающих ультраскороспелость и сравнительно высокую продуктивность.

Заключение

Ультраскороспелая линия Рико (*T. aestivum* var. *erythrospermum*) обладает высокой скоростью развития от посева до колошения в сравнении с другими представителями коллекции яровой мягкой пшеницы генетических ресурсов растений ВИР. По данным за 16 лет, в условиях Северо-Запада России период от посева до колошения растений Рико равен $39,9 \pm 1,49$ дней, что

в среднем на $14,8 \pm 1,22$ (в отдельные годы на 13–19) дней короче, чем районированных сортов пшеницы ('Ленинградка', 'Ленинградская 6' и 'Ленинградская 97').

Среди 8400 образцов яровой мягкой пшеницы, прошедших трехлетнее (и более) изучение с 1948 по 2018 г. в условиях г. Пушкина, самый короткий период «всходы – колошение» отмечен у линии Рико – 29 дней (28–30), а за ней следуют линии Фори (к-65591, к-65593, к-65595) – 30 дней.

Высокая скорость развития Рико отмечена в различных экологических зонах страны. В экспериментах с использованием изогенных линий Triple Dirk и генспецифичных праймеров у Рико обнаружены доминантные аллели генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, детерминирующие отсутствие реакции на яровизацию. Слабую фотопериодическую реакцию у Рико контролируют как минимум два гена *Ppd-D1* и *Ppd-B1*.

Признак ультраскороспелости *per se* у Рико, который можно ассоциировать с геном *Eps*, достоверно не экспрессируется в фенотипах растений F_1 Рико с другими образцами яровой пшеницы. Различие по высокой скорости развития между Рико и исследованными образцами пшеницы детерминированы двумя или тремя неаллельными генами. Не обнаружено трансгрессий по скорости развития за пределы варьирования Рико. Возможно, ген *Eps* Рико, определяющий ультраскороспелость *per se*, является блоком полигенов, который идентифицируется менделевскими методами.

С использованием генетического потенциала Рико созданы ультраскороспелые линии Рифор, не реагирующие на яровизацию и слабо – на фотопериод. Продуктивность линий Рифор выше исходной линии Рико, и в этом отношении они могут конкурировать с районированными сортами 'Ленинградская 6' и 'Ленинградская 97'.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

References/Литература

- Cockram J., Jones H., Leigh F.J., O'Sullivan D., Powell W., Laurie D.A., Greenland A.J. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication and sustainable productivity. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58(6):1231-1244. DOI: 10.1093/jxb/erm042
- Goncharov N.P. Genetics of growth habit (spring vs winter) in common wheat: confirmation of the existence of dominant gene *Vrn4*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;107(4):768-772. DOI: 10.1007/s00122-003-1317-x
- Halloran G.M., Gene for vernalization response in homologous group 5 of *Triticum aestivum*. *Canadian Journal of Genetics and Cytology*. 1976;18(2):211-216.
- Keim D.L., Welsh J.R., McConnel R.L. Inheritance of photoperiodic heading response in winter and spring cultivars of bread wheat. *Canadian Journal of Plant Science*. 1973;53(2):247-250. DOI: 10.4141/cjps73-046
- Kiseleva A.A., Salina E.A. Genetic regulation of common wheat heading time. *Russian Journal of Genetics*. 2018;54(4):381-396. [in Russian] (Киселёва А.А., Салина Е.А. Генетические механизмы формирования времени колошения мягкой пшеницы. *Генетика*. 2018;54(4):381-396). DOI: 10.7868/S001667581804001X
- Rigin B.V., Pyzhenkova Z.S. Genes that control the reaction to vernalization and earliness *per se* of ultra-early forms of spring common wheat (*Triticum aestivum* L.). *Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding*. 2011;168:39-49. [in Russian] (Ригин Б.В., Пыженкова З.С. Гены, контролирующие реакцию на яровизацию и скороспелость *per se* ультраскороспелых форм яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011; 168:39-49).
- Rigin B.V., Zuev E.V., Koshkin V.A., Pyzhenkova Z.S., Matvienko I.I., Brykova A.N., Kovaleva O.N., Zveinek I.A. Catalogue of the VIR global collection. Issue 859. Spring bread wheat: characterization of early and ultra-early accessions according to their productivity and photoperiod sensitivity. St. Petersburg: VIR; 2018a. [in Russian] (Ригин Б.В., Зуев Е.В., Кошкин В.А., Пыженкова З.С., Матвиенко И.И., Брыкова А.Н., Ковалева О.Н., Звейнек И.А. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 859. Яровая мягкая пшеница: характеристика скороспелых и ультраскороспелых образцов по признакам продуктивности и фотопериодической чувствительности. Санкт-Петербург: ВИР; 2018a). DOI: 10.30901/978-5-905954-65-8
- Rigin B.V., Zuev E.V., Tyunin V.A., Shreider E.R., Pyzhenkova Z.S., Matvienko I.I. Breeding and genetic aspects of creating productive forms of fast-developing spring bread wheat. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018b;179(3):194-202. [in Russian] (Ригин Б.В., Зуев Е.В., Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Пыженкова З.С., Матвиенко И.И. Селекционно-генетические аспекты создания продуктивных форм мягкой яровой пшеницы с высокой скоростью развития. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018b; 179(3):194-202).
- Shindo C., Tsujimoto H., Sasakuma T. Segregation analysis of heading traits in hexaploid wheat utilizing recombinant inbred lines. *Heredity*. 2003;90:56-63. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800178
- Vrazhnov V.A., Koshkin V.A., Rigin B.V., Potokina E.K., Tyunin V.A., Shreider E.R., Alekseeva E.A., Matvienko I.I., Pyzhenkova Z.S. Ecological testing of ultra-early common wheat forms under various photoperiod conditions. *Russian Agricultural Sciences*. 2012;38(2):79-85. [in Russian]. (Вражнов В.А., Кошкин В.А., Ригин Б.В., Потоккина Е.К., Тюнин В.А., Шрейдер Е.Р., Алексеева Е.А., Матвиенко И.И., Пыженкова З.С. Экологическое испытание ультраскороспелых форм мягкой пшеницы в условиях разного фотопериода. *Доклады Российской Академии сельскохозяйственных наук*. 2012;2:3-8).
- Welsh J.R., Keim D.L., Pirasteh B., Richards R.D. Genetic control of photoperiod response in wheat. In: E.R. Sears, L.M.S. Sears (eds). *Proceedings of the fourth International Wheat Genetics Symposium, held at the University of Missouri, Columbia, Missouri, USA, August 6-11, 1973*. Columbia, Mo.: University of Missouri; 1973. p.879-884.
- 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).
- Zlotina M.M., Kiseleva A.A., Potokina E.K. The use of allele-specific markers of the *Vrn* and *Ppd* genes for rapid diagnosis of photoperiodic sensitivity and the need for vernalization of common wheat and barley. Methodological guidelines (Ispolzovaniye allel-spetsifichnykh markerov genov *Vrn* i *Ppd* dlya ekspress-diagnosticski fotoperiodicheskoy chuvstvitelnosti i potrebnosti v yarovizatsii myagkoy pshenitsy i yachmenya. Metodicheskiye ukazaniya). St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian]. (Злотина М.М., Киселева А.А., Потоккина Е.К. Использование аллель-специфичных маркеров генов *Vrn* и *Ppd* для экспресс-диагностики фотопериодической чувствительности и потребности в яровизации мягкой пшеницы и ячменя. Методические указания. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Ригин Б.В., Зуев Е.В., Андреева А.С., Пыженкова З.С., Матвиенко И.И. Линия Рико – самая скороспелая среди представителей коллекции яровой мягкой пшеницы ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):94-98. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-94-98

Rigin B.V., Zuev E.V., Andreeva A.S., Pyzhenkova Z.S., Matvienko I.I. The line Rico is the earliest maturing accession in the VIR collection of spring bread wheat. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):94-98. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-94-98

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-94-98>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ «ГЕНОТИП – СРЕДА» И НАСЛЕДОВАНИЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ В КОМБИНАЦИИ СКРЕЩИВАНИЯ СЕМЕННОГО И БЕССЕМЯННОГО СОРТОВ ВИНОГРАДА (*VITIS VINIFERA* L.)

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-99-112

УДК 634.8.093

Поступление/Received: 19.06.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

В. РОЙЧЕВ

Аграрный Университет – Пловдив,
Болгария, Пловдив 4000, бул. Менделеев, 12;
✉ roytchev@yahoo.com

GENOTYPE-ENVIRONMENT INTERACTIONS AND
INHERITANCE OF QUANTITATIVE TRAITS
IN A HYBRID COMBINATION BETWEEN SEEDED AND
SEEDLESS GRAPEVINE CULTIVARS (*VITIS VINIFERA* L.)

V. ROYCHEV

Agricultural University – Plovdiv,
12 Mendeleev Blvd., Plovdiv 4000, Bulgaria;
✉ roytchev@yahoo.com

Проведено исследование по выявлению взаимодействий «генотип – среда» и наследования количественных признаков в комбинации скрещивания семенного и бессемянного сортов винограда – Армира × Русалка 1. Было установлено, что отбор ценных гибридных форм будет более эффективным по признакам «цветение – размягчение ягод», «размягчение ягод – технологическая спелость», «масса грозди», «масса 100 ягод» и «кислотность». Взаимодействия доминантных генов со средой протекают гораздо более интенсивно по сравнению с взаимодействиями аддитивных генов. Очень высокими показателями наследуемости в поколении F_1 обладают признаки «распускание почек», «цветение», «распускание почек – цветение», «цветение – размягчение ягод», «размягчение ягод – технологическая спелость», «индекс формы ягоды (длина/ширина)», «масса 100 ягод», «сахаристость» и «кислотность». В зависимости от генетической стабильности доминантного параметра, взаимодействующего со средой, можно произвести сравнительную оценку для каждого признака и соответственно селекционной цели отобрать элитные растения – гибриды, сочетающие важнейшие хозяйственные признаки.

Ключевые слова: статистические модели, генетика количественных признаков, аддитивные и доминантные гены, влияние условий внешней среды.

The genotype–environment interactions and the inheritance of quantitative traits in a hybrid combination between a seeded grapevine cultivar and a seedless one (Armira × Rusalka 1) have been studied. It has been found that the selection of valuable hybrid forms shall become more efficient when conducted according to the traits ‘flowering – berry softening’, ‘berry softening – technological maturity’, ‘cluster weight’, ‘weight of 100 berries’ and ‘acids’. Dominant gene interactions with the environment are characterized by significantly greater intensity in comparison to those of additive genes. Inheritance in F_1 progeny manifests very high values for the traits ‘budding’, ‘flowering’, ‘budding – flowering’, ‘flowering – berry softening’, ‘berry softening – technological maturity’, ‘berry length’, ‘berry width’, ‘weight of 100 berries’, ‘sugars’ and ‘acids’. According to the genetic stability of the dominant parameter interacting with the environment, a comparative evaluation can be made for each trait and, depending on the selection purpose, elite hybrid plants can be singled out, which possess a combination of the most important commercial traits.

Key words: statistical models, genetics of quantitative traits, additive and dominant genes, influence of environmental conditions.

Введение

Статистические модели в генетике количественных признаков чаще всего описывают популяционные соотношения и трудноприменимы в селекции винограда, в которых особый интерес представляют генетические эффекты и эффекты взаимодействия «генотип – среда» аддитивных и доминантных генов. Большинство хозяйственно важных признаков обычно нечетко различимы у отдельных гибридных форм, фенотипические характеристики которых обусловлены не только генетическими причинами, но и подвержены влиянию условий внешней среды. Эффекты взаимодействия «генотип – среда» аддитивных и доминантных генов сказываются на изменчивости и стабильности признаков, в силу чего они были объектом ряда публикаций и обзорных исследований (Comstock, Moll, 1963; Freeman, 1973; Hill, 1975; Fedin et al., 1980; Khotyleva, Tarutina, 1982; Kearsley, 1993). В этих трудах в качестве адекватной принимается доминантная модель, в которой фе-

нотипические значения наиболее близки к генотипическим, и анализируется взаимодействие аддитивных генов более чем в одной среде (Moreno-González, Cubero, 1986; Moreno-González, 1993). Другие авторы установили, что связь между характеристиками различных генотипов и варьирующими условиями среды может быть охарактеризована линейной регрессией (Finlay, Wilkinson, 1963; Allard, Bradshaw, 1964; Perkins, Jinks, 1968, 1968; Freeman, Perkins, 1971). В качестве основного критерия анализа изменчивости расщепления используется математическая модель, базирующаяся на средних значениях количественного признака и вместе с тем отражающая фенотипическую и генотипическую ценность отдельных гибридных форм в популяции (Perkins, Jinks, 1971, 1973; Rokitsky, 1973). Десертные сорта винограда и гибридные поколения, полученные в результате их скрещивания, в относительно большей степени подвержены влиянию условий внешней среды по сравнению с винными. Цель настоящего исследования – повысить эффективность селекцион-

ного процесса путем анализа взаимодействий «генотип – среда» и наследования хозяйственно ценных количественных признаков в комбинации скрещивания семенного и бессемянного сортов винограда.

Материалы и методы

В течение четырех лет в поколении F_1 от комбинации скрещивания семенного и бессемянного сортов винограда (Армира × Русалка 1) определены семнадцать количественных признаков, сгруппированных в четыре условные группы (Rouchev, 2012, 2014). **I группа – Фенологические признаки (продолжительность фенофазы, межфазного периода):** 1 – «распускание почек»; 2 –

«цветение»; 3 – «распускание почек – цветение»; 4 – «цветение – размягчение (окрашивание) ягод»; 5 – «размягчение (окрашивание) ягод»; 6 – «размягчение (окрашивание) ягод – технологическая спелость»; 7 – «распускание почек – технологическая спелость»; **II группа – Ботаническое описание грозди:** 8 – «длина грозди»; 9 – «ширина грозди»; 10 – «индекс формы грозди»; 11 – «масса грозди»; **III группа – Ботаническое описание ягоды:** 12 – «длина ягоды»; 13 – «ширина ягоды»; 14 – «индекс формы ягоды»; 15 – «масса 100 ягод»; **IV группа – Химический состав ягоды:** 16 – «сахара»; 17 – «кислотность». Сокращенные обозначения признаков, используемые далее в статье для облегчения восприятия, приведены в таблице 1.

Таблица 1. Сокращенные обозначения признаков, используемые в статье
Table 1. Abbreviated denominations of traits used in the article

№ признака	Признак	Сокращенное обозначение признака
I группа. Фенологические признаки (дни / days)		
1	распускание почек	1-рас.п.
2	цветение	2-цв.
3	распускание почек – цветение	3-рас.п.-цв.
4	цветение – размягчение (окрашивание) ягод	4-цв.-раз.яг.
5	размягчение (окрашивание) ягод	5-раз.яг.
6	размягчение (окрашивание) ягод – технологическая спелость	6-раз.яг.-тех.сп.
7	распускание почек – технологическая спелость	7-рас.п.-тех.сп.
II группа. Ботаническое описание грозди		
8	длина грозди (см/см)	8-дл.гр.
9	ширина грозди (см/см)	9-шир.гр.
10	индекс формы грозди» (длина/ширина)	10-инд.фор.гр.
11	масса грозди (г/г)	11-мас.гр.
III группа. Ботаническое описание ягоды		
12	длина ягоды (мм/мм)	12-дл.яг.
13	ширина ягоды (мм/мм)	13-шир.яг.
14	индекс формы ягоды (длина/ширина)	14-инд.фор.яг.
15	масса 100 ягод (г/г)	15-мас.100яг.
IV группа. Химический состав ягоды		
16	сахара (сумма сахаров, %)	16-сах.
17	кислотность (содержание кислот, г/дм ³ /г/дм ³)	17-кисл.

В исследовании использованы основные параметры, характеризующие аддитивные и доминантные генные эффекты и их взаимодействие со средой. Применялись классические методы, определяющие аддитивность $d = (P\bar{x}_i - P\bar{x}_j) : 2$, доминантность $h = F_1\bar{x}_i - m$ и степень доминантности h/d (m – среднее значение обоих родителей) (Mather, Jinks 1971; Mather, Caligari, 1976). Селекционная ценность представлена аддитивным параметром d и коэффициентом $d/m\%$; наследование – степенью доминантности h/d ; стабилизирующий или дестабилизирующий эффект аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой, – коэффициентами K_1 и K_2 и данными о коэффициентах регрессии bx_i/e_j ; и наследуемость в широком смысле h^2 . Аддитивный (d) и доминантный (h) параметры были использованы в качестве контроля (St). Показатель эффекта среды вычислен по формуле $e_j = \bar{x}_j - m$, аддитивный параметр $gd = x_{ij} - e_j - d - m$ и $gh = F_1x_{ij} - e_j - h - m$, где $m = (\sum P_1x_{ij} + \sum P_2x_{ij}) : N$ – популяционное среднее двух родительских сортов \bar{x}_j по средам.

Наследуемость у P_1 , P_2 и поколения F_1 определена коэффициентом повторяемости, полученным в результате однофакторного дисперсионного анализа без повторностей (Savchenko, 1984; Lakin, 1990). Чтобы охарактеризовать эффект аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой (gd и gh), вычислены варианты σ^2gd и σ^2gh , а относительно фенотипической вариабельности – варианты σ^2x_i и вариационные коэффициенты $VCx_i\%$. Стабилизирующий и дестабилизирующий эффекты gd и gh выражены коэффициентами $K_1 = \sigma^2x_i / \sigma^2e_j$ и $K_2 = VCx_i\% / VC\bar{x}_j\%$, при которых в качестве стандарта использованы σ^2e_j и $VC\bar{x}_j\%$, где у $K_1 > 1$, $K_2 > 1$ эффект является дестабилизирующим, а у $K_1 < 1$, $K_2 < 1$ – стабилизирующим (Kilchevsky, Khotyleva, 1985, 1989).

Для определения коэффициентов регрессии $b(d+gd)/e_j$ и $b(h+gh)/e_j$ применялась актуализированная методика М. А. Федина и др., (Fedina et al., 1980), где $b(d+gd)e_j = \Sigma(d+gd)e_j / e_j^2$, квадрат отклонения линии регрессии $\Sigma d^2 = \sigma^2(d+gd) \cdot (n-1) - b^2(d+gd) / e_j \cdot e_j^2$, средний квадрат отклонений регрессии $S^2d = \Sigma d^2 / (n-2)$ и ошибка $Sb \sqrt{S^2d / \Sigma e_j^2}$, причем $t = b(d+gd)e_j / Sb$. Среднеквадратическая ошибка отклонения регрессии S^2d определена по формуле $Fon = S^2d / S^2e / n$, причем S^2e получен путем двухфакторного дисперсионного анализа P_1 , P_2 и поколения F_1 (фактор A – среда, фактор B – сорта) с повторениями. Коэффициенты регрессии bx_i/e_j родительских сортов и поколения F_1 вычислены с применением формул $P_{max} - bx_i/e_j = 1 + b(d+gd)e_j$ и $P_{min} - bx_i/e_j = 1 - b(d+gd)e_j$, и только для поколения F_1 $bx_i/e_j = 1 + b(h+gh)e_j$. Их использовали и для составления диаграмм, отражающих отдельные признаки посредством уравнений: $d \hat{+} gd = d + bgd / e_j \cdot e_j$ и $h \hat{+} gh = h + bgh / e_j \cdot e_j$ и для $\hat{x}_i = \bar{x}_i + bx_i / e_j \cdot e_j$, с учетом выявления изменчивости генетических параметров d , h , а также ожидаемых теоретических значений, характеризующих генетическую и фенотипическую изменчивость признаков (Eberchart, Russell, 1966).

Результаты и обсуждение

Между средними значениями первых четырех фенологических признаков у родительских сортов Армира и Русалка 1 имеются различия, аддитивный параметр (d) которых обуславливает их генетическую ценность (табл. 2). Он находится в пределах от 0,1500 до 7,5583 и хорошо выражен у признаков 3-рас.п.-цв. и 4-цв.-разяг. Доминантный параметр (h) колеблется в пределах от -0,0500 до 5,2625. Показатель доминантности (h/d) варьировал от -0,3333 до 0,8182, то есть доминантность была неполной. Повышенная селекционная ценность, выраженная аддитивной составляющей, наряду со степенью доминантности являются хорошей предпосылкой для селекции. Эффект аддитивных генов, взаимодействующих со средой (σ^2gd), имеет относительно низкие значения, проявляющиеся ярче всего по признакам 3-рас.п.-цв. (1,7124) и 4-цв.-разяг. (0,2911). Вариансы доминантных генов, взаимодействующих со средой (σ^2gh), отличаются более высокими уровнями у этих же признаков – 1,9773 и 2,9234.

Аддитивные и доминантные эффекты генов, взаимодействующих со средой, сказываются и на фенотипических значениях признаков, определяющих варианты и вариационные коэффициенты. У сорта 'Армира' они следующие: $\sigma^2x_i = 0,0432-0,9765$ и $VCx_i\% = 1,8986-5,1792$, а у сорта 'Русалка 1' – $\sigma^2x_i = 0,0133-0,2577$ и $VCx_i\% = 0,2615-8,1890$, что означает, что у второго сорта признаки более стабильные. Аналогично сравнение и по относительной стабильности ($VCx_i\%$). Коэффициенты K_1 и K_2 показывают, что эффект аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой, почти во всех случаях разнонаправленный.

Коэффициенты регрессии $b(d+gd)/e_j$ находятся в интервале от -1,8000 до -0,3367. Относительно высокими (-0,3367 и -0,4647) значениями они отличаются у признаков 2-цв. и 3-рас.п.-цв. (рис. 1, б, в) и значительно более низкими – у признаков 1-рас.п. и 4-цв.-разяг. (рис. 1, а, г). Аддитивный параметр в разных средах отличается большей стабильностью у первых признаков и нестабилен у вторых, что сказывается и на возможностях селекции. Регрессии $b(h+gh)/e_j$ у признаков 2-цв. и 4-цв.-разяг. равняются -0,2953 и -0,1053 и обеспечивают стабильность доминантного параметра, а у признаков 1-рас.п. и 3-рас.п.-цв. (-1,000 и -1,2983 соответственно) – нестабильность. У признаков 1-рас.п., 2-цв. и 3-рас.п.-цв. отклонения прямых регрессии $b(d+gd)/e_j$ и $b(h+gh)/e_j$ небольшие и синхронные, что обуславливает приблизительно одинаковое варьирование d и h в разных средах сообразно средовому показателю (e_j). Прямые регрессии двух генетических показателей пересекаются недалеко от начала координат, где отражается полная доминантность. У всех признаков S^2d характеризуется недоказанностью и обуславливает стабильность.

Значения коэффициентов регрессии bx_i/e_j у сорта 'Армира' варьируют в пределах от -0,8000 до 2,3977 и значительно отклоняются от St , что свидетельствует о генетической нестабильности аддитивного параметра.

Таблица 2. Генетические параметры аддитивных и доминантных генных эффектов и их взаимодействие со средой, аддитивная способность и стабильность признаков в результате комбинации скрещивания сортов Армира × Русалка 1

Table 2. Genetic parameters of additive and dominant gene effects and their interactions with the environment, additive ability and stability of traits in the cross combination between the cultivars Armira × Rusalka 1

Показатели	Группы	I группа – Фенологические признаки										II группа – Ботаническое описание грозди					III группа – Ботаническое описание ягоды			IV группа – Химический состав ягоды	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17			
\bar{x}	Признаки	6,6	6,5	52,1	43,8	7,6	25,2	121,0	19,2750	12,0875	1,6050	404,57	24,795	18,8425	1,1855	538,95	15,7350	4,4525			
	P_1	7,7	6,2	60,5	58,8	7,9	43,6	162,9	21,0840	15,9681	1,3363	646,72	25,691	22,225	1,1572	768,65	16,7386	6,3534			
	F_1	7,6	6,3	59,1	56,6	7,5	31,2	147,6	19,1787	10,8516	1,6165	291,73	24,950	19,4562	1,1600	508,28	16,4029	4,5110			
Аддитивные генные эффекты	d	+++ 0,5500	0,1500	+++ 4,2436	+++ 7,5583	0,1500	+++ 9,2000	+++ 20,9500	+++ 0,9045	+++ 1,9403	+++ 0,1343	+++ 121,07	+++ 0,4480	+++ 1,6913	+	+++ 114,85	+++ 0,5018	+++ 0,9504			
	h	++ 0,4500	-0,0500	+++ 2,8000	+++ 5,2625	+++ -0,2500	-3,2291	+++ 5,6875	+++ -1,0008	+++ -3,1761	+++ 0,1459	-233,91	+++ -0,3430	+++ -1,0775	-0,0113	145,52	0,1660	+++ -0,8918			
Степень доминантности	h/d	0,8182	-0,3333	0,6600	0,6900	-1,6666	-0,3500	0,2700	-1,1064	-1,6400	1,0022	-1,9300	-0,7656	-0,6400	-0,8050	-1,2600	0,3300	-0,9400			
	σ^2gd	0,0241	0,0782	1,7124	0,2911	0,0208	1,1282	1,3470	0,0042	0,0201	0,0002	3,7779	0,0107	0,0043	0,0004	26,347	0,0537	0,0155			
Варianza σ^2	σ^2gh	1,3539	0,0550	1,9773	2,9234	4,8624	4,1604	5,5491	0,3890	0,3566	0,0103	15,9376	0,1476	1,6345	0,0724	1390,0	0,5362	0,2254			
	P_1	0,0432	0,1133	0,9765	0,8565	0,1366	4,5130	6,9113	0,0761	0,0126	0,0060	12,7706	0,0351	0,0019	0,0001	21,1609	0,0833	0,0027			
σ^2x_i	P_2	0,0133	0,2577	0,1481	0,0236	0,0133	0,0266	0,3095	0,1555	0,0416	0,0004	4,5135	0,0043	0,0129	0,0006	100,068	0,0352	0,0399			
	F_1	1,3497	0,0989	6,7912	3,0408	4,8761	2,0189	32,2870	0,1016	0,3771	0,0077	41,4285	0,1474	1,6322	0,0034	1362,9	0,5393	0,2165			
K_1 σ^2x_i/σ^2e_j	P_1	1,2857	1,0569	2,1919	5,7521	2,5249	3,9539	3,8479	0,6825	1,8000	2,0000	2,6256	3,9000	0,6129	2,0000	0,6175	2,1454	0,4655			
	P_2	2,1666	2,4039	0,3324	0,1584	0,2458	0,0233	0,1723	1,3946	1,9428	1,3333	0,9279	0,4777	2,1612	1,2000	1,9202	2,4000	3,8793			
VCx _i %	F_1	4,3570	0,9225	4,2439	4,4217	3,1312	1,7687	4,9713	0,9112	4,871	5,666	3,5178	4,3770	4,6510	3,0000	3,1770	5,054	3,3275			
	P_1	3,1781	5,1792	1,8986	2,1155	4,8324	8,4303	2,1729	1,4318	0,9301	1,5282	0,8833	0,8411	0,2338	1,0220	0,8535	1,8349	1,1688			
K_2 VCx _i % / VCe _j %	P_2	1,4867	8,1890	0,6358	0,2615	1,4616	0,3745	0,3415	1,8707	1,2789	1,5485	0,3285	0,2572	0,5115	0,7062	1,3014	1,1223	3,1454			
	F_1	15,3893	4,9899	4,3633	3,0826	29,4425	4,5584	3,8487	1,8568	5,6593	5,4447	2,2062	1,6355	6,5666	4,8689	7,2631	4,4774	10,3162			
	P_1	1,5246	1,0044	1,6010	2,8124	1,6144	2,7142	2,3000	0,8649	1,5574	1,2577	2,1055	2,1208	0,8536	1,7333	0,9533	2,0019	0,8276			
	P_2	1,6488	1,5881	0,5361	0,3343	0,4883	0,1110	0,3616	1,1300	2,1415	1,2744	0,7831	0,6482	1,8675	1,2084	1,4536	2,4478	2,2273			
	F_1	3,0670	1,1775	3,6793	4,0981	2,9500	1,4676	4,0757	1,1217	4,4764	4,4809	2,2062	4,1238	3,9744	2,2762	3,1125	4,7653	2,3050			

Таблица 2. Окончание
Table 2. End

Показатели	Группы	I группа – Фенологические признаки										II группа – Ботаническое описание грозди					III группа – Ботаническое описание ягоды					IV группа – Химический состав ягоды	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17					
Армира P ₁	Признаки	-0,8000	0,6632	1,4647	2,3977	1,5692	1,9824	1,9187	0,8221	-0,0352	1,1357	1,4244	1,8510	0,1320	1,4212	0,4243	1,1674	0,5985					
	bx_i/e_j																						
Русалка 1 P ₂	Признаки	0,0160	0,0992	0,0307	0,0001	0,0049	0,0394	0,4466	0,0011	0,0189	0,0002	4,3534	0,0062	0,0028	7,6337	22,487	0,0416	0,0009					
	S^2d																						
Армира х Русалка 1 F ₁	Признаки	0,0000	0,7046	1,2983	0,8946	0,6230	-0,4379	0,9158	-0,7873	1,9600	-1,5925	1,0644	0,4909	0,1329	-0,6230	0,1039	0,7742	-0,2643					
	bx_i/e_j																						
$d+gd$	Признаки	2,0250	0,0685	1,9146	4,3829	7,2827	2,7000	16,17	0,4880	0,5252	0,0054	53,877	0,2179	2,4481	0,0051	2043,8	0,8040	0,3242					
	S^2d																						
$h+gh$	Признаки	-1,8000	-0,3367	-0,4647	-1,3977	-0,5692	-0,4824	-0,9187	0,1778	1,0352	0,1357	-0,4244	-0,8515	0,8679	0,4212	0,5756	-1,1674	1,5984					
	$b(d+gd)/e_j$																						
$h+gh$	Признаки	0,0160	0,0992	0,0307	0,0002	0,0049	0,0394	0,4466	0,0011	0,0189	0,0003	4,3534	0,0062	0,0028	7,6337	22,4870	0,0416	0,0009					
	S^2d																						
$h+gh$	Признаки	-1,0000	-0,2953	-1,2983	-0,1053	-0,3769	-1,4379	-0,0841	-1,7873	0,9600	-1,5925	0,0644	-0,5090	-0,8670	-1,6230	-0,8960	-0,2257	-1,2643					
	$b(h+gh)/e_j$																						
$h+gh$	Признаки	2,0250	0,0685	2,9146	4,3829	7,2827	2,6999	46,1700	0,0488	0,5252	0,0540	53,876	0,2179	2,4484	0,0051	20,438	0,8040	0,3242					
	S^2d																						

ЛЕГЕНДА: Признаки: 1 – распускание почек (дни); 2 – цветение (дни); 3 – размягчение (окрашивание) ягод (дни); 4 – распускание почек – цветение (дни); 5 – цветение – размягчение ягод (дни); 6 – размягчение (окрашивание) ягод – технологическая спелость (дни); 7 – распускание почек – технологическая спелость (дни); 8 – длина грозди (см); 9 – ширина грозди (см); 10 – индекс формы грозди; 11 – масса грозди (г); 12 – длина ягоды (мм); 13 – ширина ягоды (мм); 14 – индекс формы ягоды; 15 – масса 100 ягод (г); 16 – сахаристость (%); 17 – кислотность (г/дм³)

LEGEND: Traits: 1 – budding, days; 2 – flowering, days; 3 – berry softening (coloring), days; 4 – budding – flowering, days; 5 – flowering (coloring) – technological maturity, days; 6 – berry softening (coloring), days; 7 – budding – technological maturity, days; 8 – bunch length, cm; 9 – bunch width, cm; 10 – bunch shape index; 11 – bunch weight, g; 12 – berry length, mm; 13 – berry width, mm; 14 – berry shape index; 15 – weight of 100 berries, g; 16 – sugars, %; 17 – acids, g/dm³

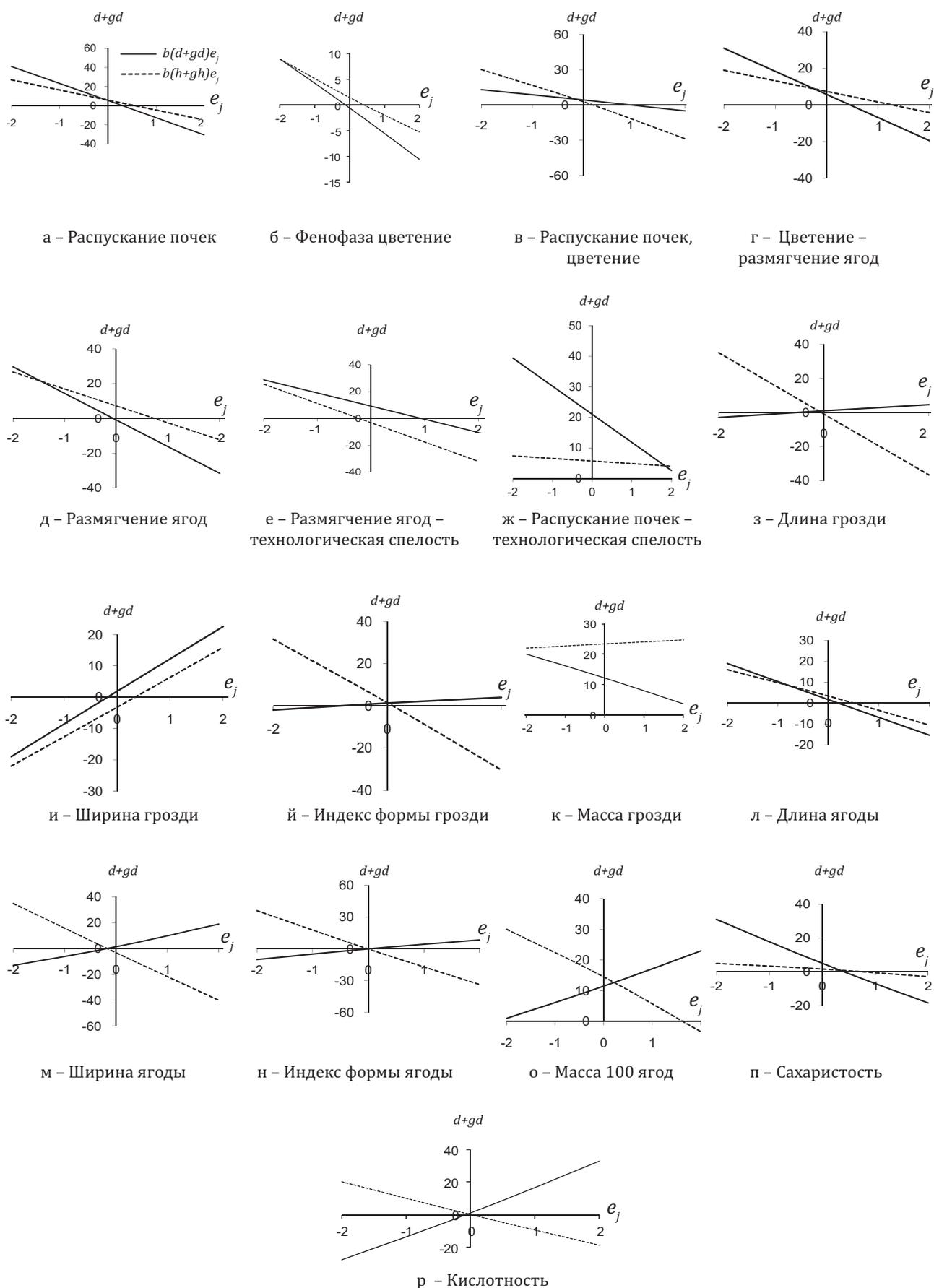


Рис. 1. Регрессионные прямые $b(d+gd)/e_j$, отражающие изменчивость исследуемых признаков в комбинации скрещивания сортов Армира × Русалка 1

Fig. 1. Regression lines $b(d+gd)/e_j$ showing variability of the studied traits in the cross combination Armira × Rusalka 1

Лучшей генетической и фенотипической стабильностью обладает признак 2-цв. (0,6632), у которого теоретические фенотипические значения отличаются меньшей вариабельностью (рис. 2, б). У сорта 'Русалка 1' только признак 3-рас.п.-цв. имеет относительно лучшую генетическую стабильность (0,5352), в то время как у остальных признаков этот показатель колеблется в пределах от -0,3977 до 2,8000 и значительно отклоняется от **St** (рис. 2, а, в). У поколения F_1 величина этого показателя для признака 3-рас.п.-цв. равна 1,2983, и она выше, чем величина того же показателя у **St** (рис. 2, ж), в то время как у признаков 2-цв. и 4-цв.-раз.яг. он сравнительно ближе к **St** (0,7046 и 0,8946). Почти у всех признаков S^2d отличается низкими и статистически незначимыми величинами.

Сравнение фенологических признаков, связанных с периодом созревания ягод у родительских сортов, показывает, что меньшей разницей отличается признак 5-раз.яг., а большей – 7-рас.п.-тех.сп. Аддитивный параметр (**d**) самый низкий и незначимый у признака 5-раз.яг. (0,1500) и высокий у двух остальных признаков (9,200 и 20,9500) с достоверностью I ранга. Доминантные генные эффекты с достоверностью I ранга установлены у признаков 5-раз.яг. и 7-рас.п.-тех.сп. Коэффициент доминантности h/d у признака 5-раз.яг. равняется -1,6666 и обуславливает отрицательную сверхдоминантность, а у признаков 6-раз.яг.-тех.сп. и 7-рас.п.-тех.сп. – неполную доминантность (-0,3500 и 0,2700). Варiances аддитивного параметра (σ^2gd) низкие, варьирующие в пределах 0,0208–1,3470, а доминантного (σ^2gh) значительно более высокие – от 4,1604 до 5,5491. Фенотипические варiances (σ^2x_i) признаков по средам у сорта 'Армира' находятся в интервале от 0,1366 до 6,9113, у сорта 'Русалка 1' – от 0,0133 до 0,3095 и у поколения F_1 – от 2,0189 до 32,2870 – сильно выражены у признака 7-рас.п.-тех.сп. Более высокая вариабельность их фенотипических значений наблюдается у сорта 'Армира' для признаков 6-раз.яг.-тех.сп. и 7-рас.п.-тех.сп. У сорта 'Русалка 1' они низкие по всем признакам, а в поколении F_1 – высокие у признаков 5-раз.яг. и 7-рас.п.-тех.сп.

Коэффициенты K_1 и K_2 показывают, что у сорта 'Армира' и у поколения F_1 налицо дестабилизирующий эффект, а у сорта 'Русалка 1' – стабилизирующий. Коэффициенты регрессии $b(d+gd)/e_j$ варьируют от -0,9187 до 0,4824 и обуславливают генетическую нестабильность аддитивных генов, взаимодействующих со средой. Регрессионные прямые показывают, что аддитивный теоретический параметр обладает относительно низкой вариабельностью в разных средах (рис. 1, д, е, ж), которая выражена лучше у признака 6-раз.яг.-тех.сп. Коэффициенты $b(h+gh)/e_j$ у признаков 5-раз.яг. и 7-рас.п.-тех.сп. имеют значения -0,3769 и -0,0841 и определяют регрессионные прямые, приближающиеся к оси абсциссы, и низкую вариабельность теоретических значений доминантного параметра (**h**). Высокая генетическая нестабильность выявлена у признака 6-раз.яг.-тех.сп. (-1,4379). У признаков 5-раз.яг. и 6-раз.яг.-тех.сп. наклон регрессионных прямых приблизительно одинаковый, что свидетельствует о том, что аддитивный (**d**) и доминантный параметры (**h**) изменяются в разных средах аналогично средовому фактору (e_j), и это благоприятно для селекционной работы.

Коэффициенты регрессии bx_i/e_j признаков у сорта 'Армира' находятся в диапазоне от 1,5692 до 1,9824, и они значительно более высокие, чем коэффициенты **St**, что характеризует их как сильно изменчивые относительно

условий среды (рис. 2, д, е, ж). У сорта 'Русалка 1' эти параметры колеблются в пределах от 0,0175 до 0,4307 и обуславливают генетическую нестабильность и фенотипическую стабильность. Признаки 5-раз.яг. и 7-рас.п.-тех.сп. у поколения F_1 имеют коэффициенты регрессии 0,6230 и 0,9158, которые близки к средним для сортов, и -0,4379 для признака 6-раз.яг.-тех.сп.

Значения признаков 8-дл.гр., 9-шир.гр., 10-инд.фор.гр. и 11-мас.гр., из группы признаков, связанных с ботаническим описанием грозди, у сорта 'Русалка 1' превышают значения тех же признаков у сорта 'Армира' (табл. 2). Аддитивный показатель (**d**) первых трех из них находится в пределах 0,1343–1,9403, а для 11-мас.гр. – 121,07, все с достоверностью I ранга. Доминантные генные эффекты не доказаны лишь для признака 11-мас.гр. Коэффициент доминантности находится в пределах от -1,9300 до 1,0022, причем у признаков 8-дл.гр., 9-шир.гр. и 11-мас.гр. выявлена отрицательная сверхдоминантность, а у признака 10-инд.фор.гр. – полная доминантность. Значения σ^2gd находятся в пределах 0,0002–0,0201 у признаков 8-дл.гр., 9-шир.гр. и 10-инд.фор.гр. и равняются 3,7779 у признака 11-мас.гр. Значительно более высокие величины σ^2gh , варьирующие от 0,0103 у признака 10-инд.фор.гр. до 15,9376 у признака 11-мас.гр. Варiances фенотипических значений для признаков 8-дл.гр., 9-шир.гр. и 10-инд.фор.гр. у сортов 'Армира', 'Русалка 1' и поколения F_1 варьируют от 0,0004 до 0,3771, а для 11-мас.гр. равняются соответственно 12,7706, 4,5135 и 41,4285. Данные о коэффициентах K_1 и K_2 показывают, что наличием стабилизирующего эффекта аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой, отличаются признаки 8-дл.гр. – 'Армира', 11-мас.гр. – 'Русалка 1', и 8-дл.гр. – поколение F_1 . У остальных признаков эффект дестабилизирующий.

Коэффициенты регрессии $b(d+gd)/e_j$ признаков 8-дл.гр. и 10-инд.фор.гр. равняются соответственно 0,1778 и 0,1357; это показывает, что $e_j \approx d$, а их регрессионные прямые приближаются к оси абсцисс и обуславливают приблизительно одинаковые значения аддитивного параметра (**d**) (рис. 1, з, й). Коэффициент регрессии признака 9-шир.гр. равен 1,0352, причем $gd = e_j$, а аддитивный параметр изменяется параллельно индексу среды (e_j). Значение этого коэффициента у признака 11-мас.гр. равняется -0,4244 с обратным наклоном регрессионной прямой (рис. 1, к). Аддитивный параметр увеличивается при ($-e_j$) и уменьшается при ($+e_j$), причем их теоретические значения варьируют слабо. Коэффициент регрессии $b(h+gh)/e_j$ признака 9-шир.гр. близок к тому же коэффициенту **St** – 0,9600, а у остальных признаков варьирует в широком интервале от 0,0644 для 11-мас.гр. до -1,5925 и -1,7873 для 10-инд.фор.гр. и 8-дл.гр. Это означает, что данные признаки характеризуются высокой генетической нестабильностью.

Коэффициенты регрессии bx_i/e_j признаков 8-дл.гр. и 10-инд.фор.гр. у сорта 'Армира' равняются соответственно 0,8221 и 1,1357; они близки к тем же коэффициентам **St** (рис. 2, з, й). Значение того же показателя у признака 11-мас.гр. равняется 1,4244 и характеризует признак как сильно изменчивый (рис. 2, к). У признака 9-шир.гр. этот показатель равняется -0,0352, и его теоретические значения почти одинаковы в разных средах (рис. 2, и). Величины степени изменчивости признаков 8-дл.гр. и 9-шир.гр. грозди у сорта 'Русалка 1' – 1,1778 и 2,0352, и они превышают значения степени изменчивости стандарта (рис. 2, з, и). Значительные отклонения ис-

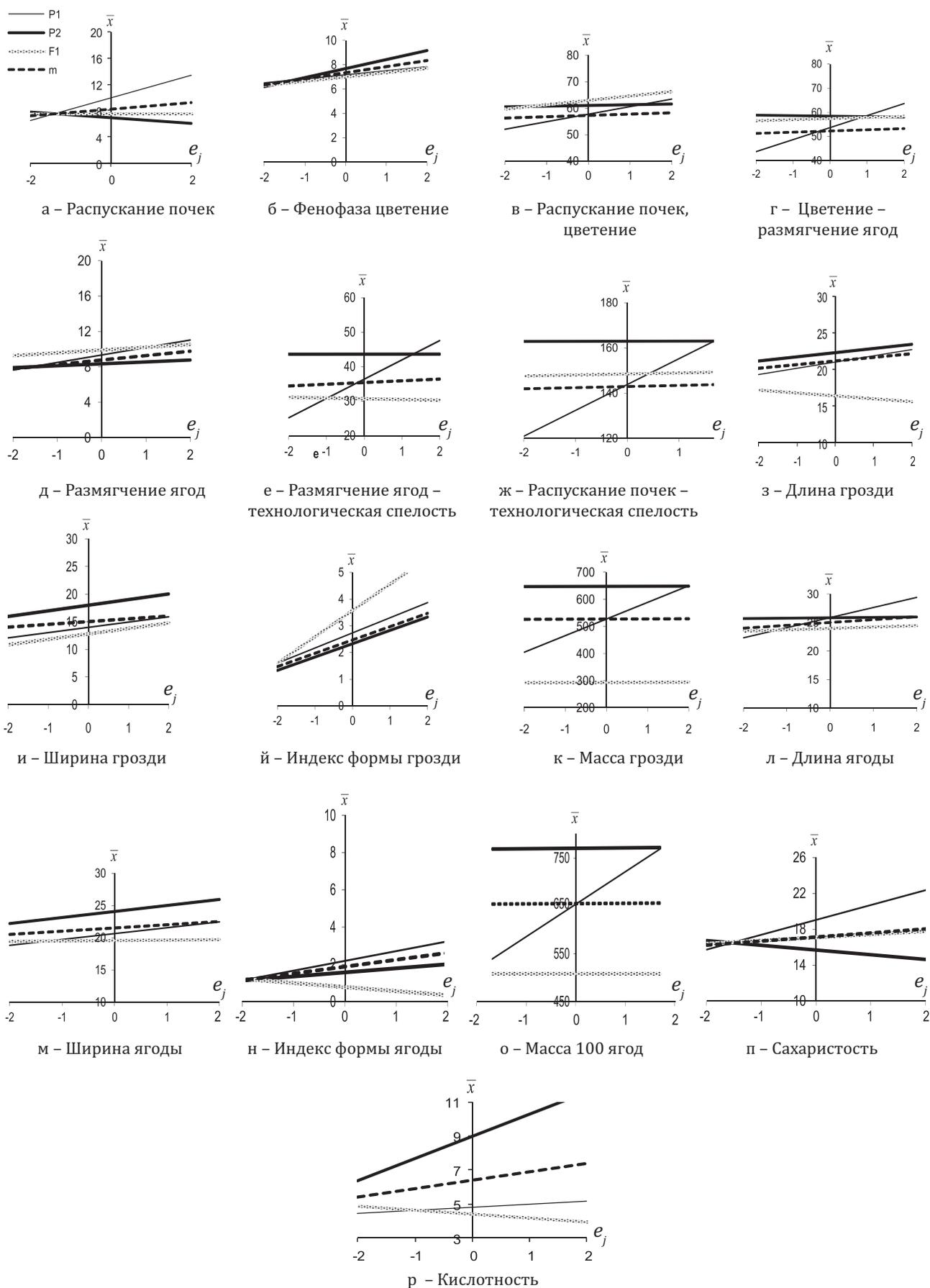


Рис. 2 Регрессионные прямые (b_{x_i/e_j}), отражающие изменчивость исследуемых признаков в P1, P2 и поколении F1 у комбинации скрещивания сортов винограда Армира × Русалка 1

Fig. 2. Regression lines (b_{x_i/e_j}) showing variability of the studied traits in P1, P2 and F1 of the cross combination between the grapevine cultivars Armira × Rusalka 1

следуемого показателя выявлены в поколении F_1 . Сильнее всего реагируют на условия среды признаки 9-шир.гр. с коэффициентом 1,9600, 10-инд.фор.гр. (-1,5925), и 8-дл.гр. (-0,7873). Близки к стандарту с высокой стабильностью данные значения у признака 11-мас.гр. - 1,0644. У родительских сортов и у поколения F_1 анализируемые признаки отличаются статистической незначимостью S^2d , выражающего стабильность.

Данные о ботаническом описании ягоды показывают, что средние значения сорта 'Русалка 1' выше средних значений сорта 'Армира', в силу чего аддитивный параметр для признака 15-мас.100яг. равняется 114,85, а у остальных находится в интервале от 0,0141 до 1,6913 и обладает значимостью I и III рангов (см. табл. 2). Коэффициент (h/d) у признака 15-мас.100яг. равняется -1,260 и обуславливает отрицательную сверхдоминантность, а для остальных характерна неполная доминантность при наследовании. Варiances σ^2gd и σ^2gh признаков 12-дл.яг., 13-шир.яг. и 14-инд.фор.яг. относительно низкие - от 0,0004 до 1,6345, а признака 15-мас.100яг. - 26,347 и 1390,0. Признак 15-мас.100яг. отличается нестабильными и сильно выраженными эффектами аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой, что оказывает влияние и на фенотипическую изменчивость остальных признаков.

Согласно значениям σ^2x_i и $VCx_i\%$, очень высокую стабильность проявляют признаки 12-дл.яг., 13-шир.яг. и 14-инд.фор.яг., а 15-мас.100яг. значительно более изменчив у родительских сортов. В поколении F_1 все признаки отличаются более высокими значениями, очень хорошо выраженными относительной стабильностью $VCx_i\%$, которая находится в пределах 1,6355-7,2631. Аддитивные гены, взаимодействующие со средой, у сорта 'Армира' оказывают дестабилизирующий эффект на признаки 12-дл.яг. и 14-инд.фор.яг. с коэффициентами $K_1 > 1$, $K_2 > 1$ и стабилизирующий - на признаки 13-шир.яг. и 15-мас.100яг. У сорта 'Русалка 1' этот эффект является стабилизирующим для признака 12-дл.яг. и дестабилизирующим - для остальных признаков. Для всех признаков поколения F_1 он является дестабилизирующим.

Значения $b(d+gd)/e_j$ у признаков 13-шир.яг., 14-инд.фор.яг. и 15-мас.100яг. меньше единицы - от 0,4212 до 0,8679, и эффект аддитивных генов, взаимодействующих со средой, ниже, чем у St . Регрессионные прямые имеют восходящий и относительно более слабый наклон, что обуславливает и меньшую изменчивость (рис. 1, м, н, о). Величина этого показателя у признака 12-дл.яг. составляет -0,8515, и он определяет нисходящую регрессионную прямую с относительно высокой изменчивостью аддитивного параметра (рис. 1, л). Коэффициенты регрессии $b(h+gh)/e_j$ находятся в диапазоне от -1,6230 до -0,5090 и характеризуют эффект доминантных генов, взаимодействующих со средой, как нестабильный. У них обратный наклон, выраженный сильнее у признаков 14-инд.фор.яг. и 15-мас.100яг. (рис. 1, н, о). Доминантный параметр у этих признаков сильно изменчивый и обуславливает высокую амплитуду различий по средам. Показатель S^2d статистически значим при $b(d+gd)/e_j$ только у признака 14-инд.фор.яг., а при $b(h+gh)/e_j$ - у признаков 13-шир.яг., 14-инд.фор.яг. и 15-мас.100яг.

Коэффициенты bx_i/e_j у сорта 'Армира' для признаков 13-шир.яг. и 15-мас.100яг. значительно меньше единицы - 0,1320 и 0,4243, а эффекты взаимодействия «генотип - среда» меньше эффекта «среда». Регрессионные

прямые имеют восходящий наклон с относительно небольшими угловыми коэффициентами, и теоретические фенотипические значения предполагают слабую изменчивость признаков относительно средних значений родителей (рис. 2, м, о). У признаков 12-дл.яг. и 14-инд.фор.яг. они значительно выше $St=1$ - соответственно 1,8510 и 1,4212, что характеризует их как сильно изменчивые (рис. 2, л, н). Значения этого показателя у сорта 'Русалка 1' для тех же двух признаков ниже - 0,1489 и 0,5787, с восходящими регрессионными прямыми и более слабым наклоном, чем у St . Коэффициенты регрессии у признаков 13-шир.яг. и 15-мас.100яг. - 1,8679 и 1,5756 - сильно отклоняются от St , чем обусловлено наличие генетической и фенотипической изменчивости. У обоих родительских сортов значения S^2d достоверны только для признака 14-инд.фор.яг. Коэффициенты регрессии в поколении F_1 у признаков 12-дл.яг., 13-шир.яг. и 15-мас.100яг. значительно ниже St (0,4909, 0,1329 и 0,1039), с регрессионными прямыми, приближающимися к оси абсциссы, и определяют генетическую нестабильность и слабую изменчивость фенотипических значений (рис. 2, л, м, о). У признака 14-инд.фор.яг. коэффициент регрессии равен -0,6230 и наклон регрессионной прямой обратный. Статистической значимостью S^2d и подчеркнутой нестабильностью обладают признаки 13-шир.яг., 14-инд.фор.яг. и 15-мас.100яг.

Аддитивный параметр (d) у признака 16-сах. (%) равняется 0,5018 и имеет значимость I ранга, а при его наследовании наблюдается неполное доминирование в сторону сорта 'Русалка 1' - $h/d=0,3300$. Аддитивные и доминантные гены, взаимодействующие со средой, характеризуются низкими вариансами со значениями 0,0537 и 0,5362 соответственно. Фенотипическая стабильность, выраженная вариансами σ^2x_i и коэффициентами вариации ($VCx_i\%$), у обоих родительских сортов относительно низкая, но у поколения F_1 она значительно более высокая. Эффект, выраженный коэффициентами K_1 и K_2 , является дестабилизирующим у родительских сортов и поколения F_1 . Значения коэффициентов регрессии $b(d+gd)/e_j$ (-1,1674) и $b(h+gh)/e_j$ (-0,2257) показывают, что генетический аддитивный параметр gd сильно изменчив и обуславливает высокую вариабельность теоретически ожидаемого аддитивного параметра d , а доминантный h обладает низкой вариабельностью в разных средах (рис. 1, п). Коэффициенты регрессии bx_i/e_j для сортов 'Армира' и 'Русалка 1' - 1,1674 и 2,1674 - характеризуют их как сильно изменчивые. У поколения F_1 он равняется 0,7742 и означает, что генотип-средовой параметр gh представляет h более слабо вариабельным в разных средах (рис. 2, п).

У признака 17-кисл. (g/dm^3) аддитивный параметр (d) имеет значение 0,9504 и имеет достоверность I ранга, а наследование, выраженное $h/d = -0,9400$, - неполное доминантное, ближе к сорту 'Русалка 1'. Варiances σ^2gd и σ^2gh равняются соответственно 0,0155 и 0,2254. Фенотипические варiances σ^2x_i сорта 'Армира' - 0,0027, сорта 'Русалка 1' - 0,0399 и поколения F_1 - 0,2165, что означает, что показатели взаимодействия «генотип - среда» gd и gh относительно слабо выражены у этого признака. Параметры K_1 и K_2 показывают стабилизирующий эффект у сорта 'Армира' (0,4655 и 0,8276) и дестабилизирующий - у сорта 'Русалка 1' (3,8793 и 2,2273) и поколения F_1 (3,3275 и 2,3050). Коэффициент регрессии $b(d+gd)/e_j$ равняется 1,5984 и определяет признак как изменчивый с высокой вариабельностью аддитивного параметра

в разных условиях среды (рис. 1, р). Для $b(h + gh)/e_j$ значение $-1,2643$, а теоретически ожидаемый доминантный параметр (**h**) высок при низких уровнях показателя влияния среды e_j и наоборот. Эти данные выявляют высокую изменчивость доминантного параметра **h** в разных средах, где регрессионная прямая имеет сильный наклон. Коэффициент регрессии bx_i/e_j у сорта 'Армира' (0,5985), указывает на относительно хорошую генетическую и фенотипическую стабильность, у сорта 'Русалка 1' он равен 2,5985 и выражает сильную изменчивость в обоих аспектах, а у поколения F_1 он равен $-0,2643$, что говорит о фенотипической стабильности ожидаемых теоретических значений признака (рис. 2, р).

Сравнительный анализ полученных данных о коэффициенте **d/m%** показывает, что его относительно низ-

кими значениями отличаются признаки 2-цв., 5-раз.яг., 8-дл.гр. и 16-сах., а высокими – 4-цв.-раз.яг., 6-раз.яг.-тех.сп., 7-рас.п.-тех.сп., 9-шир.гр., 11-мас.гр., 15-мас.100яг. и 17-кисл. (рис. 3). Величины **h/d** указывают на то, что у признака 10-инд.фор.гр. наблюдается в небольшой степени положительный гетерозисный эффект. По признакам 9-шир.гр., 11-мас.гр. и 15-мас.100яг. – отрицательная сверхдоминантность и отрицательный гетерозис, а у остальных признаков – неполная доминантность (рис. 4). В зависимости от уровней K_1 и K_2 у сорта 'Армира', стабилизирующий эффект наблюдается у признаков 8-дл.гр., 13-шир.яг., 15-мас.100яг. и 17-кисл., а дестабилизирующий – у всех остальных (рис. 5). У сорта 'Русалка 1' стабилизирующий эффект лучше всего выражен у признаков 3-рас.п.-цв., 4-цв.-раз.яг., 5-раз.яг., 6-раз.яг.-тех.

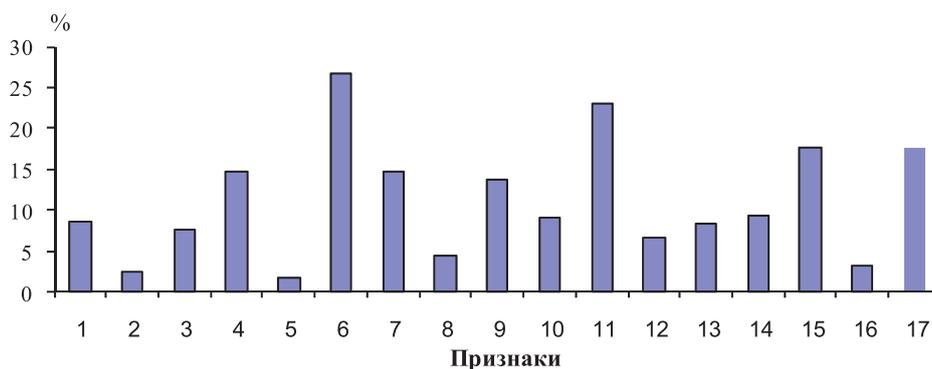


Рис. 3. Коэффициенты **d/m%** – Армира × Русалка 1

Fig. 3. Armira × Rusalka 1: **d/m%** ratios

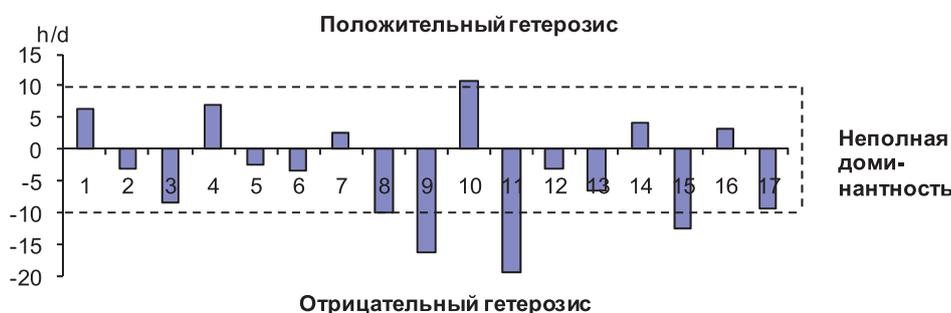


Рис. 4. Степень доминантности (**h/d**) для поколения F_1 – Армира × Русалка 1

Fig. 4. Armira × Rusalka 1: degree of dominance (**h/d**) for F_1

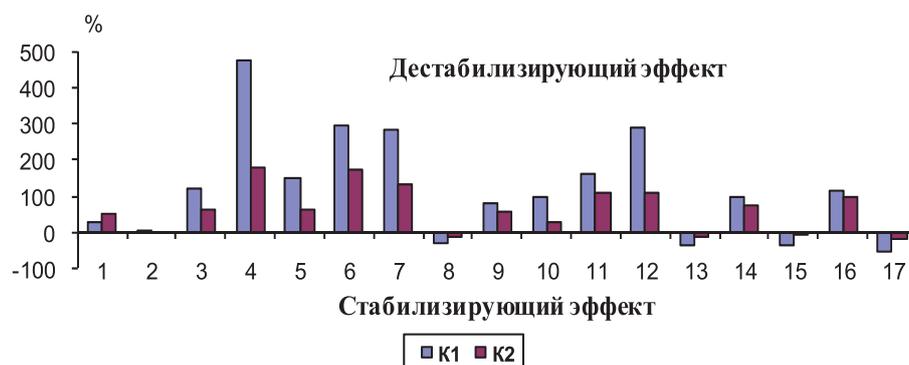


Рис. 5. Коэффициенты стабилизации и дестабилизации (K_1, K_2) у сорта 'Армира'

Fig. 5. Stabilization and destabilization coefficients (K_1, K_2) for cv. 'Armira'

сп., 7-рас.п.-тех.сп. и 12-дл.яг. У других признаков эффект дестабилизирующий, сильнее выраженный у 1-рас.п., 2-цв., 9-шир.гр., 13-шир.яг., 15-мас.100яг., 16-сах. и 17-кисл. (рис. 6). В поколении F_1 дестабилизирующий эффект проявляется сильно почти у всех признаков (рис. 7).

Коэффициенты регрессии b_{x_i}/e_j указывают на то, что у сорта 'Армира' относительно стабильными можно считать признаки 3-рас.п.-цв., 5-раз.яг., 11-мас.гр. и 12-дл.яг. (рис. 8). У остальных изменчивость по средам от-

носительно St значительна и эффекты аддитивных и доминантных генов, взаимодействующих со средой, оказывают сильное влияние на их фенотипические проявления. У сорта 'Русалка 1' сильно нестабильными являются признаки 1-рас.п., 9-шир.гр., 13-шир.яг., 16-сах. и 17-кисл., а стабильными, с регрессионными коэффициентами, близкими к St , – признаки 2-цв., 8-дл.гр., 10-инд.фор.гр., 11-мас.гр. и 14-инд.фор.яг. Стабильными фенотипическими значениями обладают признаки

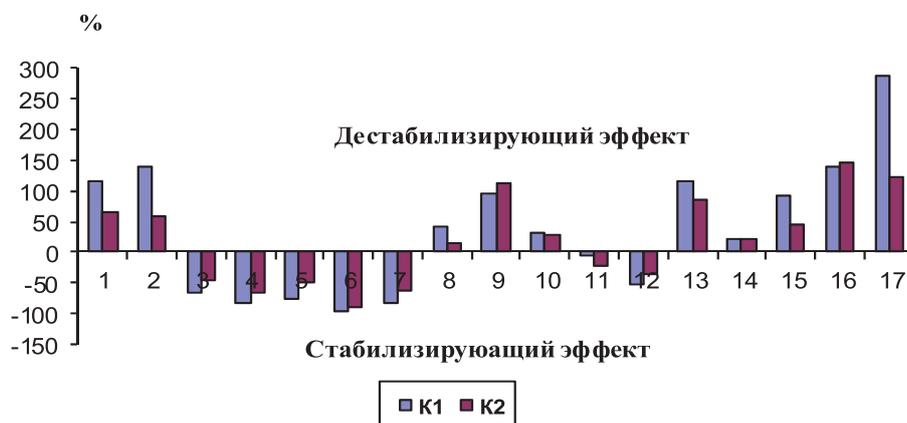


Рис. 6. Коэффициенты стабилизации и дестабилизации (K_1 , K_2) у сорта 'Русалка 1'

Fig. 6. Stabilization and destabilization coefficients (K_1 , K_2) for cv. 'Rusalka 1'

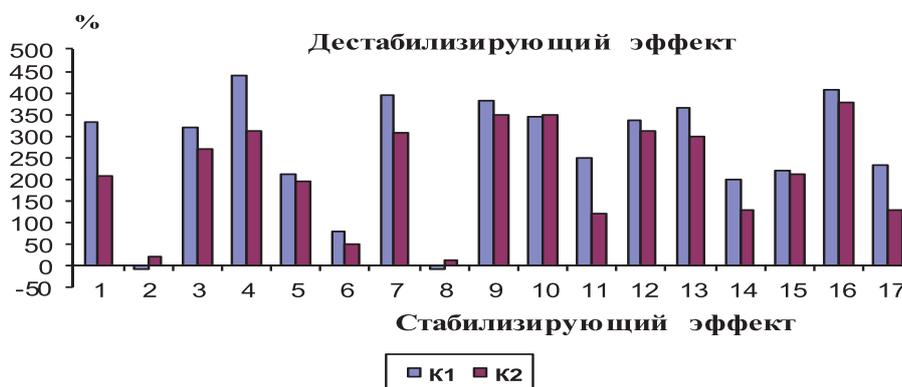


Рис. 7. Коэффициенты стабилизации и дестабилизации (K_1 , K_2) у поколения F_1 (Армира × Русалка 1)

Fig. 7. Stabilization and destabilization coefficients (K_1 , K_2) for F_1 (Armira × Rusalka 1)

5-раз.яг., 6-раз.яг.-тех.сп., 7-рас.п.-тех.сп. и 12-дл.яг. В поколении F_1 стабильны признаки 2-цв., 4-цв.-раз.яг., 7-рас.п.-тех.сп., 11-мас.гр., 13-шир.яг. и 16-сах. Фенотипической стабильностью признака, при которой этот показатель обладает значениями, близкими к нулю, отличаются 1-рас.п., 6-раз.яг.-тех.сп., 12-дл.яг., 14-инд.фор.яг., 15-мас.100яг. и 17-кисл.

За исключением признака 2-цв., наследуемость у сорта 'Русалка 1' низкая по всем остальным признакам (рис. 9). Бóльшими величинами этого показателя у сорта 'Армира' отличаются признаки 1-рас.п., 2-цв., 3-рас.п.-цв., 4-цв.-раз.яг., 6-раз.яг.-тех.сп. и 7-рас.п.-тех.сп.. Очень высокие значения h^2 в поколении F_1 имеют признаки 1-рас.п., 2-цв., 3-рас.п.-цв., 4-цв.-раз.яг., 6-раз.яг.-тех.сп., 12-дл.яг. и 13-шир.яг., 14-инд.фор.яг., 15-мас.100яг., 16-сах. и 17-кисл.

Выводы

1. Селекционная ценность признаков, связанных с начальными фазами развития в комбинации скрещивания сортов Армира × Русалка 1, почти одинаковая, в то время как у остальных сортов имеются существенные различия, которые могут быть успешно использованы при создании новых бессемянных и семенных сортов винограда. Отбор элитных гибридных форм будет более эффективным по признакам «цветение – размягчение ягод», «размягчение ягод – технологическая спелость», «масса грозди», «масса 100 ягод» и «кислотность». При наследовании большинства из них преобладает неполная доминантность, преимущественно в сторону родительского сорта, обладающего более низкими значениями.

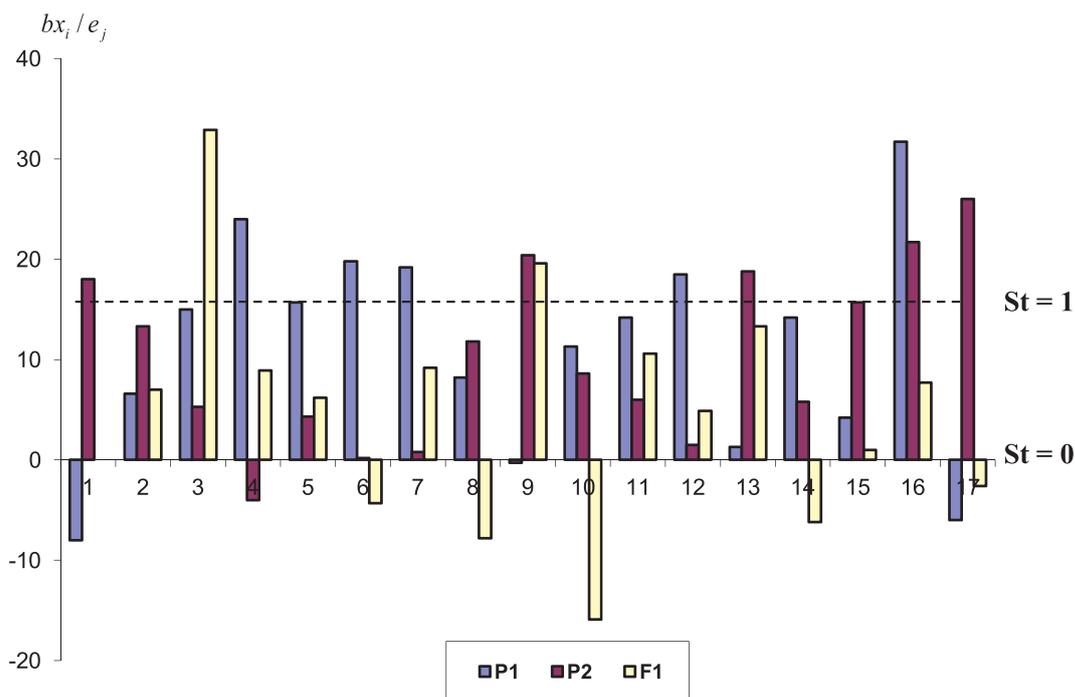


Рис. 8. Коэффициенты регрессии $b_{(x_i/e_j)}$ P_1 , P_2 и поколения F_1 (Армира × Русалка 1)

Fig. 8. Regression coefficients $b_{(x_i/e_j)}$ in P_1 , P_2 and F_1 (Armira × Rusalka 1)

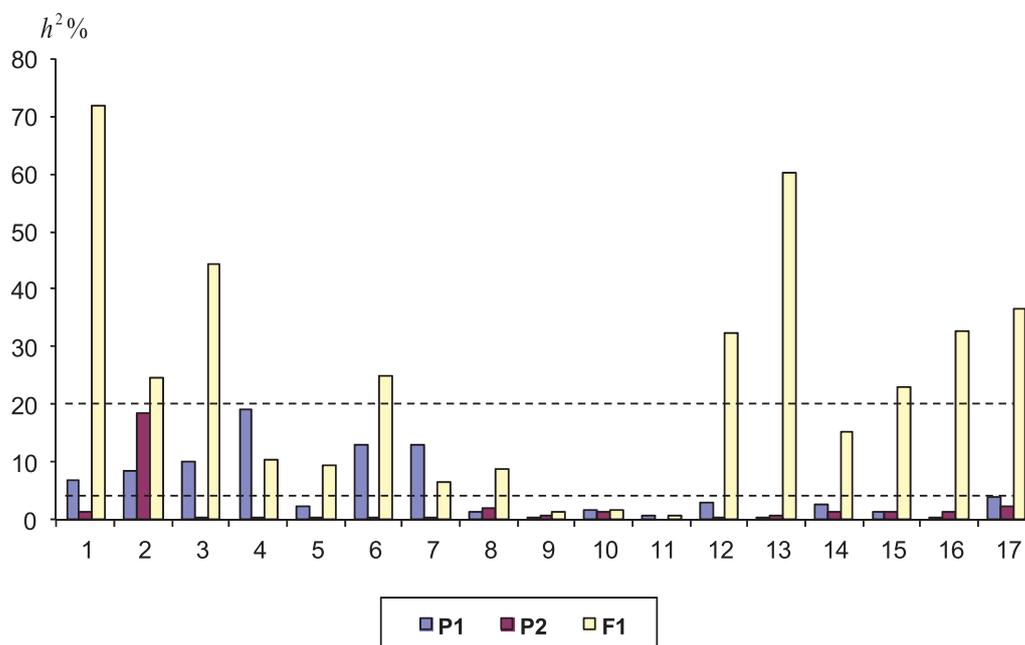


Рис. 9. Наследуемость (h^2) исследуемых признаков у P_1 , P_2 и поколения F_1 (Армира × Русалка 1)

Fig. 9. Heritability (h^2) of the studied traits in P_1 , P_2 and F_1 (Armira × Rusalka 1)

ЛЕГЕНДА: Признаки: 1 – распускание почек (дни); 2 – цветение (дни); 3 – размягчение (окрашивание) ягод (дни); 4 – распускание почек – цветение (дни); 5 – цветение – размягчение ягод (дни); 6 – размягчение (окрашивание) ягод – технологическая спелость (дни); 7 – распускание почек – технологическая спелость (дни); 8 – длина грозди (см); 9 – ширина грозди (см); 10 – индекс формы грозди; 11 – масса грозди (г); 12 – длина ягоды (мм); 13 – ширина ягоды (мм); 14 – индекс формы ягоды; 15 – масса 100 ягод (г); 16 – сахаристость (%); 17 – кислотность (г/дм³)

LEGEND: Traits: 1 – budding, days; 2 – flowering, days; 3 – berry softening (coloring), days; 4 – budding – flowering – berry softening (coloring) – technological maturity, days; 5 – flowering – berry softening (coloring) – technological maturity, days; 6 – budding – technological maturity, days; 7 – budding – technological maturity, days; 8 – bunch length, cm; 9 – bunch width, cm; 10 – bunch shape index; 11 – bunch weight, g; 12 – berry length, mm; 13 – berry width, mm; 14 – berry shape index; 15 – weight of 100 berries, g; 16 – sugars, %; 17 – acids, g/dm³

2. У значительной части признаков генетическая стабильность аддитивного параметра, взаимодействующего со средой, варьирует в различной степени относительно взаимодействия «генотип – среда», но различия относительно близки к контролю. Исследуемая комбинация скрещивания характеризуется хорошей генетической устойчивостью, так как доминантные генные взаимодействия со средой протекают значительно более интенсивно по сравнению с аддитивными. За небольшими исключениями, значения вариационных коэффициентов значительно превышают контроль, и этот эффект дестабилизирующий.

3. Наследуемость в поколении F_1 отличается очень высокими значениями у признаков «распускание почек», «цветение», «распускание почек – цветение», «цветение – размягчение ягод», «размягчение ягод – технологическая спелость», «длина ягоды», «ширина ягоды», «масса 100 ягод», «сахаристость» и «кислотность». В зависимости от генетической стабильности доминантного параметра, взаимодействующего со средой, можно произвести сравнительную оценку для каждого признака и соответственно селекционной цели отобрать элитные гибридные растения, сочетающие важнейшие хозяйственные признаки.

References/Литература

- Allard R.W., Bradshaw A.D., Implication of genotype–environmental interactions in applied plant breeding. *Crop Sci.* 1964;4:503-508.
- Comstock R.E., Moll R.H., Genotype–environment interactions. In: W.D. Hanson, H.F. Robinson (eds). *Statistical Genetics and Plant Breeding*. Washington DC: NAS–NRC; 1963. p.164-196.
- Eberhart S.A., Russell W.A. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Sci.* 1966;6(1):36-40. DOI: 10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x
- Fedin M.A., Silis D.Y., Smiryaev A.V. Statistical methods of genetic analysis (Statisticheskiye metody geneticheskogo analiza). Moscow: Kolos; 1980. [in Russian] (Федин М.А., Силис Д.Я., Смиряев А.В. Статистические методы генетического анализа. Москва: Колос; 1980).
- Finlay K.W., Wilkinson G.N. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Austr. J. Agric. Res.* 1963;14(6):742-754. DOI: 10.1071/AR9630742
- Freeman G.H., Statistical methods for the analysis of genotype–environment interaction. *Heredity.* 1973;31(3):339-354. DOI: 10.1038/hdy.1973.90
- Freeman G.H., Perkins J.M. Environmental and genotype–environmental components of variability VIII. Relation between genotypes grown in different environments and measures of these environments. *Heredity.* 1971;27:15-23. DOI: 10.1038/hdy.1971.67
- Hill J., Genotype–environment interaction – a challenge for plant breeding. *J. Agric. Sci.* 1975;85(3):477-493. DOI: 10.1017/S0021859600062365
- Kearsey M.J. Biometrical genetics in breeding. In: M.D. Hayward, N.O. Bosermark, I. Romagosa (eds). *Plant Breeding: Principles and prospects*. London: Chapman & Hall; 1993. p.163-183.
- Khotyleva L.V., Tarutina L.A. Interaction of genotype and environment (Assessment methods) (Vzaimodeystviye genotipa i sredy [Metody otsenki]). Minsk: Nauka i tekhnika; 1982. [in Russian] (Хотылева Л.В., Тарутина Л.А., Взаимодействие генотипа и среды (Методы оценки). Минск: Наука и техника; 1982).
- Kilchevsky A.V., Khotyleva L.V. A method for assessing the adaptive ability and stability of genotypes, through the differentiating environmental influence. Communication I. Justification of the method (Metod otsenki adaptivnoy sposobnosti i stabilnosti genotipov, differentsiiruyushchey sposobnosti sredy. Soobshcheniye I. Obosnovaniye metoda). *Russian Journal of Genetics.* 1985;21(9):1481-1490. [in Russian] (Кильчевский А. В., Хотылева Л.В. Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, дифференцирующей способности среды. Сообщение I. Обоснование метода. *Генетика.* 1985;21(9):1481-1490).
- Kilchevsky A.V., Khotyleva L.V. Genotype and environment in plant breeding (Genotip i sreda v selektsii rasteniy). Minsk: Nauka i tekhnika; 1989. [in Russian] (Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Генотип и среда в селекции растений. Минск: Наука и техника; 1989).
- Lakin G.F. Biometrics (Biometriya). Moscow: Vysshaya shkola; 1990. [in Russian] (Лакин Г.Ф. Биометрия. Москва: Высшая школа; 1990).
- Mather K., Caligari P.D. Genotype × environment interactions. IV. The effect of the background genotype. *Heredity.* 1976;36(1):41-48. DOI: 10.1038/hdy.1976.4
- Mather K., Jinks J.L. Biometrical Genetics: The study of continuous variations. New York: Cornell University Press; 1971. DOI: 10.1002/bimj.19730150511
- Moreno-González J. Selection strategies and choice of breeding methods. In: M.D. Hayward, N.O. Bosermark, I. Romagosa (eds). *Plant Breeding: Principles and prospects*. London: Chapman & Hall; 1993. p.281-313.
- Moreno-González J., Cubero J.I., Choice of environments in reciprocal recurrent selection programs. *Theor Appl Genet.* 1986;71(4):652-656. DOI: 10.1007/BF00264271.
- Perkins J.M., Jinks J.L. Environmental and genotype–environmental components of variability. III. Multiple lines and crosses. *Heredity.* 1968;23:339-356. DOI: 10.1038/hdy.1968.48
- Perkins J.M., Jinks J.L. Environmental and genotype–environmental components of variability IV. Non-linear interactions for multiple inbred lines. *Heredity.* 1968;23:525-535. DOI: 10.1038/hdy.1968.71
- Perkins J.M., Jinks J.L. Specificity of the interaction of genotypes with contrasting environments. *Heredity.* 1971;26(3):463-474.
- Perkins J.M., Jinks J.L. The assessment and specificity of environmental and genotype–environmental components of variability. *Heredity.* 1973;30(2):111-126. DOI: 10.1038/hdy.1973.16
- Rokitsky P.F. Biological statistics (Biologicheskaya statistika). 3rd ed. Minsk: Vysheyshaya shkola; 1973. [in Russian] (Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика. 3-е изд. Минск: «Вышэйшая школа»; 1973).
- Roychev R. Ampelography. Plovdiv: Agricultural University Academic Publishers; 2012. [in Bulgarian] (Ройчев В. Ампелография. Пловдив: Академично издателство на Аграрен Университет-Пловдив; 2012).
- Roychev R. Students' guide to ampelography. Plovdiv: Agricultural University Academic Publishers; 2014. [in Bulgarian] (Ройчев В. Ръководство за упражнения по ампелография. Академично издателство на Аграрен Университет-Пловдив; 2014).
- Savchenko V.K. Genetic analysis in network test crosses (Geneticheskii analiz v setevykh probnykh skreshchivaniyakh). Minsk: Nauka i tekhnika; 1984. [in Russian] (Савченко В.К. Генетический анализ в сетевых пробных скрещиваниях. Минск: Наука и техника; 1984).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Ройчев В. Взаимодействия «генотип – среда» и наследование количественных признаков в комбинации скрещивания семенного и бессемянного сортов винограда (*Vitis vinifera* L.). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):99-112. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-99-112
Roychev V. Genotype–environment interactions and inheritance of quantitative traits in a hybrid combination between seeded and seedless grapevine cultivars (*Vitis vinifera* L.). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):99-112. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-99-112

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-99-112>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись/Author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ИССЛЕДОВАНИЕ РОЛИ ПЛАСТИДНЫХ ГЕНОВ В ЭФФЕКТЕ ГЕТЕРОЗИСА И ФОРМИРОВАНИИ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ РАСТЕНИЙ ПОДСОЛНЕЧНИКА

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-113-120

УДК 575.133

Поступление/Received: 20.09.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

А. В. УСАТОВ, М. С. МАКАРЕНКО,
А. А. КОВАЛЕВИЧ, А. М. ГУБАЙДУЛЛИНА

Академия биологии и биотехнологии
им. Д. И. Ивановского Южного федерального
университета,
344090 Россия, г. Ростов-на-Дону, пр. Стачки, 194/1;
✉ usatova@mail.ru

THE ROLE OF PLASTID GENES IN A HETEROSIS EFFECT
AND THE FORMATION OF MORPHOPHYSIOLOGICAL
TRAITS IN SUNFLOWER PLANTS

A. V. USATOV, M. S. MAKARENKO,
A. A. KOVALEVICH, A. M. GUBAIDULLINA

D.I. Ivanovsky Academy of Biology and Biotechnology,
Southern Federal University,
194/1 Prospekt Stachki, Rostov-on-Don 344090, Russia;
✉ usatova@mail.ru

Актуальность. Несмотря на очевидную теоретическую и практическую значимость проблемы ядерно-пластидных взаимоотношений, ее многие стороны до сих пор требуют более глубокого изучения. В большей степени это связано с довольно трудной задачей вычленения из общей генотипической изменчивости вклада пластома в формирование сложных морфофизиологических признаков. **Материалы и методы.** Используемая в настоящей работе коллекция хлорофилл-дефицитных мутантов подсолнечника с внеядерным типом наследования мутации, созданная на генетической основе одной инбредной линии, является удобной моделью для исследования фундаментальной проблемы взаимодействия геномов ядра и пластид. **В результате** скрещивания ряда внеядерных хлорофильных мутантов с растениями дикорастущей формы подсолнечника, независимо от мутантного пластома и содержания хлорофиллов, у гибридов F_1 наблюдается эффект гетерозиса по признакам, характеризующим габитус растений, таких как высота растений и размер листовой пластинки. По признаку скорость роста были получены неоднозначные результаты: от 86% превышения у гибрида, с участием мутанта *en:chlorina-7* до полного отсутствия гетерозиса с родительской формой *en:chlorina-6*. Эти результаты свидетельствуют о весомом вкладе пластидных генов в контроль признака. По признакам «диаметр корзинки» и «вес 1000 семян» все гибридные комбинации (за исключением *en:chlorina-3*) продемонстрировали схожесть количественного выражения этих признаков с соответствующими показателями мутантных родительских культурных форм, значительно превышая дикорастущий подсолнечник. Следовательно, в формировании этих признаков наряду с ядерными генами принимает участие и пластом. По признаку «масличность семян» эффект гетерозиса у всех изученных гибридов не выявлен.

Ключевые слова: хлорофильные мутанты, ядерно-пластидные взаимоотношения.

Background. The problem of nucleus-plastid interactions is obviously of theoretical and practical importance. However, the lack of knowledge in this area of plant research is, for the most part, caused by difficulties in isolating the contribution of the plastome to the formation of complex morphophysiological traits from the total genotypic variability. The current study employed a convenient model for studying the fundamental problem of interaction between the nucleus and plastid genomes. **Materials and methods.** The genetic model incorporated chlorophyll-deficient sunflower mutant lines with extranuclear inheritance, developed on the genetic basis of a single inbred line. Various traits were measured in hybrids and parents, such as growth rate, plant height, inflorescence width, 1000 seed weight, chlorophyll content, seed oil content, etc. **Results and conclusion.** While crossing extranuclear mutant lines with wild sunflower, a heterosis effect was observed for such traits as plant height and leaf size, regardless of the low chlorophyll content in F_1 hybrids. The growth rates of hybrids depended on the crossing combination: from an 86% excess (*en:chlorina-7* maternal line) to complete absence of the heterosis effect (*en:chlorina-6* maternal line). The results obtained witness to a significant contribution of cytogenes to the control over the trait. The inflorescence width and 1000 seed weight in all hybrid combinations (except *en:chlorina-3*) had similar quantitative characteristics as in the maternal mutant lines, and significantly exceeded the paternal form (wild sunflower). Consequently, plastid genes, along with nuclear ones, participate in the expression of these phenotypic traits. As for the oil content in seeds, no heterosis effect was observed in the hybrids.

Key words: chlorophyll mutants, plastid-to-nucleus communication.

Введение

Феномен пластидной наследственности был открыт при изучении наследования спонтанно возникшей пестролистности у *Pelargonium zonale* L. Э. Бауром (Baur, 1909) и у *Mirabilis jalapa* L. К. Корренсом (Correns, 1909). Впервые же пластиды как самостоятельная наследственная система были выделены О. Реннером в 1934 г. (Renner, 1934) и обозначены им термином «пластом». С тех пор эта наследственная система исследуется с помощью самых разнообразных приемов и методов.

Открытие ДНК в хлоропластах в начале 1960-х годов (Ris, Plaut, 1962), явилось мощным стимулом к экспериментальным исследованиям пластид как относительно автономных генетических систем растительной клетки и поставило вопрос о роли пластома в процессах регуляции развития и жизнедеятельности растительных организмов (Odintsova, Yurina, 2003). ДНК пластид, на долю которой приходится всего несколько процентов всей клеточной ДНК, участвует в реализации жизненно важных функций растений (Bock, Hagemann, 2000). Геном пластид кодирует около половины белков, участвующих в фотосинтезе, а также ряд компонентов органелльной белок-синтезирующей системы (Odintsova, Yurina, 2003). С ним связаны многие хозяйственно ценные признаки растений, такие как общая продуктивность, устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды, некоторым антибиотикам, гербицидам, грибным патогенам.

Мутанты для генетиков всегда представляли прекрасную модель для изучения проблемы «ген – признак». В этом плане не составляют исключения и пластидные хлорофильные мутации. Однако их ценность возрастает в связи с тем, что биогенез и функционирование хлоропластов, их фотосинтетическая активность находятся под двойным ядерно-органелльным контролем (Greiner, 2012). Поэтому генетический анализ таких наследственных изменений дает возможность выявлять не только структурные компоненты органелл, детерминированные пластомом, но и закономерности пластидно-ядерных взаимоотношений.

Однако, несмотря на очевидную теоретическую и практическую значимость проблемы ядерно-пластидных взаимоотношений, ее многие стороны до сих пор требуют более глубокого изучения. В большей степени это связано с довольно трудной задачей вычленения из общей генотипической изменчивости вклада пластома в формирование сложных морфофизиологических признаков (Daniell et al., 2016). Созданная на основе одной инбредной линии (3629) коллекция внеядерных хлорофильных мутантов подсолнечника, которой мы располагаем, является удобной моделью для исследования фундаментальной проблемы взаимодействия геномов ядра и пластид (Usatov et al., 2004).

Следует отметить и практическую значимость объекта исследования. Известно, что культурный подсолнечник является в нашей стране основным источником пищевого растительного масла и высокобелковых кормов. В настоящее время возделываются в основном гетерозисные гибриды этой культуры, которые наряду с высокой урожайностью и масличностью должны обладать комплексной устойчивостью к действию внешней среды. Получение такого селекционного материала возможно с привлечением потенциала дикорастущих форм подсолнечника (Anisimova et al., 2009, Markin et al., 2017). В связи с этим целью работы является оцен-

ка влияния ядерных генов дикорастущей формы на фенотипическое выражение внеядерных хлорофильных мутаций и влияние мутантного пластома на формирование морфофизиологических признаков растений и эффект гетерозиса у гибридов между растениями культурных и дикорастущей форм подсолнечника.

Материалы и методы

Объектом исследования служили растения инбредной линии культурного подсолнечника 3629, хлорофилл-дефицитные пластомные мутанты *en:chlorina-1*, 3, 5, 6, 7, полученные из исходной линии 3629, частичный ревертант *pr6-en:chlorina-7*, с измененной структурой как хлоропластной, так и митохондриальной ДНК (Triboush et al., 1999), растения линии, созданной на основе дикорастущей формы подсолнечника *Helianthus annuus* L., а также гибриды F₁, F₂ и F₃ от скрещиваний культурных и дикорастущей форм. Способ получения и природа хлорофильных мутантов из генетической коллекции НИИ биологии ЮФУ описаны ранее (Usatov et al., 2004). Семена дикорастущей формы подсолнечника из мировой коллекции ВИР (г. Санкт-Петербург), любезно предоставленные нам В. А. Гавриловой, были получены от одного растения (и-398941), и в течение нескольких лет его потомство культивируется в условиях строгого инцухта.

Гибридизацию растений проводили с предварительной кастрацией цветков и искусственным опылением с последующей изоляцией соцветий. В качестве материнской формы использовали линии культурного подсолнечника, отцовской – дикорастущую. Семена родительских линий и гибридов высевали в полевых условиях по типу селекционного питомника на десятиметровых делянках с площадью питания 60 × 60 см. Повторность опыта трехкратная.

У растений изучаемых форм в фазу появления 3–4-й пары листьев определяли высоту проростков, в фазу полного созревания – высоту, диаметр корзинки или диаметр корзинок на ветвях первого порядка у ветвистых форм, площадь листовой пластинки, массу 1000 семян. В фазу бутонизации в листьях среднего яруса определяли содержание хлорофиллов a+b (Sumanta et al., 2014). Масличность семян определяли на анализаторе масличности АМВ – 1006 М (ВНИИМК, г. Краснодар). Статистическую значимость результатов оценивали с использованием критерия Стьюдента.

Результаты и обсуждение

На рисунке 1 приведены результаты измерения высоты проростков на стадии формирования 3–4-й пары листьев. Видно, что дикорастущий подсолнечник по скорости роста значительно ($p < 0,05$) отстает от культурных растений, причем не только от исходной линии 3629, но и от всех изучаемых хлорофильных мутантов. Данные результаты наглядно демонстрируют и влияние внеядерных мутаций на скорость роста растений. Так, мутантные линии можно разбить на три группы: первая включает растения (*en:chlorina-6* и *pr6-en:chlorina-7*), которые по скорости роста не уступают исходной зеленой линии 3629, вторая (*en:chlorina-1*, 3, 5) несколько отстает от контроля и, наконец, мутант *en:chlorina-7* по скорости роста имеет наименьший показатель, превышая дикорастущую форму всего на 16%.

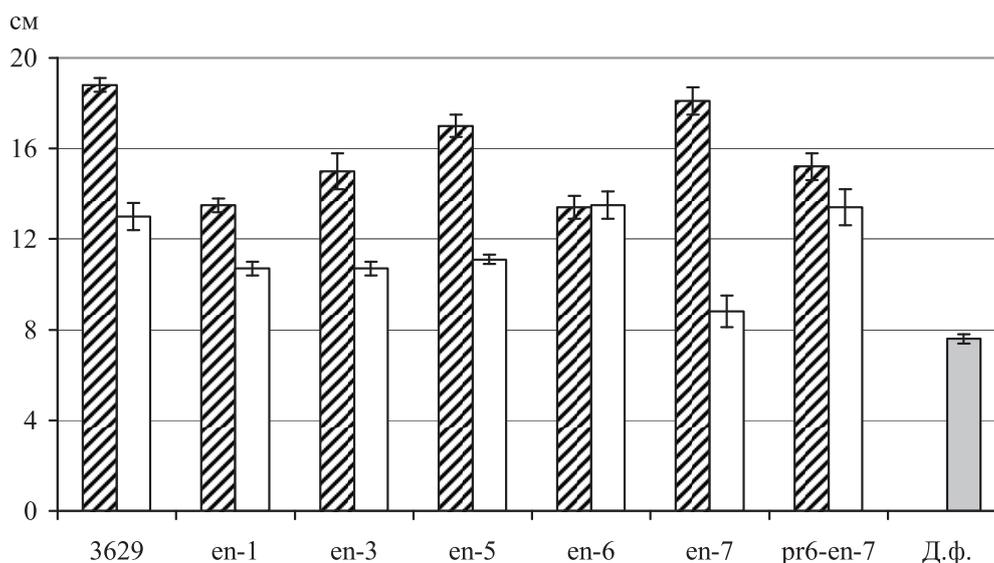


Рис. 1. Высота проростков (фаза 34-й пары листьев) гибридов F₁ подсолнечника и их родительских форм:
 ▨ гибрид F₁; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

Fig. 1. Plantlet height (the phase of the 34th pair of leaves) of F₁ sunflower hybrids and their parents:
 ▨ F₁ hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

Эффекты гетерозиса в F₁ от скрещиваний мутантов с дикорастущей формой подсолнечника оказались различными (см. рис. 1). Наибольший эффект был получен у мутанта *en:chlorina-7* (86% превышения над материнской формой), а наименьший – у мутанта *en:chlorina-6* (полное отсутствие гетерозиса).

На рисунке 2 приведены значения высоты изучаемых форм. Несмотря на то что дикорастущая форма на уровне проростков имела наименьший показатель, значительно ($p < 0,05$) отставая в развитии от культурных растений подсолнечника, к концу вегетации (см. рис. 2) ее высота достигла уровня соответствующих показателей хлорофильных мутантов или даже незначительно превышала их (*en:chlorina-1*, 3, 6). Анализируя

результаты, полученные у гибридов F₁ (см. рис. 2), интересно отметить, что независимо от гибридных комбинаций и от уровня хлорофиллов в листьях (рис. 7) все гибриды по высоте растений находятся на одном уровне, тем самым наглядно демонстрируя, что эффект гетерозиса по данному признаку полностью контролируется ядерными генами. Более того, все гибриды являются ветвистыми формами, содинаковым уровнем ветвления: от 40 до 45 ветвей 1–2-го порядка на одном растении, в отличие от материнских одностебельных растений и отцовской дикорастущей формы (55–60 ветвей 1–4-го порядка). Можно заключить, что генетический контроль признаков, характеризующих габитус растений, осуществляется в основном ядром.

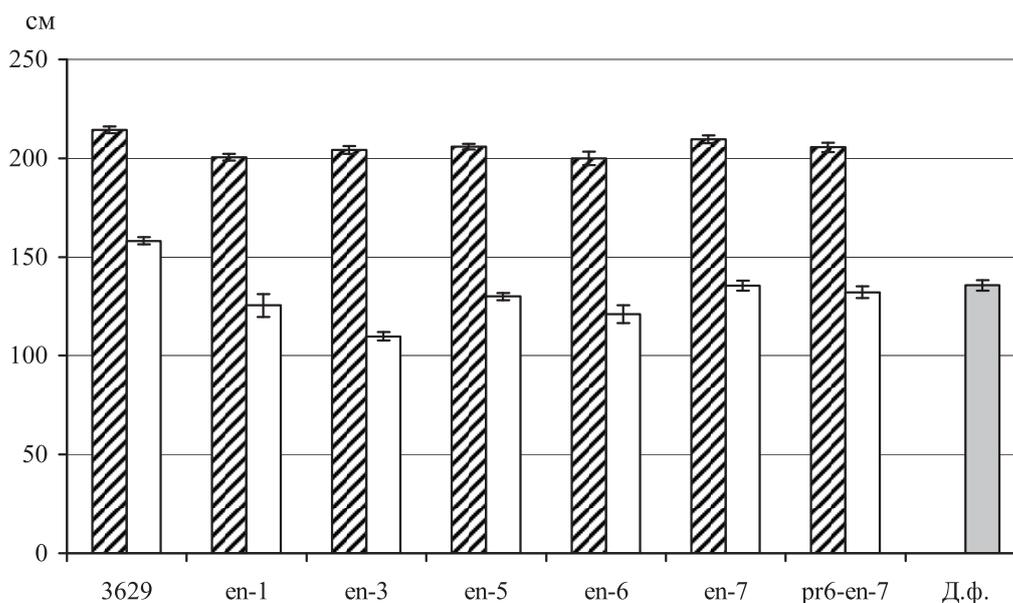


Рис. 2. Высота гибридов F₁ подсолнечника и их родительских форм:
 ▨ гибрид F₁; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

Fig. 2. Plant height of F₁ sunflower hybrids and their parents:
 ▨ F₁ hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

Выражение признака «диаметр корзинки» у родительских линий и гибридов F_1 отражено на рисунке 3. Установлено, что растения исходной линии 3629 характеризуются наибольшим размером корзинок. Все хлорофильные мутанты по данному показателю, за исключением частичного ревертанта *pr6-en:chlorina-7*, в различной степени уступают контрольному значению, особенно *en:chlorina-3*. Можно отметить, что во всех вариантах скрещиваний между культурными формами и дикорастущим подсолнечником относительно отцовской ветвистой формы наблюдается четко выраженный эффект гетерозиса, однако относи-

тельно материнских однокорзиночных родителей, за исключением мутантов *en:chlorina-3* и 5, гетерозис не выявлен (см. рис. 3). В последнем случае гибридизация привела к соответствующему достоверному увеличению показателей на 62% и 14% по сравнению с мутантными родителями. Следовательно, можно сделать заключение о доминантности ядерных генов, контролирующих размер корзинки у культурной формы подсолнечника. Кроме того, можно предположить, что гетерозис по этому признаку, как и по скорости роста растений, наряду с ядерными генами контролируется пластомом.

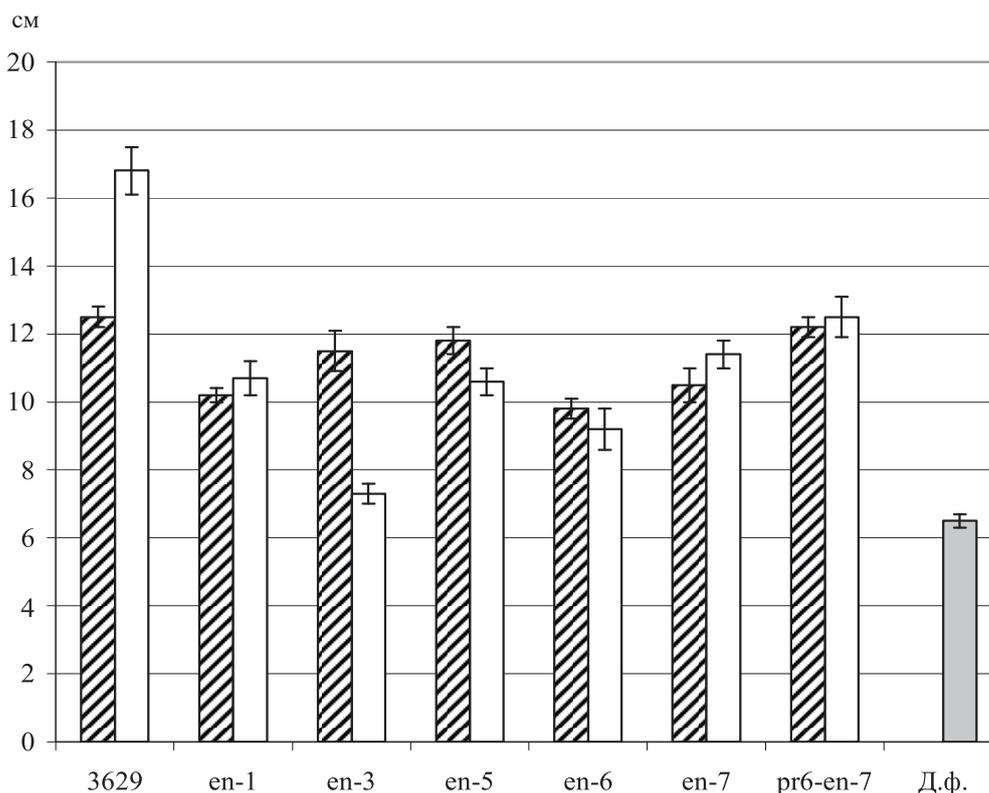


Рис. 3. Диаметр корзинки* у гибридов F_1 подсолнечника и их родительских форм:

▨ гибрид F_1 ; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

* У гибридов и дикорастущей формы измеряли диаметр центральной корзинки

Fig. 3. Head diameter* in F_1 sunflower hybrids and their parents:

▨ F_1 hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

* The diameter of the central antheridium was measured in the hybrids and the wild form

Сходная закономерность прослеживается и при анализе средней площади листа (рис. 4). Хлорофильные мутанты в различной степени уступают по этому показателю растениям линии 3629; наименьшее значение также продемонстрировала дикорастущая форма. Во всех исследованных комбинациях скрещиваний у гибридов F_1 четко выражен эффект гетерозиса, особенно когда материнским родителем служил мутант *en:chlorina-3*. Хотя средние значения площади листовой пластинки у некоторых гибридов немного ниже, чем у контроля (3629 × дикорастущая форма), однако эти различия статистически недостоверны, в связи с чем мы сделали вывод, что гетерозис по данному признаку, как и по высоте растений, контролируют в основном ядерные гены. Более того, форма листовых пластинок (отношение длины к ширине листа) у всех изученных гибридов, независимо от материнского родителя, была

близка к соотношению 1,2 : 1 и имела промежуточное значение между культурной (1,0 : 1,0) и дикорастущей (1,4 : 1,0) формами подсолнечника.

На рисунке 5 приведены средние значения массы 1000 семян, отражающие их размер. Как и следовало ожидать, наиболее мелкосемянной формой являются дикорастущие растения, уступая по этому показателю культурным формам в несколько раз. У гибридов во всех комбинациях скрещиваний масса 1000 семян имеет сходные значения и, за исключением (*en:chlorina-3* × дикорастущая форма), не отличается от соответствующих показателей материнского. Показатели гибридов F_1 превышают показатели мутанта *en:chlorina-3* на 37%. Следовательно, выражение признака «размер семян» у гибридов подсолнечника практически не зависит от мутаций в пластоме и определяется доминантными ядерными генами культурной формы.

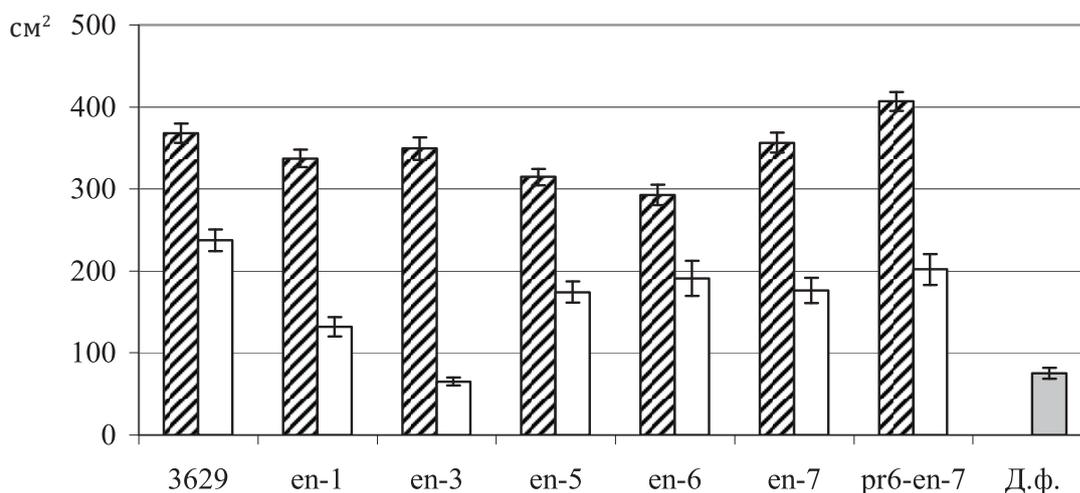


Рис. 4. Площадь (см²) листовой пластинки средних ярусов растений гибридов F₁ подсолнечника и их родительских форм:

▨ гибрид F₁; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

Fig. 4. The area (cm²) of the lamina in the middle layers of F₁ sunflower hybrids and their parents:

▨ F₁ hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

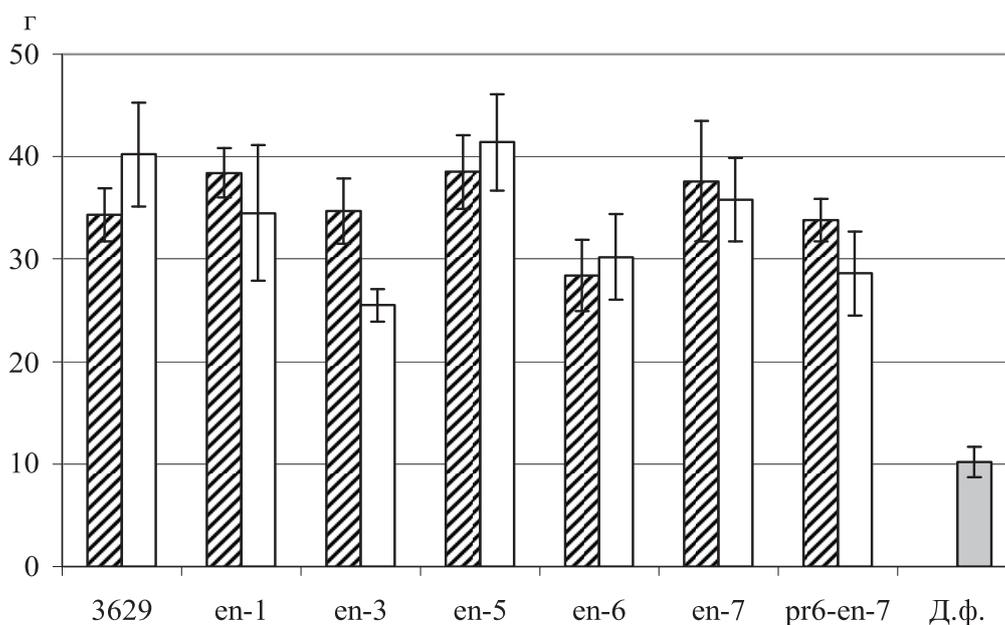


Рис. 5. Масса семян гибридов F₁ подсолнечника и их родительских форм:

▨ гибрид F₁; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

Fig. 5. Seed weight in F₁ sunflower hybrids and their parents:

▨ F₁ hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

Показатели масличности семян, приведенные на рисунке 6, наглядно демонстрируют, что этот признак также контролируется ядерными генами. Все культурные исследуемые формы, включая исходную линию 3629 и внеядерные хлорофильные мутанты, полученные на ее генетической основе, соответственно имеют сходные значения. Интересно отметить, что и растения дикорастущей формы по данному показателю не отличаются от культурного подсолнечника. Небольшое увеличение масличности у гибридов, полученных во всех гибридных комбинациях, не достоверно. Таким образом, по признаку масличности семян гетерозис не выявлен.

Результаты анализа содержания зеленых пигментов у гибридов от скрещиваний оказались неоднозначными. В одних случаях (мутанты *en:chlorina*-3, 5) гибридизация приводила к устранению в F₁ хлорофильных дефектов. Гибридные комбинации с участием этих мутантов по содержанию хлорофиллов а+в достигли уровня исходной линии 3629 (рис. 7). В других случаях (мутанты *en:chlorina*-1, 6, 7; *pr6-en:chlorina*-7) ядерные гены дикорастущей формы подсолнечника не оказали значительного влияния на окраску гибридных растений, и по содержанию хлорофиллов эти гибриды достоверно не отличались от соответствующего мутантного родителя.

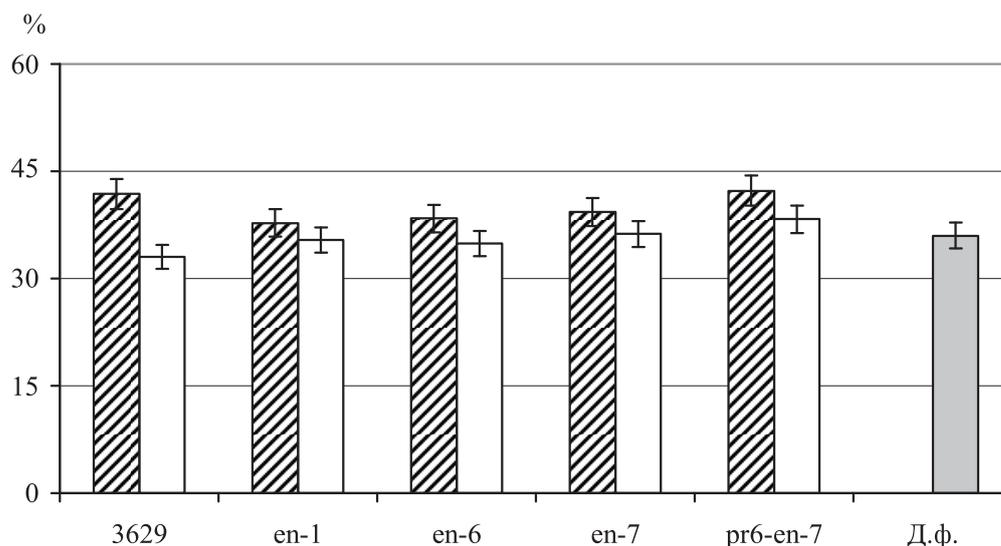


Рис. 6. Масличность семян гибридов F₁ подсолнечника и их родительских форм:

▨ гибрид F₁; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

Fig.6. Seed oil content levels in F₁ sunflower hybrids and their parents:

▨ F₁ hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

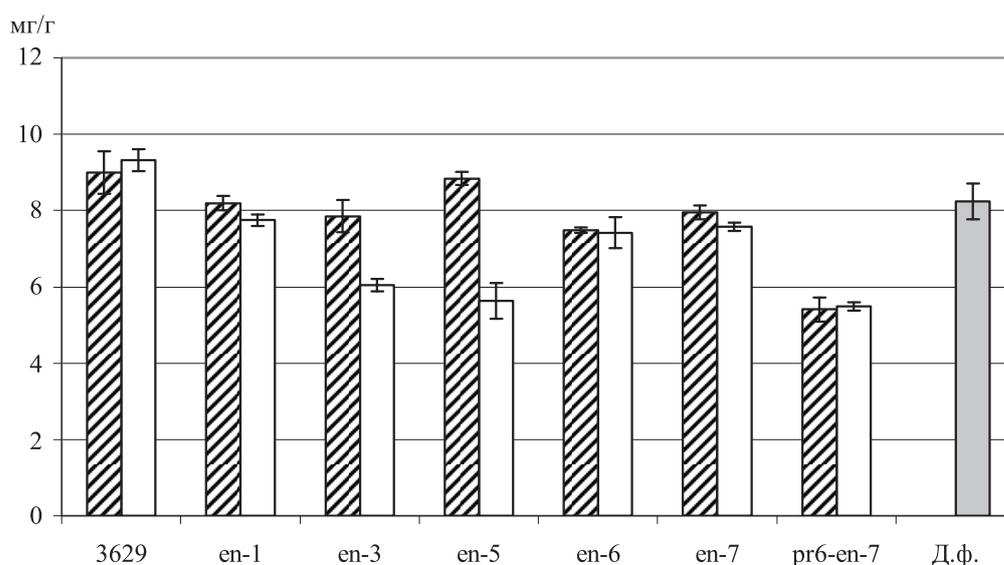


Рис. 7. Содержание хлорофиллов a+b в листьях гибридов F₁ подсолнечника и их родительских форм:

▨ гибрид F₁; □ культурная форма; ■ дикорастущая форма

Fig.6. Fig. 7. Leaf chlorophyll content (a+b) in F₁ sunflower hybrids and their parents:

▨ F₁ hybrid; □ cultivated form; ■ wild form

При дальнейшем генетическом анализе гибридов после самоопыления F₁ было выявлено, что гибридные формы, у которых произошло восстановление окраски, – полустерильны (1–5 семян на корзинку). Тем не менее, при анализе F₂ были получены следующие числовые соотношения – 87 зеленых растений: 29 мутанта *en:chlorina-3*, и 101 зеленых растений: 36 мутанта *en:chlorina-5*. На основании полученных результатов выдвинуто предположение о ядерной доминантной природе гена(ов)-супрессора(ов), подавляющего(их) выражение данных хлорофильных мутаций. Возможность супрессирования ядром пластидной мутации была доказана экспериментально Эдварсоном, кото-

рый наблюдал устранение пестролистности пластидного типа у табака при гибридизации (Edwarson, 1966).

На рисунке 8 приведены результаты оценки высоты гибридных форм трех поколений: F₁, F₂, и F₃, в сравнении с растениями отцовской дикорастущей формы. Можно отметить общую тенденцию, полностью соответствующую классической схеме снижения эффекта гетерозиса по признаку «высота растений» в последующих гибридных поколениях. Однако инбредная депрессия по этому признаку у всех гибридов с участием внеядерных хлорофильных мутантов наступает быстрее, чем у гибридов с исходной линией 3629, что особенно наглядно продемонстрировано в поколении F₃.

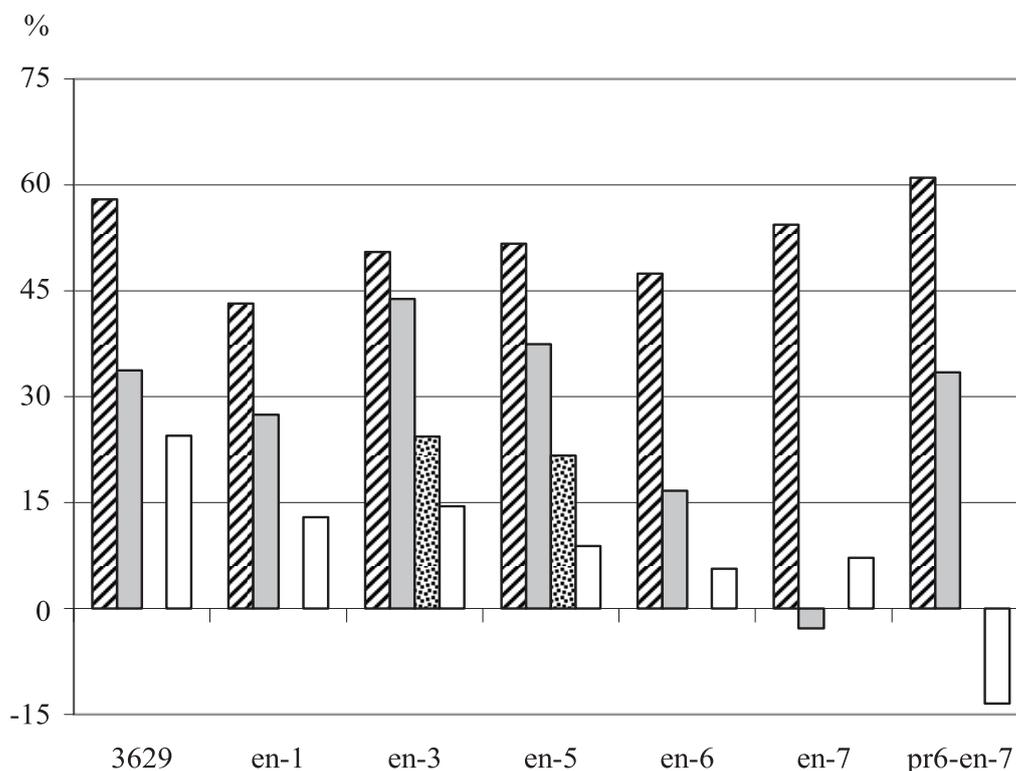


Рис. 8. Высота гибридов F₁, F₂ и F₃ подсолнечника по сравнению с дикорастущей формой (%):

▨ гибрид F₁; ■ гибрид F₂ (зеленые); ▩ гибрид F₂ (хлороины); □ гибрид F₃

Fig. 8. Plant height of F₁, F₂ and F₃ sunflower hybrids compared with the wild form (%):

▨ F₁ hybrid; ■ F₂ hybrid (green); ▩ F₂ hybrid (chlorins); □ F₃ hybrid

Заключение

Представленные в настоящей работе данные свидетельствуют, что при скрещивании ряда внеядерных хлорофильных мутантов с растениями дикорастущей формы подсолнечника, независимо от мутантного пластома и соответственно содержания хлорофиллов а+в, у гибридов F₁ наблюдается эффект гетерозиса по признакам, характеризующим габитус растений, таким как «высота растений» и «размер листовой пластинки». По признаку «скорость роста» были получены неоднозначные результаты: от 86% превышения у гибрида с участием мутанта *en:chlorina-7* до полного отсутствия гетерозиса у гибрида с участием родительской формы *en:chlorina-6*. Эти результаты свидетельствуют о весомом вкладе пластидных генов в контроль признака. По признакам «диаметр корзинки» и «масса 1000 семян», за исключением гибрида с участием мутанта *en:chlorina-3*, который имел наименьшие показатели, все гибридные комбинации оказались сходными с мутантными формами и значительно ($p < 0,05$) превосходили по этим показателям дикорастущий подсолнечник. Следовательно, в формировании этих признаков наряду ядерными генами принимает участие и пластом. По признаку «масличность семян» эффект гетерозиса у всех изученных гибридов не выявлен.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00659.

References/Литература

- Anisimova N.I., Tumanova L.G., Gavrilova V.A., Dyagileva A.V., Pasha L.I., Mitin V.A., Timofeyeva G.I. Genomic instability in sunflower interspecific hybrids. *Russian Journal of Genetics*. 2009;45(8):934–943. DOI: 10.1134/S1022795409080079
- Baur E. Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der "Varietates albomarginatae hort" von *Pelargonium zonale*. *Z. Indukt. Abstamm. Vererbungslehre*. 1909;1:330-351. [in German]
- Bock R., Hageman R. Extranuclear Inheritance: Plastid Genetics: Manipulation of Plastid Genomes and Biotechnological Applications. In: K. Esser, J.W. Kadereit, U. Lüttge, M. Runge (eds). *Progress in Botany. Vol. 61*. Berlin: Springer, Berlin, Heidelberg; 2000. p.76-90. DOI: 10.1007/978-3-642-57203-6_4
- Correns C. Vererbungsversuche mit blaßs(gelb), grünen und buntblättrigen sippen bei *Mirabilis jalapa*, *Urtica pilulifera* und *Lunaria annua*. *Z. Indukt. Abstamm. Vererbungslehre*. 1909;1:291-329. [in German]
- Daniell H., Lin C.S., Yu M., Chang W.J. Chloroplast genomes: diversity, evolution, and applications in genetic engineering. *Genome Biol*. 2016;17:134. DOI: 10.1186/s13059-016-1004-2
- Edwards J. Gene control of non-Mendelian variegation in *Nicotiana tabacum* L. *Genetics*. 1966;52:365-371.
- Greiner S. Plastome mutants of higher plants. In: R. Bock, V. Knoop (eds). *Genomics of Chloroplasts and Mitochondria. Advances in Photosynthesis and Respiration*.

Springer Science; 2012. p.237–266. DOI: 10.1007/978-94-007-2920-9_11

Markin N., Usatov A., Makarenko M., Azarin K., Gorbachenko O., Kolokolova N., Usatenko T., Markina O., Gavrilova V. Study of informative DNA markers of the *Rfl* gene in sunflower for breeding practice. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2017;53(2):69-75. DOI: 10.17221/108/2016-CJGPB

Odintsova M.S., Yurina N.P. Plastid genomes of higher plants and algae: structure and functions. *Molecular Biology.* 2003;37(5):649-662. DOI: 10.1023/A:1026020623631

Renner O. Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. *Ber. Verh. Sachsisch. Acad. Wiss. Leipzig.* 1934;86:241-266. [in German]

Ris H., Plaut W. The ultrastructure of DNA-containing areas in the chloroplasts of *Chlamydomonas*. *J. Cell Biol.*

1962;13(3):383-391. DOI: 10.1083/jcb.13.3.383

Sumanta N., Haque C.I., Nishika J., Suprakash R. Spectrophotometric analysis of chlorophylls and carotenoids from commonly grown fern species by using various extracting solvents. *Res. J. Chem. Sci.* 2014;4(9):63-69. DOI: 10.1055/s-0033-1340072

Triboush S.O., Danilenko N.G., Ulitcheva I.I., Davydenko O.G. Location of induced mutations and reversions in the chloroplast genome of *Helianthus annuus*. *Plant Growth Regulation.* 1999;27(2):75-81. DOI: 10.1023/A:1006117114857

Usatov A.V., Razoriteleva E.K., Mashkina E.V., Ulitcheva I.I. Spontaneous and nitrosomethylurea-induced reversions in plastome chlorophyll mutants of sunflower *Helianthus annuus* L. *Russian Journal of Genetics.* 2004;40(2):186-192. DOI: 10.1023/B:RUGE.0000016993.37051.ef

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Усатов А.В., Макаренко М.С., Ковалевич А.А., Губайдуллина А.М. Исследование роли пластидных генов в эффекте гетерозиса и формировании морфофизиологических признаков растений подсолнечника. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):113-120. DOI:10.30901/2227-8834-2019-4-113-120

Usatov A.V., Makarenko M.S., Kovalevich A.A., Gubaidullina A.M. The role of plastid genes in a heterosis effect and the formation of morphophysiological traits in sunflower plants. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding.* 2019;180(4):113-120. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-113-120

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-113-120>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

СЕЛЕКЦИЯ ИНБРЕДНЫХ ЛИНИЙ РАПСА ОЗИМОГО ДЛЯ СОЗДАНИЯ РОДИТЕЛЬСКИХ ФОРМ ГИБРИДОВ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-121-125

УДК 631.52:633.853.494

Поступление/Received: 16.03.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Э. Б. БОЧКАРЕВА, Л. А. ГОРЛОВА*, В. В. СЕРДЮК,
Е. А. СТРЕЛЬНИКОВ

Федеральный научный центр
Всероссийский научно-исследовательский институт
масличных культур имени В.С. Пустовойта
350038 Россия, г. Краснодар, ул. Филатова, 17;
✉ raps@vniimk.ru

BREEDING OF WINTER RAPESEED INBRED LINES FOR
THE DEVELOPMENT OF PARENT FORMS
FOR HYBRIDS

E. B. BOCHKARYOVA, L. A. GORLOVA*, V. V. SERDYUK,
E. A. STRELNIKOV

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops
(VNIIMK),
17 Filatova St., Krasnodar 350038, Russia;
✉ raps@vniimk.ru

Введение. В Федеральном научном центре Всероссийском научно-исследовательском институте масличных культур имени В. С. Пустовойта (ФНЦ ВНИИМК) селекцию межлинейных гибридов рапса ведут с использованием ЦМС Ogura. По программе создания межлинейных гибридов рапса озимого ставилась задача изучить эффективность селекции самоопыленных линий из сортов популяций, оценить влияние инбредной депрессии на хозяйственно значимые признаки, изучить изменение признаков линий при переводе их на стерильную основу, получить линии – восстановители фертильности с допустимым уровнем содержания глюкозинолатов в семенах. **Материалы и методы.** В качестве исходного материала для получения самоопыленных линий использовали внутривидовые гибриды, сорта селекции ФНЦ ВНИИМК и сорта зарубежной селекции. Самоопыление растений рапса осуществляли с помощью изоляторов из спанбонда. Ежегодно самоопыляли более 1000 растений. Поколения самоопыленных линий S_1 – S_4 высевали на делянках 2,25 м² и в период вегетации проводили визуальную браковку по морфобиологическим признакам. Оценку урожайности линий, начиная с S_5 , проводили на делянках 7,5 м². **Результаты.** Установлено, что инбредная депрессия не превышает 3–15% по урожаю семян. Перевод линий на стерильную цитоплазму не несет каких-либо негативных последствий. Создана серия экспериментальных гибридов, превышающих сорт-стандарт 'Лорис' по урожаю семян на 23–48%. Новые гибридные комбинации также превышают стандарт по этому показателю на 21–54%.

Ключевые слова: рапс, самоопыление, инбредная депрессия, ЦМС Ogura, стерильные аналоги, восстановители фертильности.

Introduction. The V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops (VNIIMK) performs the breeding of interline rapeseed hybrids using the Ogura CMS. The program of interline winter rapeseed hybrid development was aimed at studying the efficiency of self-pollinated line breeding from population cultivars, assessing the impact of inbreeding depression on economically important traits, analyzing the changes in the lines' traits after their transition to the sterile basis, and obtaining fertility restorer lines with an acceptable level of glucosinolate content in seeds. **Materials and methods.** Intraspecific hybrids, cultivars developed at the Pustovoit Institute and those of foreign breeding were employed as parent material for the development of self-pollinated lines. Self-pollination of rapeseed plants was performed using spunbond isolators. Over 1000 plants were self-pollinated every year. Generations of self-pollinated lines S_1 – S_4 were planted on 2.25 m² plots, and during the growth season their visual screening was undertaken to assess their morphobiological traits. Starting with S_5 , the lines were evaluated for their yield on 7.5 m² plots. **Results.** The inbreeding depression was found to not exceed 3–15% of the seed yield. The transition of the lines to sterile cytoplasm did not have any negative consequences. A series of experimental hybrids were developed, exceeding the reference cultivar 'Loris' in seed yield by 23–48%. New hybrid combinations also exceeded the reference in seed yield by 21–54%.

Key words: rapeseed, self-pollination, inbreeding depression, Ogura CMS, sterile analogues, fertility restorer.

Введение

Существующие в настоящее время эффективные системы контролируемого опыления у рапса, такие как ЦМС Ogura, ЦМС Polima, MSL (Male Sterility Lembeke), определили приоритетное направление селекции этой культуры – создание гетерозисных гибридов. Как показывает мировой опыт, в селекции гибридов различных сельскохозяйственных культур (кукурузы, подсолнечника, рапса) межлинейные гибриды более эффективны по сравнению с межсортowymi или сортолинейными (Penakow, 1992; Morgun et al., 1996; Pimkhin, 2000; Frauen et al., 2003). В результате проведенных ранее исследований по изучению влияния принудительного самоопыления растений рапса озимого на основные хозяйст-

венные признаки (Gorlov, Bochkaryova, 1995) было установлено, что средние значения инбредной депрессии варьировали в линиях (S_1 – S_4) от 3 до 15% по признаку урожая семян. Это небольшие величины по сравнению с депрессией у таких перекрестноопыляющихся культур, как подсолнечник и кукуруза. Принудительное самоопыление растений озимого рапса в течение нескольких поколений позволило дифференцировать исходный материал и генетически закрепить ряд хозяйственно полезных признаков. Используя метод самоопыления, во ВНИИМК был создан раннеспелый сорт озимого рапса 'Меот', а позднее высокопродуктивные линейные сорта 'Акцент', 'Сармат', 'Селегор'.

В настоящее время целью наших исследований является получение константных по хозяйственно цен-

ным признакам линий рапса озимого – компонентов экспериментальных и промышленных гибридов на основе системы ЦМС Ogura.

Материал и методы

Исследования проводили на опытных полях Федерального научного центра Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур имени В.С. Пустовойта (ФНЦ ВНИИМК) в 2009–2018 гг. В качестве исходного материала для получения самоопыленных линий использовали внутривидовые гибриды, сорта селекции ВНИИМК и сорта зарубежной селекции. Принудительное самоопыление растений рапса осуществляли с помощью изоляторов из спанбонда. Ежегодно самоопыляли 1000–1300 растений. Поколения самоопыленных линий $S_1 - S_4$ высевали на двухрядковых делянках длиной 3 м и в период вегетации проводили визуальную браковку линий по морфобиологическим признакам и продуктивности. Полную оценку линий, начиная с S_5 , проводили на четырехрядковых делянках длиной 5 м (площадь делянки 7,5 м²); повторность 3-кратная.

Биохимические анализы семян выполняли с использованием ЯМР-анализатора, хроматографа «Хроматэк-Кристалл 5000», ИК-анализатора (ИК-4500). При статистической обработке экспериментальных данных применяли методы дисперсионного анализа (Dospikhov, 1985).

Результаты и обсуждение

Чтобы обеспечить высокое качество создаваемых гибридов озимого рапса и рентабельность семеноводства, родительские линии должны иметь не только высокую семенную продуктивность и масличность, но также высокое качество (эруковой кислоты в масле не более 2%, глюкозинолатов в семенах не более 20 мкмоль/г). Первые самоопыленные линии, послужившие для получения стерильных аналогов и линий-восстановителей фертильности, создавали на основе лучшего исходного материала селекции ВНИИМК.

Сравнительная оценка по комплексу хозяйственно ценных признаков самоопыленных линий пятого-шестого поколений инбридинга и их стерильных аналогов была проведена в течение двух лет; лучшие из них представлены в таблице 1. Фертильные линии отличались высокой морфологической выравненностью и урожайностью. В среднем за два года по продуктивности они не уступали сорту-стандарту 'Лорис'. Высокую масличность продемонстрировала линия 39859, а наиболее низкое содержание глюкозинолатов в семенах отмечено у линии 40059. По жирнокислотному составу масла все выделенные линии соответствуют мировым стандартам. Содержание эруковой кислоты в масле составляет от 0,02 до 0,05%. Лучшие самоопыленные линии, начиная с третьего поколения, были использованы для перевода на стерильную основу. Изучение беккроссных поколений показало, что по основным признакам стерильные ана-

Таблица 1. Сравнительная характеристика самоопыленных линий рапса озимого и их стерильных аналогов ($BC_5 - BC_6$) (ВНИИМК, 2010, 2011 г.)

Table 1. Comparative characteristics of self-pollinated winter rapeseed lines and their sterile analogues ($BC_5 - BC_6$) (VNIIMK, 2010, 2011)

Линия	Тип цитоплазмы	Всходы – цветение, сутки	Урожайность семян,		Масличность семян, %	Содержание глюкозинолатов, мкмоль/г
			т/га	% к стандарту		
1681	N	177	5,3	110	46,2	15,8
	S	179	5,1	106	45,5	16,0
36712	N	172	5,0	104	45,8	16,7
	S	175	4,6	96	46,1	18,3
39750	N	178	4,9	102	46,0	14,2
	S	180	4,9	102	46,1	15,9
39859	N	175	4,8	100	48,4	15,9
	S	176	4,6	96	49,0	16,8
39880	N	176	4,6	96	45,4	16,3
	S	178	4,6	96	45,8	15,9
40059	N	173	4,6	96	46,7	12,9
	S	176	4,1	85	47,1	13,5
Лорис (стандарт)		179	4,8		46,9	15,8
НСР ₀₅		5	0,5		1,5	3,4

N – фертильная линия, S – стерильный аналог линии
N – fertile line; S – the line's sterile analogue

логи достигали фенотипического сходства с фертильными линиями после четырех-пяти возвратных скрещиваний. При сравнительном испытании стерильных и фертильных аналогов линий не обнаружено отрицательного влияния стерильной цитоплазмы Ogura типа на основные хозяйственные признаки (Bochkaryova et al., 2018).

Хозяйственная оценка стерильных аналогов ($BC_5 - BC_6$) показала, что лучшие из них характеризуются

высокой продуктивностью и практически не отличаются по этому признаку от стандарта – сорта 'Лорис'. Стерильный аналог линии 39859 так же, как и его фертильный опылитель, в среднем за два года показал масличность на 2,6% выше стандарта. Стерильный аналог линии 40059, как и фертильная линия, продемонстрировал самое низкое содержание глюкозинолатов в семенах.

В качестве исходного материала для создания линий – восстановителей фертильности использовали донор гена *Rf* – линию, полученную по контракту с Национальным институтом сельскохозяйственных исследований (INRA, Франция). Для создания аналогов линий – восстановителей фертильности на стерильной основе использовали метод Э. Экхарда и М. И. Хаджинова (Khadzhinov, 1962). Источник генов *Rf* на стерильной цитоплазме использовали в качестве материнской

формы, а лучшие самоопыленные линии, по которым создавались аналоги – восстановители фертильности, – в качестве отцовского родителя. Оценка первых 20 линий – восстановителей фертильности ($BC_5 - BC_6$) проведена в 2010, 2011 г. Для удобства в работе они получили индекс ОРК (озимый рапс Краснодарский) и порядковый номер. По урожайности семян лучшие *Rf*-линии в основном находились на уровне сорта-стандарта 'Лорис', но уступают ему по масличности семян (табл. 2).

Таблица 2. Хозяйственная характеристика линий – восстановителей фертильности рапса озимого ($BC_5 - BC_6$) (ВНИИМК, 2010, 2011 г)

Table 2. Economic characteristics of winter rapeseed fertility restorer lines ($BC_5 - BC_6$) (VNIIMK, 2010–2011)

Линия	Всходы – цветение, сутки	Урожайность семян,		Масличность семян, %	Содержание глюкозинолатов, мкмоль/г
		т/га	% к стандарту		
ОРК 7	173	5,0	102	43,6	15,0
ОРК 14	170	4,9	100	41,8	15,9
ОРК 8	174	4,9	100	42,8	15,4
ОРК 3	178	4,8	98	42,8	16,9
ОРК 18	175	4,9	100	45,0	17,9
ОРК 9	178	3,8	78	43,3	16,5
ОРК 19	180	3,2	65	43,2	13,8
Лорис (стандарт)	179	4,9		46,1	15,4
НСР ₀₅		0,7		1,8	2,7

Одной из проблем при создании гибридов рапса с использованием ЦМС типа *Ogura* является селекция линий – восстановителей фертильности с низким содержанием глюкозинолатов в семенах. Гены восстановления фертильности введены в рапс из редиса, и присутствие его хромосомного материала часто оказывает негативное влияние на этот признак (Poplawska et al., 2007). В результате многократного беккроссирования с донорами низкого содержания глюкозинолатов получены *Rf*-линии с достаточно низким содержанием этих веществ. Одним из важных признаков родительских линий гибридов является продолжительность вегетационного периода, поскольку в семеноводстве гибридов решающее значение имеет совпадение сроков цветения их родительских компонентов, так как от этого зависит продуктивность се-

менных участков. Представленные в таблицах 1 и 2 стерильные аналоги и линии – восстановители фертильности достаточно хорошо совпадают по межфазному периоду «всходы – цветение». С участием лучших стерильных аналогов и линий – восстановителей фертильности нами создано более 100 экспериментальных гибридов рапса озимого. В 2016 г. проведена предварительная оценка 52 экспериментальных гибридов. Средняя урожайность гибридов составила 4,9 т/га, превысив сорт-стандарт 'Лорис' на 0,69 т/га. Наиболее перспективными оказались семь гибридов, урожайность которых была на уровне 5,19–6,24 т/га, что превысило стандарт на 23–48%, а по сбору масла – на 24–54% (табл. 3). Содержание глюкозинолатов в семенах у большинства изученных гибридов соответствует существующему стандарту (20 мкмоль/г).

Таблица 3. Хозяйственная характеристика экспериментальных гибридов рапса озимого (ВНИИМК, 2016 г.)

Table 3. Economic characteristics of experimental winter rapeseed hybrids (VNIIMK, 2016)

Гибрид	Урожайность семян,		Масличность семян, %	Сбор масла,		Содержание глюкозинолатов, мкмоль/г
	т/га	% к стандарту		т/га	% к стандарту	
39880 × ОРК 7	6,24	148	49,7	2,76	154	12,6
39859 × ОРК 8	5,66	134	49,5	2,49	139	13,3
39712 × ОРК 3	5,52	131	49,7	2,44	136	16,6
39880 × ОРК 9	5,36	127	49,5	2,42	132	20,6
39712 × ОРК 1	5,29	125	49,0	2,36	128	15,4
40059 × ОРК 2	5,20	123	49,5	2,29	127	19,2
39859 × ОРК 10	5,19	123	48,3	2,23	124	21,8
Лорис (стандарт)	4,21		48,1	1,80		18,3
НСР ₀₅	0,60			0,40		

На сегодняшний день во ВНИИМК работа по созданию самоопыленных линий и перевод лучших из них на стерильную основу ведется на базе новых сортов селекции ВНИИМК, высокоолеиновых селекционных образцов и сортов зарубежной селекции. С использованием новых линий создано 32 стерильных аналога, выделено 50 линий – восстановителей фертильности. По результатам испытания в 2016, 2017 г. лучшие стерильные аналоги не уступают по урожайности семян стандарту – сорту

‘Лорис’, а линии СЛ 4, СЛ 1, 38746, СЛ 3, СЛ 6 превышают его по этому признаку на 3–9% (табл. 4). Наиболее высокой масличностью характеризуются линии: 1840–2, 38746, СЛ 2, СЛ 1, 40008. Обращает на себя внимание линия 40173; по урожайности семян она уступает остальным линиям, но характеризуется высокой масличностью, высоким содержанием олеиновой кислоты в масле (78,4%) и может быть использована в программе по созданию высокоолеиновых гибридов рапса.

Таблица 4. Хозяйственная характеристика стерильных аналогов рапса озимого (BC₅ – BC₆) (ВНИИМК, 2016, 2017 г.)

Table 4. Economic characteristics of winter rapeseed sterile analogues (BC₅ – BC₆) (VNIIMK, 2016, 2017)

Линия	Урожайность семян,		Масличность семян, %	Содержание	
	т/га	% к стандарту		глюкозинолатов, мкмоль/г	олеиновой кислоты, %
СЛ 4	4,84	109	45,7	16,7	69,5
СЛ 1	4,67	105	47,7	15,2	69,3
38746	4,61	104	48,4	13,6	64,2
СЛ 3	4,57	103	46,6	17,4	64,9
СЛ 6	4,57	103	46,7	15,9	68,6
СЛ 2	4,51	102	47,9	15,3	68,2
СЛ 5	4,52	102	46,6	15,0	68,3
40008	4,36	98	47,7	13,4	66,1
1840–2	4,35	98	48,3	14,5	65,5
40173	3,88	88	47,7	14,7	78,4
Лорис (стандарт)	4,43		46,7	14,7	66,0
НСР ₀₅	0,42		1,4		

В 2018 г. в предварительном испытании проведена оценка 21 экспериментального гибрида. Средняя урожайность гибридов составила 4,25 т/га, у сорта-стандарта ‘Лорис’ – 4,19 т/га. Выделено 7 гибридов, наиболее перспективных по комплексу признаков, урожайность которых составила от 5,08 до 6,45 т/га, превысив сорт-стандарт на

21–53%, по сбору масла – на 23–55%. Высокой масличностью (на 1,1–1,6% выше стандарта) характеризовались гибриды 40049 × ОРК 4 и СЛ 1 × ОРК 3. Наиболее низкое содержание глюкозинолатов в семенах (12,9–13,6 мкмоль/г) продемонстрировали гибриды 40008 × ОРК 14, 40049 × ОРК 10, СЛ 1 × ОРК 14 и СЛ 1 × ОРК 3 (табл. 5).

Таблица 5. Характеристика новых экспериментальных гибридов рапса озимого (ВНИИМК, 2018 г.)

Table 5. Characteristics of new experimental winter rapeseed hybrids (VNIIMK, 2018)

Гибрид	Урожайность семян,		Масличность семян, %	Сбор масла,		Содержание глюкозинолатов, мкмоль/г
	т/га	% к стандарту		т/га	% к стандарту	
СЛ 2 × ОРК 10	6,45	154	47,8	2,77	155	15,9
40049 × ОРК 4	6,02	145	48,7	2,64	147	17,7
СЛ 1 × ОРК 14	5,96	142	48,2	2,59	145	13,5
40059 × ОРК 9	5,95	142	48,0	2,57	143	23,1
СЛ 1 × ОРК 3	5,80	138	49,2	2,57	143	13,6
40049 × ОРК 10	5,22	124	47,6	2,24	125	13,3
40008 × ОРК 14	5,08	121	48,1	2,20	123	12,9
Лорис (стандарт)	4,19		47,6	1,79		15,0
НСР ₀₅	0,53			0,46		

Заключение

Установлено, что самоопыление растений рапса озимого приводит к незначительной инбредной депрессии, 3–15% по урожаю семян. Использование инбридинга в селекции рапса в ФНЦ ВНИИМК привело к созданию высокопродуктивных линейных сортов, включенных в Государственный реестр селекционных достижений РФ.

ЦМС Ogura не оказывает отрицательного влияния на проявление хозяйственно значимых признаков растений рапса.

Созданы аналоги линий – восстановителей фертильности приемлемым уровнем глюкозинолатов в семенах (13,8–17,9 мкмоль/г).

Выделены перспективные межлинейные гибриды, превышающие стандарт на 23–48% по урожайности семян и на 24–54% по сбору масла.

Создана серия материнских линий и линий – восстановителей фертильности на базе новых сортов и высокоолеиновых линий селекции ВНИИМК, а также сортов зарубежной селекции.

Новые гибридные комбинации превышают стандарт на 21–54% по урожайности семян и на 23–55% по сбору масла. С лучшими комбинациями будет продолжена работа по размножению родительских форм и получению гибридных семян для передачи на Государственное испытание.

References/Литература

- Bochkaryova E.B., Gorlova L.A., Serdyuk V.V., Strelnikov E.A. The results and perspectives of breeding of winter rapeseed hybrids in VNIIMK. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2018;(4):48-57. [in Russian] [Бочкарева Э.Б., Горлова Л.А., Сердюк В.В., Стрельников Е.А. Результаты и перспективы селекции гибридов рапса озимого во ВНИИМК. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2018;4:48-57].
- Dospikhov V.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] Доспехов В.А. Методика полевого опыта. Москва:

Агропромиздат; 1985.

- Gorlov S.L., Bochkaryova E.B. The impact of self-pollination on productivity of winter rapeseed (Vliyanie samoopyleniya na produktivnost ozimogo rapsa). *Informatsionny listok KTsnTI = Information Sheet of KTsnTI*. 1995;(118-95):21. [in Russian] [Горлов С.Л., Бочкарева Э.Б. Влияние самоопыления на продуктивность озимого рапса. *Информационный листок КЦНТИ*. 1995;(118-95):21].
- Frauen M. Noack J., Paulmann W., Grosse F. Development and perspectives of MSL-hybrids in winter oilseed rape in Europe. In: *Proceedings of the 11th International Rapeseed Congress*. Copenhagen; 2003. p.316-318.
- Khadzhinov M.I. Cytoplasmic male sterility in breeding and seed production (Tsitoplazmaticheskaya muzhskaya sterilnost v seleksii i semenovodstve). In: *Cytoplasmic male sterility in breeding and seed production of maize (Tsitoplazmaticheskaya muzhskaya sterilnost v seleksii i semenovodstve kukuruzy)*. Kiev; 1962. p.103-140. [in Russian] [Хаджинов М.И. Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве. В кн.: *Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве кукурузы*. Киев; 1962. С.103-140].
- Morgun V.V., Zaika S.P., Zhvavaya E.P. The efficiency of backcrossing and sibbing in increasing seed productivity of early ripening corn hybrids (Effektivnost bekkrossnykh i sestrinskikh skreshchivaniy v povyshenii semennoy produktivnosti rannespelykh gibridov kukuruzy). *Seleksiya i semenovodstvo = Breeding and Seed Production*. 1996;(2):16-18. [in Russian] [Моргун В.В., Заика С.П., Жвава Е.П. Эффективность беккроссных и сестринских скрещиваний в повышении семенной продуктивности раннеспелых гибридов кукурузы. *Селекция и семеноводство*. 1996;(2):16-18].
- Penakow D. Application of Griffing's methods in determination of combining ability of sunflower self-pollinated lines. In: *Proceedings of the 13th International Sunflower Conference, Pisa (Italy) 7-11 September, 1992*. Paris; 1992. p.1205-1210.
- Poplawska W., Bartkowiak-Broda I., Szala L. Genetic and breeding evaluation of double haploid lines with restorer gene for CMS ogura system of winter oilseed rape (*Brassica napus* L.). *Brassica International Journal of Brassicas*. 2007;1-4:29-32.

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Бочкарева Э.Б., Горлова Л.А., Сердюк В.В., Стрельников Е.А. Селекция инбредных линий рапса озимого для создания родительских форм гибридов. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):121-125. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-121-125

Bochkaryova E.B., Gorlova L.A., Serdyuk V.V., Strelnikov E.A. Breeding of winter rapeseed inbred lines for the development of parent forms for hybrids. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):121-125. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-121-125

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-121-125>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ КЛАССИЧЕСКИХ И СОВРЕМЕННЫХ МЕТОДОВ В СЕЛЕКЦИИ РАПСА (*BRASSICA NAPUS*) ВО ВНИИМК

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-126-131

УДК 631.52:633.853.494

Поступление/Received: 16.03.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Л. А. ГОРЛОВА*, Э. Б. БОЧКАРЕВА,
Е. А. СТРЕЛЬНИКОВ, В. В. СЕРДЮК

Федеральный научный центр
Всероссийский научно-исследовательский институт
масличных культур имени В.С. Пустовойта
350038 Россия, г. Краснодар, ул. Филатова, 17;
✉ raps@vniimk.ru

THE USE OF CLASSICAL AND MODERN METHODS IN
RAPESEED (*BRASSICA NAPUS*) BREEDING AT VNIIMKL. A. GORLOVA*, E. B. BOCHKARYOVA,
E. A. STRELNIKOV, V. V. SERDYUK

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute
of Oil Crops (VNIIMK),
17 Filatova St., Krasnodar 350038, Russia;
✉ raps@vniimk.ru

Введение. Рапс относится к факультативным самоопылителям, процент перекрестного опыления составляет 10–50%, поэтому в селекции этой культуры используют как методы линейной, так и популяционной селекции, а также методы для селекции гибридов и все инновационные методы исследований. **Материал и методы.** Основные методы создания исходного материала и в конечном итоге сортов во Всероссийском научно-исследовательском институте масличных культур имени В. С. Пустовойта» (ФНЦ ВНИИМК) – это метод педигри (индивидуальные отборы из внутривидовых, межвидовых гибридных популяций в совокупности синбридингом). Физический и химический мутагенез также используется в селекции рапса во ВНИИМК. С помощью обработки семян рапса гамма-лучами в различных дозах (50, 100 и 150 кр) получен материал с желтой окраской семенной оболочки. Обработка семян химическими мутагенами направлена в первую очередь на изменения в жирнокислотном составе масла. **Результаты.** Селекционные достижения по рапсу озимому и яровому, которые ВНИИМК зарегистрировал в Госреестре селекционных достижений РФ за последние 15 лет, представлены высокопродуктивными линейными сортами с урожайностью семян 4–5 т/га у озимого рапса и 2–3 т/га у ярового. Получены перспективные экспериментальные межлинейные гибриды, существенно превышающие сорт-стандарт 'Лорис' по урожайности семян (1,61–2,26 т/га). Выделены желтосемянные линии, превысившие черносемянный сорт-стандарт 'Таврион' по урожайности семян на 0,08–0,15 т/га. Создан материал с уровнем олеиновой кислоты 78,9–80,5%.

Ключевые слова: метод педигри, внутривидовая гибридизация, межвидовая гибридизация, инбридинг, мутагенез, дигаплоиды, урожайность, олеиновая кислота, желтосемянность.

Introduction. Rapeseed is a facultative autogamous plant; its percentage of cross-pollination is 10–50%, so rapeseed breeding engages the line and population breeding methods as well as the development of hybrids and all innovative research approaches. **Material and methods.** Among the main techniques used for the development of parent material and, eventually, cultivars at the Pustovoit Institute (VNIIMK) is the pedigree method (individual selection from intraspecific and interspecific hybrid populations, combined with inbreeding). Physical and chemical mutagenesis is also employed in rapeseed breeding at VNIIMK. The material with yellow-colored seed coat has been obtained by exposing rapeseed seeds to various doses of gamma rays (50, 100 and 150 kR). Seed treatment with chemical mutagens is primarily aimed at changing the fatty acid composition of oil. **Results.** Breeding achievements for winter and spring rapeseed, registered by VNIIMK in the State Register of Breeding Achievements of the Russian Federation over the past 15 years, are highly productive line cultivars with a seed yield of 4–5 t/ha for winter rapeseed, and 2–3 t/ha for spring rapeseed. Promising experimental interline hybrids, significantly exceeding the reference in seed yield (by 1.61–2.26 t/ha), have been developed. Yellow-seeded lines, which exceed the black-seeded reference cv. 'Tavriion' in seed yield by 0.08–0.15 t/ha, have been selected. We developed the material with an oleic acid level of 78.9–80.5%.

Key words: pedigree method, intraspecific hybridization, interspecific hybridization, inbreeding, mutagenesis, dihaploids, productivity, oleic acid, yellow seed.

Введение

Преобладающей масличной культурой в умеренных регионах Азии, Европы и Северной Америки является рапс (Срааг, 2012). В связи с ростом использования семян рапса для технических и энергетических целей, производство его сильно возросло. Двукратное увеличение валовых сборов рапса в мире за последние 10 лет (72,4 млн т) подтверждает растущий интерес к культуре в современном сельскохозяйственном производстве.

Увеличение производственных мощностей в РФ и растущий спрос на рапсовое сырье в Европе и Китае способствует увеличению посевных площадей под рапсом в нашей стране. За 10 лет они выросли с 680 до 1600 тыс. га.

Из отечественных научных учреждений, имеющих селекционные программы по рапсу, лидируют ВНИИ рапса, ВНИИ масличных культур и ВНИИ кормов. В селекции рапса российские НИУ применяют традиционные схемы и методы селекции, аналогичные для мно-

гих культур. Выбор обусловлен направлениями селекционных исследований (Goncharov, Gorlova, 2018a).

Селекционные исследования по рапсу в России начаты во Всероссийском научно-исследовательском институте имени В.С. Пустовойта (ВНИИМК) в 70-х годах прошлого века. Первоначально была оценена мировая коллекция ВИР. Методом отбора из коллекционных образцов и сортов-популяций были получены первые отечественные сорта озимого и ярового рапса типа «0» и «00». С помощью классических селекционных методов были кардинально изменены качественные характеристики рапса (Lucomets et al., 2012).

На сегодняшний день главная цель в селекции рапса – повышение урожайности семян за счет повышения индекса урожайности, увеличения количества стручков на растении, крупности семян и т. д., а также повышение масличности и содержания белка в семенах. В этой связи имеют значение зимостойкость, скороспелость, засухоустойчивость, устойчивость к полеганию. Растущее значение приобретает селекция на устойчивость к болезням (при коротких севооборотах). Селекция на качество также актуальна, поскольку является запросом конечных потребителей и перерабатывающей промышленности.

Рапс относится к факультативным самоопылителям, процент перекрестного опыления составляет 10–50%. Селекция видов со смешанным типом опыления особенно интересна, так как часто приходится выбирать между несколькими селекционными категориями. Для культур со смешанным опылением отсутствуют специальные селекционные методы, поэтому используют как методы линейной, так и популяционной селекции, а также методы для селекции гибридов и все инновационные методы исследований.

Создание гибридов позволяет повысить урожайность, экологическую устойчивость, возможность оперативной интродукции нового целевого признака и т. д., но также важно и то, что селекционные учреждения тем самым реализуют механизм возврата средств, вкладываемых в селекцию. Поэтому зарубежные селекционные учреждения занимаются созданием и регистрацией в основном гибридов. Их стратегия – разработка эффективных гибридных систем и производство гибридных семян в наиболее благоприятных условиях (Goncharov, Gorlova, 2018b).

Для решения многих вопросов в селекции рапса в мире широко используется метод культуры изолированных клеток, тканей и органов растений *in vitro*. Применение биотехнологических методов увеличивает эффективность селекционных программ, сокращает продолжительность и стоимость создания селекционного материала. Эмбриогенная способность рапса достаточно высока, поэтому уже достаточно давно методы изолированных пыльников, семязачатков и микроспор используют в получении гомозиготных дигаметоидных линий, в первую очередь для гетерозисной селекции и материала, устойчивого к болезням.

Селекционная программа по рапсу во ВНИИМК основывается на классических и современных методах селекции, генетики и биотехнологии. Работа селекционеров ВНИИМК направлена на создание сортов (линейных) и гибридов, оптимизацию жирнокислотного состава масла, повышение уровня олеиновой и снижение линоленовой кислоты; снижение содержания клетчатки для лучшего переваривания корма; уменьшение количества хлорофиллов для сокращения затрат на ос-

ветвление и очистку масла на маслоперерабатывающих предприятиях и т. д.

Материал и методы

Основные методы создания исходного материала и в конечном итоге сортов во ВНИИМК – это метод педигри (индивидуальные отборы из внутривидовых, межвидовых гибридных популяций в совокупности с инбридингом). Этот метод позволяет оценить генетический потенциал многих хозяйственно ценных признаков отдельного растения по потомству. Физический и химический мутагенез также используется в селекции рапса во ВНИИМК. С помощью обработки семян рапса гамма-лучами в различных дозах (50, 100 и 150 кр) получен материал с желтой окраской семенной оболочки (Bochkareva et al., 1991). Обработка семян химическими мутагенами с использованием нитроэтилмочевины (НЭМ), нитрозометилмочевины (НММ) и диметилсульфата (ДМС) в различных концентрациях направлена в первую очередь на изменения в жирнокислотном составе масла (Gorlova et al., 2017).

Исследования проведены на полях ВНИИМК в Краснодаре. При создании линейных сортов рапса схема селекционного процесса состоит из семи звеньев и включает гибридный питомник, питомник оценки гибридов, питомник отбора в расщепляющихся комбинациях, два года оценки в селекционном питомнике. Один или два года материал проходит оценку в контрольном питомнике, затем предварительное и конкурсное испытание. Определение масличности семян, содержания глюкозинолатов в семенах и жирнокислотного состава масла начинается уже при отборе во втором поколении гибридов. К оценке на устойчивость к болезням и полеганию приступают в селекционном питомнике (Piven, Serdyuk, 2011). Наиболее перспективные линии проходят экологическое испытание.

В качестве исходного материала для создания линий – восстановителей фертильности использовали донор гена *Rf* – линию, полученную по контракту с Национальным институтом сельскохозяйственных исследований (INRA, Франция). Для создания аналогов линий восстановителей фертильности на стерильной основе использовали метод Э. Экхарда и М. И. Хаджинова (Khadzhinov, 1962). Оценка стерильных аналогов, полученных с использованием системы ЦМС Ogura и линий – восстановителей фертильности, а также экспериментальных гибридов, проводили на 4-рядковых делянках длиной 5 м (площадь делянки 7,5 м²), повторность 3-кратная.

Биохимические анализы семян выполняли с использованием ЯМР-анализатора, газового хроматографа «Хроматек-Кристалл 5000», ИК-анализатора (NIR-System 4500 и MATRIX-1) (Efimenko et al., 2015). Содержание глюкозинолатов в семенах определяли на фотометре КФК-2. С целью интенсификации селекционного процесса в осенне-зимний период используется фитотронно-тепличный комплекс.

Результаты и обсуждение

У рапса как у вида со смешанным типом опыления возможно создание линейных сортов, так как растения легко самоопыляются. Биологические особенности опыления у рапса позволяют использовать самоопыление растений в селекционной практике в качестве

ве способа генетической дифференциации исходных популяций и метода создания ценного по комплексу хозяйственно полезных признаков селекционного материала.

Поэтому селекционные достижения по рапсу озимому и яровому, которые ВНИИМК зарегистрировал в Госреестре селекционных достижений РФ за последние 15 лет, представлены высокопродуктивными линейными сортами (табл. 1, 2). Сорта характеризуются выравненностью растений, дружностью цветения и созревания, толерантностью к болезням.

За два года конкурсного испытания в условиях центральной зоны Краснодарского края сорта рапса озимого продемонстрировали урожайность в среднем 3,8–4,7 т/га, при масличности 46,8–48,2% (табл. 1).

Все линейные сорта рапса озимого селекции ВНИИМК характеризуются качеством «00» – безэруковые и низкоглюкозинолатные – и адаптированы к условиям южных регионов Российской Федерации.

Несмотря на то что рапс яровой наилучшим образом адаптирован к умеренным широтам, погодные условия юга России позволяют получать урожай на уровне 2,7–3,0 т/га (табл. 2). Сорта рапса ярового селекции ВНИИМК, внесенные в Государственный реестр селекционных достижений и созданные в условиях Краснодарского края (45° с. ш.), адаптированы также и к более северным широтам. При увеличенной длине дня они имеют укороченный вегетационный период и показывают урожайность семян на уровне и выше стандартов для Центрального и Сибирского регионов.

Таблица 1. Характеристика линейных сортов рапса озимого в конкурсном сортоиспытании в центральной зоне Краснодарского края (ВНИИМК, 2017, 2018 г.)

Table 1. Characteristics of winter rapeseed line cultivars in competitive variety trials in the central zone of Krasnodar Territory (VNIIMK, 2017, 2018)

Сорт	Вегетационный период, сутки	Высота растений, см	Урожайность семян, т/га	Масличность семян, %	Сбор масла, т/га	Перезимовка, %
Элвис	240	156	3,8	48,2	1,65	95
Акцент	242	157	4,0	47,5	1,71	95
Сармат	243	147	4,5	47,8	1,93	100
Селегор	245	150	4,7	46,8	1,97	95
Лорис (стандарт)	243	163	3,9	47,6	1,67	95

Таблица 2. Характеристика линейных сортов рапса ярового в конкурсном сортоиспытании в центральной зоне Краснодарского края (ВНИИМК, 2016, 2017 г.)

Table 2. Characteristics of spring rapeseed line cultivars in competitive variety trials in the central zone of Krasnodar Territory (VNIIMK, 2016, 2017)

Сорт	Вегетационный период, сутки	Высота растений, см	Урожайность семян, т/га	Масличность семян, %	Сбор масла, т/га	Содержание глюкозинолатов, мкмоль/г
Викинг-ВНИИМК	79	123	2,8	47,5	1,20	15,0
Дуэт	80	124	2,7	47,5	1,15	14,6
Амулет	79	126	2,9	47,7	1,24	14,5
Руян	78	122	3,0	47,8	1,29	14,9
Таврион (стандарт)	77	121	2,5	49,1	1,10	14,3

Мировой опыт показывает, что повышения урожайности рапса можно достигнуть переходом на возделывание гибридов. Важнейший аргумент в пользу коммерциализации гибридов – лучшие условия для внебюджетного финансирования и, соответственно, быстрый возврат инвестиций в селекционные программы (Vochkayeva et al., 2018). Для получения гибридов в промышленных масштабах наиболее удобным и технологичным является использование цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) и генов восстановления фертильности (*Rf*).

На сегодняшний день во ВНИИМК работа по созданию самоопыленных линий и перевод лучших из них на стерильную основу ведется на базе нового перспективного селекционного материала отечественной и зарубежной селекции. Лучшие стерильные аналоги не уступают по урожайности семян сорту-стандарту 'Лорис', а некоторые линии превышают его по этому признаку. Созданы аналоги линий – восстановителей фертильности с приемлемым уровнем глюкозинолатов в семенах (13,8–17,9 мкмоль/г). Получены перспективные экспериментальные межлинейные гибриды, существенно

превышающие стандарт по урожайности семян, по сбору масла (табл. 3).

Наиболее высокую продуктивность продемонстрировали шесть гибридов, урожайность которых составила 6,29–6,91 т/га, превысив сорт-стандарт 'Лорис' на 1,61–2,26 т/га (или на 34–48%), по сбору масла – на 0,78–

1,00 т/га (или на 38–50%). Выделившиеся гибриды превысили гибриды иностранной селекции ЕС 'Меркюр' по сбору масла на 0,03–0,25 т/га. Самая высокая масличность семян отмечена у гибридов 40049 × ОРК и Оникс × ОРК 3. По массе 1000 семян выделяются гибриды 1681 × ОРК 9 и 40059 × ОРК 9.

Таблица 3. Хозяйственная характеристика экспериментальных гибридов озимого рапса (ВНИИМК, 2018 г.)

Table 3. Economic characteristics of experimental winter rapeseed hybrids (VNIIMK, 2018)

Гибрид	Урожайность семян		Масличность семян, %	Сбор масла,		Масса 1000 семян, г	Глюкозинолаты в семенах, мкмоль/г
	т/га	± к ст.		т/га	± к ст.		
Лорис × ОРК 10	6,94	+ 2,26	47,8	3,00	+ 1,00	4,2	15,9
1681 × ОРК 9	6,91	+ 2,23	47,1	2,93	+ 0,93	5,0	25,0
40049 × ОРК 4	6,51	+ 1,83	48,7	2,85	+ 0,85	4,8	17,7
Оникс × ОРК 14	6,45	+ 1,77	48,2	2,80	+ 0,80	3,9	13,5
40059 × ОРК 9	6,44	+ 1,76	48,0	2,78	+ 0,78	4,9	23,1
Оникс × ОРК 3	6,29	+ 1,61	49,2	2,90	+ 0,79	4,4	13,4
ЕС Меркюр	6,54	+ 1,86	46,8	2,75	+0,75	5,0	21,1
Лорис (стандарт)	4,68		47,6	2,00		4,3	15,0
НСР ₀₅		0,30	0,6		0,17		

В результате многолетней работы по созданию желтосемянных форм рапса – скрещиваний с сурепицей, горчицей сарептской, горчицей абиссинской, обработки рапса гамма-лучами – получен и проходит оценку селекционный материал с достаточно стабильным проявлением признака желтой окраски семян.

Высокая доля семенной оболочки в массе семени («лузжистость») рапса с черной окраской семени (14–17%) при промышленной переработке мешает хорошему измельчению сырья, приводя к увеличению потерь масла и шрота. Семенная оболочка черносемянного рапса содержит красящие вещества, воскопродукты, феофитин, серу, железо и другие нежелательные компоненты, переход которых в масло ухудшает его цвет, вкус, запах и прозрачность.

Из-за повышенного содержания гемицеллюлозы, лигнина, фитина, олигосахаридов, ухудшающих перевариваемость кормов, рапсовый шрот ценится меньше, чем соевый в свиноводстве и молочном животноводстве. Создание сортов рапса с желтой окраской семени позволит решить эту проблему, так как при этом снижается содержание сырой клетчатки и ранее перечисленных нежелательных веществ (Van Deynze et al., 1993).

Выделенные в предварительном испытании желтосемянные сортообразцы 898/17, 899/17, 903/17 превысили черносемянный сорт-стандарт 'Таврион' по урожайности семян (на 0,08–0,15 т/га) и сбору масла (на 0,03–0,08 т/га) (табл. 4). Все они более (на 10–23%) устойчивы к полеганию. Доля желтых семян в данных сортообразцах составляет 80–85%. Содержание глюко-

Таблица 4. Продуктивность желтосемянных сортообразцов рапса ярового в питомнике предварительного испытания (ВНИИМК, 2017, 2018 г.)

Table 4. Productivity of yellow-seeded spring rapeseed cultivars in a preliminary trial nursery (VNIIMK, 2017, 2018)

Сорт, сортообразец	Урожайность семян		Масличность семян		Сбор масла		Содержание глюкозинолатов, мкмоль/г
	т/га	± к ст.	%	± к ст.	т/га	± к ст.	
898/17	2,15	+0,15	46,2	+1,4	0,89	+0,08	15,1
899/17	2,14	+0,14	46,3	+1,5	0,89	+0,08	15,9
903/17	2,08	+0,08	44,9	+0,1	0,84	+0,03	16,0
Таврион (стандарт)	2,00	–	44,8	–	0,81	–	14,6

зинолатов у лучших желтосемянных образцов варьирует от 15,1 до 16,0 мкмоль/г (см. табл. 4).

Обработка семян химическими мутагенами направлена в первую очередь на изменения в жирнокислотном составе масла. Рапсовое (канольное) масло с высоким содержанием олеиновой кислоты (> 70%) и низким – линоленовой (< 3%) кислоты – HOLL (High Oleic Low Linolenic) относится к наиболее полезным типам масел, использование которых позволяет максимально снизить содержание трансжиров в продуктах, повысить их питательную ценность, увеличить сроки хранения без потери вкусовых качеств.

Во ВНИИМК для увеличения наследственной изменчивости применен индуцированный мутагенез. Обработка семян сорта 'Викинг-ВНИИМК' НЭМ в концентрации 0,25% с последующим самоопылением привело к выделению растений без видимых морфологических изменений, в масле которых содержалось от 72 до 78%

олеиновой кислоты. Результатом десятилетней работы стало создание первого отечественного высокоолеинового сорта 'Амулет' (Gorlov et al., 2015). Отличительной особенностью этого сорта от ранее созданных является высокое содержание олеиновой кислоты в масле, которое в среднем за три года конкурсного испытания составило 77,5% против 67,3% стандарта и 68,7% – у сорта 'Викинг-ВНИИМК'.

За последние годы создан селекционный материал суровнем олеиновой кислоты 78,9–80,5%, что выше чем у высокоолеинового сорта-стандарта 'Амулет' на 1,4–3,0%. Содержание линоленовой кислоты варьирует от 2,8 до 3,9%. Урожайность семян выделенных линий выше в сравнении с сортом 'Амулет' на 0,08–0,38 т/га (табл. 5). Такой жирнокислотный состав рапсового масла влияет на величину индукционного периода окисления и приводит к повышению оксистабильности в 2,5 раза.

Таблица 5. Характеристика лучших высокоолеиновых линий рапса ярового в предварительном испытании (ВНИИМК, 2017, 2018 г.)

Table 5. Characteristics of the best highly oleic spring rapeseed lines in a preliminary trial (VNIIMK, 2017, 2018)

Сорт, линия	Урожайность семян, т/га	Масличность семян, %	Сбор масла, т/га	Содержание жирной кислоты, в % от суммы	
				олеиновая	линоленовая
572/17	2,38	45,0	0,96	78,9	3,2
573/17	2,14	44,9	0,86	79,0	2,8
578/17	2,08	45,0	0,84	80,5	3,9
Амулет (стандарт)	2,00	44,1	0,79	77,5	4,0

Заключение

Селекция рапса во ВНИИМК сосредоточена не только на общем повышении урожайности, но и на ее сочетании с высоким качеством. Поскольку рапс относится к культурам со смешанным типом опыления, то для получения желаемых результатов во ВНИИМК используют различные селекционные методы.

Создание нового исходного материала рапса происходит посредством внутривидовой, межвидовой гибридизации, инбридинга, мутагенеза, методом культуры изолированных клеток.

С использованием данных методов во ВНИИМК получены высокопродуктивные линейные сорта рапса озимого 'Элвис', 'Лорис', 'Сармат', 'Селегор' с урожайностью 3,8–4,7 т/га и рапса ярового 'Таврион', 'Викинг-ВНИИМК', 'Дуэт', 'Амулет', 'Руян' с урожайностью 2,5–3,0 т/га.

Получены перспективные экспериментальные межлинейные гибриды озимого рапса с урожайностью 6,3–6,9 т/га.

Методом химического мутагенеза созданы сорта и линии с улучшенным жирнокислотным составом масла (высокоолеиновые 78,9–80,5% и низколиноленовые 2,8–3,9%).

Использование физического мутагенеза и межвидовой гибридизации позволили создать продуктивные линии рапса с желтой окраской семенной оболочки с урожайностью и масличностью на уровне или выше стандарта.

References/Литература

- Bochkaryova E.B., Gorlova L.A., Serdyuk V.V., Strelnikov E.A. The results and perspectives of breeding of winter rapeseed hybrids in VNIIMK. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2018;4(176):48-57. [in Russian] (Бочкарева Э.Б., Горлова Л.А., Сердюк В.В., Стрельников Е.А. Результаты и перспективы селекции гибридов рапса озимого во ВНИИМК. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2018;4(176):48-57). DOI: 10.25230/2412-608X-2018-4-176-48-57
- Bochkareva E.B., Shpota V.I., Shvedov I.V. Use of radiation-induced mutagenesis in developing yellow-seeded spring rape of "000" type. In: *Proceedings of the 8th International Rapeseed Congress*. Canada; 1991. p.212.
- Efimenko S.G., Efimenko S.K., Kucherenko L.A., Nagalevskaya Ya.A. Quick-assay of the content of the main fatty acids in oil of rapeseed seeds by means of IR-spectrometry. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2015;(4-164):35-40. [in Russian] (Ефименко С.Г., Ефименко С.К., Кучеренко Л.А., Нагалеvская Я.А. Экспресс-оценка содержания основных жирных кислот в масле семян рапса с помощью ИК-спектрометрии. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2015;(4-164):35-40).
- Goncharov S.V., Gorlova L.A. Oil crops: new challenges and trends in their development. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2018a;2(174):96-100. [in

- Russian] (Гончаров С.В., Горлова Л.А. Масличные культуры: новые вызовы и тенденции их развития. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2018a;2(174):96-100). DOI: 10.25230/2412-608X-2018-2-174-96-100
- Goncharov S.V., Gorlova L.A. Stronger rapeseed competition in Russia. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2018b;1(173):36-41. [in Russian] (Гончаров С.В., Горлова Л.А. Изменение сортимента рапса в России в результате конкуренции на рынке семян. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2018b;1(173):36-41). DOI: 10.25230/2412-608X-2018-1-173-36-41
- Gorlov S.L., Bochkareva E.B., Gorlova L.A., Serdyuk V.V. The high oleic variety of spring rapeseed Amulet. Oilseeds. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2015;2(162):127-128. [in Russian] (Горлов С.Л., Бочкарева Э.Б., Горлова Л.А., Сердюк В.В. Высокоолеиновый сорт рапса ярового Амулет. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2015;2(162):127-128).
- Gorlova L.A., Bochkaryova E.B., Serdyuk V.V., Efimenko S.G. Main trends and results of rapeseed and turnip rape breeding in VNIIMK. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2017;(2):20-33. [in Russian] (Горлова Л.А., Бочкарева Э.Б., Сердюк В.В., Ефименко С.Г. Направления и результаты селекции рапса и сурепицы во ВНИИМК. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2017;(2):20-33).
- Khadzhinov M.I. Cytoplasmic male sterility in breeding and seed production (Tsitoplazmaticheskaya muzhskaya sterilnost v selektsii i semenovodstve). In: *Cytoplasmic male sterility in breeding and seed production of maize (Tsitoplazmaticheskaya muzhskaya sterilnost v selektsii i semenovodstve kukuruzy)*. Kiev; 1962. p.103-140. [in Russian] (Хаджинов М.И. Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве. В кн.: *Цитоплазматическая мужская стерильность в селекции и семеноводстве кукурузы*. Киев; 1962. С.103-140).
- Lukomets V.M., Bochkarev N.I., Baranov V.F., Sviridov A.A., Krokmal S.D., Trunova M.V., Shapovalova L.G. The outpost of oil industry in Russia (Forpost maslichnoy otrasli Rossii). Krasnodar: VNIIMK; 2012. [in Russian] (Лукомец В.М., Бочкарев Н.И., Баранов В.Ф., Свиридов А.А., Крохмаль С.Д., Трунова М.В., Шаповалова Л.Г. Форпост масличной отрасли России. Краснодар: ВНИИМК; 2012).
- Piven V.T., Serdyuk O.A. Phytosanitary monitoring of rapeseed diseases (Fitosanitarny monitoring bolezney rapsa). *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2011;2(148-149):162-166. [in Russian] (Пивень В.Т., Сердюк О.А. Фитосанитарный мониторинг болезней рапса. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского НИИ масличных культур*. 2011;2(148-149):162-166).
- Spaar D. (ed.). Rapeseed and turnip rape: cultivation, harvesting, storage and use (Raps i surepitsa: vyrashchivaniye, uborka, khraneniye i ispolzovaniye). Kiev: Zerno Publ. House; 2012. [in Russian] (Рапс и сурепица: выращивание, уборка, хранение и использование / под ред. Д. Шпаара. Киев: ИД «Зерно»; 2012).
- Van Deynze A.E., Beversdorf W.D., Pauls K.P. Temperature effects on seed color in black- and yellow-seeded rapeseed. *Can. J. Plant Sci.* 1993;73:383-387.

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Горлова Л.А., Бочкарева Э.Б., Стрельников Е.А., Сердюк В.В. Использование классических и современных методов в селекции рапса (*Brassica napus*) во ВНИИМК. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):126-131. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-126-131

Gorlova L.A., Bochkaryova E.B., Strelnikov E.A., Serdyuk V.V. The use of classical and modern methods in rapeseed (*Brassica napus*) breeding at VNIIMK. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):126-131. DOI:10.30901/2227-8834-2019-4-126-131

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-126-131>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

АКТУАЛЬНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ, МЕТОДЫ И РЕЗУЛЬТАТЫ СЕЛЕКЦИИ ГОРЧИЦЫ САРЕПТСКОЙ (*BRASSICA JUNCEA*) И ГОРЧИЦЫ ЧЕРНОЙ (*BRASSICA NIGRA*)

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-132-138

УДК 631.52:633.853.483

Поступление/Received: 28.05.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

В. С. ТРУБИНА

Федеральный научный центр
Всероссийский научно-исследовательский институт
масличных культур имени В. С. Пустовойта (ВНИИМК),
350038 Россия, г. Краснодар, ул. Филатова, 17;
✉ gorchitsa@vniimk.ru

V. S. TRUBINA

V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute
of Oil Crops (VNIIMK),
17 Filatova St., Krasnodar 350038, Russia;
✉ gorchitsa@vniimk.ru

Введение. Различные виды горчицы и ее формы существенно отличаются друг от друга по комплексу морфологических, биологических, биохимических и иных хозяйственно значимых признаков. Горчица, как сарептская, так и черная, имеет большую востребованность. **Материалы и методы.** Изучение проводили в 2009–2018 гг. на сорте горчицы сарептской ‘Росинка’ по методике ВНИИМК. В оценке хозяйственной значимости участвовали перспективные сорта горчицы сарептской – ‘Золушка’, ‘Ника’, ‘Юнона’, горчицы черной – ‘Ниагара’, а также перспективный селекционный материал. **Результаты и обсуждение.** Установлено, что индивидуальный отбор с использованием самоопыления в семеноводстве сортопопуляций горчицы сарептской дает возможность выделить урожайные линии и в короткие сроки повысить продуктивность сортов, идентифицировать линии, превышающие по сбору масла исходную популяцию, и получить биотипы с оригинальным жирнокислотным составом. У лучших образцов прибавка по масличности составила 1,0–2,9%. Выделенный материал характеризовался урожайностью на уровне или выше стандарта, в среднем 3,22 т/га. Прибавка по сбору масла варьировала от 0,23 до 0,36 т/га. Методом многократного индивидуального отбора элитных растений с использованием самоопыления из межвидовых гибридных популяций созданы 3 сорта горчицы сарептской: ‘Золушка’, ‘Ника’, ‘Юнона’. Одним из актуальных направлений селекции горчицы является создание сортов с повышенным содержанием аллилгорчичного масла. Результатом этой работы стало создание нового сорта горчицы сарептской ‘Горлинка’. Одним из представителей семейства Brassicaceae, которое имеет народнохозяйственное значение, является горчица черная. Новый сорт ‘Ниагара’ получен методом многократного индивидуального отбора из коллекционного образца к-2632 мировой коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). В конкурсном испытании сорт ‘Ниагара’ продемонстрировал урожайность в среднем на уровне 1,5–1,7 т/га и масличность семян 37,0–40,0%. Сорт ‘Ниагара’ имеет короткий вегетационный период.

Ключевые слова: самоопыление, урожайность, масличность, эфирное масло.

Background. Various types of mustard and its forms differ significantly from each other in a set of morphological, biological, biochemical and other economically important traits. Both brown and black mustard are in great demand. **Materials and methods.** The study was conducted in 2009–2018 on the brown mustard cultivar ‘Rosinka’ using the VNIIMK techniques. Promising cultivars of brown mustard (‘Zolushka’, ‘Nika’, ‘Yunona’) and black mustard (‘Niagara’) as well as source material with good breeding prospects were evaluated for their economic significance. **Results and discussion.** Individual selection based on self-pollination in the seed production of brown mustard population cultivars was found to facilitate identification of high-yielding lines, promptly increase the yield of cultivars, isolate lines exceeding the initial population in oil yield, and obtain biotypes with unusual fatty acid composition. The best accessions demonstrated an increase of 1.0–2.9% in their oil content. Besides, the selected material had the yield at the same or higher level than the reference (on average, 3.22 t/ha). An increase of oil yield varied from 0.23 to 0.36 t/ha. The technique of recurrent individual selection of elite plants from interspecific hybrid populations with the use of self-pollination resulted in developing 3 brown mustard cultivars: ‘Zolushka’, ‘Nika’ and ‘Yunona’. One of the important trends in mustard breeding is the development of cultivars with a high content of allyl mustard oil. As a result of this work, a new brown mustard cultivar was developed (‘Gorlinka’). One of the representatives of the economically important Brassicaceae family is the black mustard. Its new cultivar ‘Niagara’ was developed by recurrent individual selection from accession k-2632 preserved in the collection of the Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR). In competitive trials ‘Niagara’ demonstrated an average yield at the level of 1.5–1.7 t/ha, and the oil content in seeds of 37.0–40.0%. Cv. ‘Niagara’ has a short growing season.

Key words: self-pollination, yield, oil content, essential oil.

Введение

Различные виды горчицы и ее формы существенно отличаются друг от друга по целому комплексу морфологических, биологических, биохимических и иных хозяйственно значимых признаков (Sinskaya, 1948; Gorlov, Trubina, 2016). Наиболее известными и широко используемыми видами являются горчица сарептская – *Brassica juncea* (L.) Czern., горчица белая – *Sinapis alba* L., горчица черная – *Brassica nigra* (L.) W.D.J. Koch и горчица абиссинская – *Crambe abyssinica* Hochst.

Горчица сарептская имеет наибольшую востребованность, так как маслосемена этой культуры являются источником получения высококачественного масла, широко используемого напрямую в пищу, в консервной, кондитерской, хлебопекарной, маргариновой, парфюмерной и других отраслях промышленности (Gorlov, Trubina, 2007).

Шрот идет на изготовление горчичного порошка для пищевых и медицинских целей. Из семян горчицы получают консерванты и ароматизаторы – аллилизотиоцианаты, кормовые добавки, горчичный спирт и т. д.

Посевы горчицы сарептской сосредоточены в основном в Индии и Китае. В настоящее время ее выращивают повсеместно, особенно в Южной и Юго-Восточной Азии (главным образом Малайзия и Индонезия), Индии, Пакистане, Японии. Возделывание горчицы сарептской начато в Англии, Швеции, Венгрии, Канаде, Австралии и других странах.

В 2014–2017 гг. в РФ наблюдалась тенденция к небольшому снижению посевных площадей под горчицей с 195 тыс. га в 2014 г. до 150 тыс. га в 2017 г. В 2018 г. площади посевов под культурой значительно увеличились, составив 338 тыс. га. Это рекордный показатель за последнее десятилетие.

Производство горчичного сырья в Российской Федерации в основном сосредоточено в Южном федеральном округе – в Волгоградской и Ростовской областях, а также в Ставропольском крае (Gorlova et al., 2017). В последние годы возрос интерес к горчице сарептской в Алтайском, Красноярском краях, Иркутской, Новосибирской и Омской областях, что приводит к необходимости создания сортов, адаптированных к условиям разных регионов Сибири и дающих в данной климатической зоне высокий и стабильный урожай (Kuznetsova et al., 2018).

Селекцией горчицы сарептской в России занимаются научные центры Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта (ВНИИМК), Российский научно-исследовательский и проектно-технологический институт сорго и кукурузы (РосНИИСК «Россорго»), Нижне-Волжский научно-исследовательский институт сельского хозяйства (НВНИИСХ), а также небольшие частные предпринимательские организации. Лидером в этой области является ВНИИМК. Селекционную работу с горчицей институт ведет с 1952 г. За годы работы селекционерами ВНИИМК созданы 27 сортов яровой горчицы сарептской, 3 сорта озимой формы горчицы сарептской, а также 1 сорт горчицы черной и 4 сорта горчицы белой.

Основными направлениями исследовательской работы с горчицей сарептской во ВНИИМК в настоящее время является создание высокоурожайных, высокомасличных и эфиромасличных сортов, устойчивых к полеганию и болезням, адаптированных к различным условиям произрастания.

До 2006 г. при создании сортов горчицы сарептской во ВНИИМК использовался метод многократного индивидуального отбора элитных растений из сортовых популяций при свободном цветении, то есть схема селекционно-семеноводческой работы с культурой предполагала создание в виде конечного продукта сортов-популяций. Результатом этой многолетней работы стали 20 районированных сортов яровой и 2 сорта озимой горчицы сарептской. Однако производство современной конкурентоспособной продукции предполагает движение от создания сортов-популяций через линейные сорта и в перспективе – к гибридам (Gorlov, Trubina, 2016).

Биологические особенности опыления у амфидиплоидных видов *Brassica* L. позволяют использовать самоопыление растений в селекционной практике в качестве способа генетической дифференциации исходных популяций и метода создания ценного по комплексу хозяйственно полезных признаков селекционного материала (Sinskaya, 1948; Podkolzina, Shpota, 1988).

Материалы и методы

Многократный индивидуальный отбор элитных растений с использованием принудительного самоопыления проводили в 2009–2018 гг. в условиях Краснодарского края на опытных полях института на сорте горчицы сарептской 'Росинка' по методике ВНИИМК (Pustovoi, 1967). В оценке участвовали перспективные сорта горчицы сарептской – 'Золушка', 'Ника', 'Юнона', горчицы черной – 'Ниагара', а также перспективный селекционный материал. Биохимические анализы семян выполнены с использованием ЯМР-анализатора, хроматографа «Хроматэк-Кристалл 5000», ИК-анализатора (Matrix-1 по ГОСТу 54705-2011).

Наблюдения, учеты и оценку в селекционных питомниках проводили согласно Методике государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (Methods of State..., 1971).

Опыты закладывали по типу питомников предварительного испытания горчицы в трехкратной повторности; площадь учетной делянки составляла 7,5 м² (Pustovoi, 1967). Посев проводили селекционной сеялкой Wintersteiger.

Результаты и обсуждение

В результате применения многократного индивидуального отбора элитных растений с использованием самоопыления для создания исходного материала установлено, что сорта горчицы сарептской представляют собой сложные популяции генетически разнообразных особей, что позволяет использовать существующее генетическое разнообразие в селекции культуры.

В 2009, 2010 г. были проведены исследования по изучению эффективности использования самоопыления в качестве приема, позволяющего выделить более продуктивные в сравнении с исходной популяцией биотипы. Опыты были проведены в семеноводческом питомнике сорта 'Росинка'.

Образцы семян горчицы сарептской, полученные на базе инбредных линий, продемонстрировали очевидное преимущество по урожайности, масличности семян и сбору масла в сравнении с образцами, формируемыми из группы потомств свободно цветущих растений (табл. 1).

Таблица 1. Сравнительная эффективность индивидуально-семейственного и индивидуального отбора в первичном семеноводстве сорта горчицы сарептской 'Росинка' (ВНИИМК; 2009, 2010 г.)**Table 1. Comparative effectiveness of combined individual/family and individual selection techniques in the initial seed production of the brown mustard cultivar 'Rosinka' (VNIIMK; 2009, 2010)**

Метод отбора при формировании маточника	Урожайность семян, т/га	Масличность семян, %	Сбор масла, т/га	Содержание эфирного масла, %
индивидуально-семейственный	1,22	42,5	0,46	0,75
ИО* с объединением лучших потомств	1,42	44,1	0,56	0,72
ИО* с объединением резервов семян лучших потомств	1,45	43,7	0,57	0,70
ИО* при свободном цветении	1,59	44,5	0,63	0,72
ИО* при самоопылении (S ₂)**	1,55	46,4	0,64	0,69
НСР ₀₅	0,19	1,1	0,11	

* ИО – индивидуальный отбор; ** S₂ – второе поколение самоопыления

* IO – individual selection; ** S₂ – second generation of self-pollination

Индивидуальный отбор в семеноводстве сортов-популяций горчицы сарептской позволяет в короткие сроки существенно повысить продуктивность сортов. Использование самоопыления при отборе с последующей оценкой по потомству и дальнейшим испытанием лучших потомств позволяет идентифицировать линии, превышающие по сбору масла исходную популяцию на 20–35%.

Индивидуальный отбор в сочетании с самоопылением в семеноводстве сортов-популяций горчицы сарептской позволяет идентифицировать биотипы с оригинальными биохимическими признаками семян, что наглядно видно на примере, демонстрирующем эффективность методов отбора по признаку содержания олеиновой кислоты в масле (табл. 2).

Полученные в ходе сравнительной оценки эффективности индивидуально-семейственного и индивидуального отбора результаты были успешно использованы в селекционной работе с горчицей сарептской. Результатом этой работы стало создание сортов горчицы сарептской 'Золушка', 'Ника' и 'Юнона'.

Методом многократного индивидуального отбора элитных растений с использованием самоопыления из межвидовых гибридных популяций по комбинациям «♀ горчица сарептская № 18561 × ♂ рапс яровой № 33472», получен сорт горчицы сарептской 'Золушка', а из комбинации «♀ горчица сарептская № 17948 × ♂ рапс яровой № 32065» созданы 2 сорта горчицы сарептской 'Ника', 'Юнона'.

Таблица 2. Жирнокислотный состав масла семян сорта горчицы сарептской 'Росинка' в зависимости от применяемого метода отбора в первичном семеноводстве (ВНИИМК; 2009, 2010 г.)**Table 2. Fatty acid composition of seed oil in the brown mustard cultivar 'Rosinka' depending on the applied selection technique in the initial seed production (VNIIMK; 2009, 2010)**

Метод отбора	Содержание жирных кислот в масле, %			
	олеиновая	линолевая	линоленовая	эруковая
индивидуально-семейственный	50,4	33,9	9,1	0,06
ИО* с объединением лучших потомств	51,1	33,4	8,6	0,17
ИО* с объединением резервов семян лучших потомств	50,9	30,9	8,9	0,02
ИО* при свободном цветении	51,4	30,9	8,6	0,05
ИО* при самоопылении (S ₂)**	55,6	30,5	8,7	0,02

* ИО – индивидуальный отбор; ** S₂ – второе поколение самоопыления

* IO – individual selection; ** S₂ – second generation of self-pollination

По результатам сортоиспытаний 2016–2018 гг. сорта 'Ника', 'Золушка' и 'Юнона' превысили сорт-стандарт 'Славянка' по урожайности семян на 0,07–0,40 т/га, сбору масла – на 0,02–0,18 т/га (табл. 3).

Сорта горчицы сарептской 'Ника', 'Золушка' и 'Юнона' отличаются от сорта-стандарта 'Славянка' полным отсутствием эруковой кислоты, выравненностью растений по

высоте, меньшей высотой растений, большей устойчивостью к полеганию, повышенной толерантностью к основным патогенам, дружностью цветения и созревания.

При создании сортов и селекционного материала горчицы сарептской наряду с увеличением урожайности перспективным направлением является повышение маслячности семян.

Таблица 3. Характеристика сортов горчицы сарептской в конкурсном сортоиспытании (ВНИИМК; 2016–2018 гг.)

Table 3. Characteristics of brown mustard cultivars in the competitive variety trials (VNIIMK; 2016–2018)

Сорт	Урожайность семян		Масличность семян		Сбор масла		Содержание, %	
	т/га	± к ст.	%	± к ст.	т/га	± к ст.	эфирного масла	олеиновой кислоты
Золушка	2,48	+ 0,07	46,4	- 0,1	1,04	+ 0,02	0,62	53,3
Ника	2,51	+ 0,10	46,7	+ 0,2	1,05	+ 0,03	0,62	53,6
Юнона	2,81	+ 0,40	46,7	+ 0,2	1,20	+ 0,18	0,64	54,3
Славянка (стандарт)	2,41	-	46,5	-	1,02	-	0,65	53,5

В 2016, 2017 г. был выделен селекционный материал, отличающийся от сорта-стандарта повышенным содержанием масла в семенах в среднем на 1,9%. Признак маслячности варьировал от 48,1 до 50,0%. У лучших образцов прибавка по маслячности составила 1,0–2,9%. На

фоне высокой маслячности выделенный материал характеризовался урожайностью (в среднем 3,22 т/га) на уровне или выше стандарта. У образцов 17/16, 500/16, 613/16 и 641/16 прибавка по сбору масла составила 0,23, 0,27, 0,36 и 0,23 т/га соответственно (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика сортов и сортообразцов горчицы сарептской в конкурсном сортоиспытании (ВНИИМК; 2016, 2017 г.)

Table 4. Characteristics of brown mustard cultivars and varietal accessions in the competitive trials (VNIIMK; 2016, 2017)

№ образца	Урожайность семян		Масличность семян		Сбор масла	
	т/га	± к ст.	%	± к ст.	т/га	± к ст.
17/16	3,43	+ 0,44	48,8	+ 1,7	1,51	+ 0,23
31/16	2,95	- 0,04	49,1	+ 2,0	1,30	+ 0,02
500/16	3,53	+ 0,54	49,0	+ 1,9	1,55	+ 0,27
562/16	3,21	+ 0,22	49,1	+ 2,0	1,42	+ 0,14
568/16	2,79	- 0,20	50,0	+ 2,9	1,26	- 0,02
570/16	3,27	+ 0,28	48,7	+ 1,6	1,43	+ 0,15
613/16	3,70	+ 0,71	49,2	+ 2,1	1,64	+ 0,36
626/16	2,72	- 0,27	48,1	+ 1,0	1,18	- 0,10
641/16	3,43	+ 0,44	48,8	+ 1,7	1,51	+ 0,23
Ника	3,19	+ 0,20	47,6	+ 0,5	1,37	+ 0,09
Юнона	3,47	+ 0,48	47,4	+ 0,3	1,48	+ 0,20
Славянка (стандарт)	2,99	-	47,1	-	1,28	-

Одним из актуальных на сегодняшний день направлений селекции горчицы является создание сортов с повышенным содержанием аллилгорчичного (эфирного) масла. В последние годы был отмечен интерес представителей перерабатывающей промышленности к материалу с повышенным уровнем этого компонента в семенах, что связано с выделением из эфирного масла горчицы сарептской аллилизотианатов. Эфирное масло горчицы содержит 92% аллилизотианата, который является соединением, отвечающим за острый вкус горчицы, а также известен как натуральный консервант и ценная пищевая добавка. Именно аллилизотианат вносит вклад в длинный список лекарственных свойств горчичного эфирного масла (Nagdeve, 2010). В чистом виде такое масло не применяется, так как широко известно своими ядовитыми и опасными свойствами. Однако при концентрациях в нанogramмах оно обладает противомикробными свойствами, ингибируя рост и развитие грамположительных и грамотрицательных бактерий, а также дрожжей и грибов (Corrales, 2018).

В современных сортах горчицы сарептской селекции ВНИИМК содержится 0,57–0,65% эфирного масла; это довольно слабоизменчивый признак. С 2006 г. была возобновлена работа по созданию селекционного материала с повышенным содержанием эфирного масла в семенах (Gorlova et al., 2018). Результатом этой работы стало создание нового сорта горчицы сарептской 'Горлинка' (селекционный номер 184/11). Сорт горчицы сарептской 'Горлинка' выведен в 2008–2017 гг. методом многократного индивидуального отбора элитных растений с использованием самоопыления из внутривидовой гибридной комбинации № 612 «♀ горчица сарептская безэруковая № 2724 × ♂ горчица сарептская низкоэруковая № 2120».

По результатам конкурсного сортоиспытания 2017, 2018 г. сорт 'Горлинка' превысил сорт-стандарт 'Ника' по урожайности семян на 0,17 т/га, по сбору масла – на 0,07 т/га. Отличительной особенностью сорта 'Горлинка' от сорта-стандарт и других сортов горчицы сарептской селекции ВНИИМК является повышенное содержание аллилгорчичного масла в семенах, показатели которого находятся на уровне 0,77% (табл. 5).

Таблица 5. Характеристика сорта горчицы сарептской 'Горлинка' (ВНИИМК; 2017, 2018 г.)
Table 5. Characteristics of the brown mustard cultivar 'Gorlinka' (VNIIMK; 2017, 2018)

Сорт	Урожайность семян		Масличность семян		Сбор масла		Содержание, %	
	т/га	± к ст.	%	± к ст.	т/га	± к ст.	эфирного масла	олеиновой кислоты
Горлинка	2,60	+ 0,17	46,4	- 0,5	1,11	+ 0,07	0,77	55,0
Ника (стандарт)	2,43	-	46,9	-	1,04	-	0,60	53,5

Дальнейшая перспектива селекционной работы с горчицей, равно как и перспектива культуры в целом, может быть связана с созданием сортов, качество которых будет аналогично качеству семян сортов рапса типа «00», то есть не только безэруковых, но и низкоглюкозинолатных, что позволит получать не только ценное пищевое масло, но и высококачественный корм для животных.

Одним из ярких представителей семейства Brassicaceae, которое имеет народнохозяйственное значение, является горчица черная, или горчица французская. Она относится к числу древних культурных растений Европы, хорошо известна в Азии, Африке, Америке и Австралии. Культивируется в некоторых странах Южной Европы, в основном во Франции и Италии, а также возделывается в ряде регионов Украины и Закавказья. Уникальность черной горчицы заключается в высоком содержании эфирного масла в семенах (более 1%), а также во всех частях растения. Эта особенность придает культуре устойчивость к повреждению вредителями и поражению основными патогенами.

Из семян горчицы черной готовят столовую горчицу, которая наиболее известна как дижонская горчица, отличающаяся своей остротой. Кроме того, из семян получают техническое масло и горчичный порошок. Горчичный порошок используется в медицине для изготовления горчичников и в качестве пластыря для уменьшения болей при ревматизме. Благодаря высоко-

му содержанию эфирного масла горчичный порошок обладает сильными фунгицидными и бактерицидными свойствами и может быть использован в качестве экологически безопасного биофумигатора (Gorlov, Trubina, 2015).

Во ВНИИМК селекционная работа с горчицей черной была начата в 1999 г. Основной целью исследований было создание сорта горчицы черной с потенциальной урожайностью семян не менее 1,5 т/га, устойчивостью к полеганию, выравненностью растений, дружностью цветения и созревания.

Первый в Российской Федерации сорт горчицы черной 'Ниагара' внесен в Государственный реестр селекционных достижений в 2011 г. Он получен методом многократного индивидуального отбора из коллекционного образца к-2632 мировой коллекции ВИР (табл. 6).

В конкурсном испытании сорт горчицы черной 'Ниагара' продемонстрировал урожайность в среднем на уровне 1,5–1,7 т/га и масличность семян 37,0–40,0%. Сорт 'Ниагара' имеет короткий вегетационный период: с момента появления всходов до фазы биологической спелости проходит 70–75 суток.

Урожайность горчицы черной в благоприятных условиях может достигать 2,0 т/га и более. Однако следует учитывать слабую устойчивость культуры к растрескиванию стручков, что предъявляет особые требования к определению срока предуборочной десикации и уборки во избежание потерь значительной части урожая.

Таблица 6. Сравнительная характеристика сорта горчицы черной 'Ниагара' (ВНИИМК; 2016–2018 гг.)**Table 6.** Comparative characteristics of the black mustard cultivar 'Niagara' (VNIIMK; 2016–2018)

Вид/сорт	Вегетационный период, сутки	Высота растений, см	Урожайность семян, т/га	Масличность семян, %	Содержание, %		Масса 1000 семян, г
					эфирного масла	эруковой кислоты	
<i>Brassica nigra</i> горчица черная сорт Ниагара	70–75	110–120	1,5–1,7	37,0–40,0	0,90–1,00	32,0–35,0	2,0–2,5
<i>Brassica juncea</i> горчица сарептская сорт Ника	75–80	160–170	2,5–3,0	46,0–49,0	0,60–0,70	0,1–0,2	3,2–3,7
<i>Sinapis alba</i> горчица белая сорт Радуга	70–75	100–150	2,0–2,5	28,0–30,0	0,03–0,10	2,0–45,0	5,0–6,5

Особенностью сорта горчицы черной 'Ниагара' является высокое содержание эфирного масла в семенах – 0,9–1,0% в сравнении с горчицей сарептской (0,6–0,7%) и белой (0,03–0,10%). В связи с этим использование сорта горчицы черной 'Ниагара' для получения еще большего объема аллилизотиоцианатов является перспективным направлением. Масло, получаемое из семян сорта горчицы черной 'Ниагара', содержит 32–35% эруковой кислоты и не относится к пищевым жирам. Семена и шрот пригодны для приготовления оригинальных сортов столовой горчицы.

Заключение

Таким образом, в ходе проведенных исследований было установлено, что использование индивидуального отбора в сочетании с самоопылением позволяет выделить селекционный материал, превышающий исходную популяцию по продуктивности семян и сбору масла, а также идентифицировать биотипы с оригинальными биохимическими признаками. Прибавка по масличности семян при использовании индивидуального отбора в сочетании с самоопылением составила 3,9%, а содержание олеиновой кислоты увеличилось более чем на 5%. Итогом этой работы стало создание сортов горчицы сарептской 'Золушка', 'Ника' и 'Юнона' с прибавкой по урожайности семян на 0,07–0,40 т/га и сбору масла на 0,02–0,18 т/га.

Выделен перспективный селекционный материал с повышенным содержанием масла в семенах: прибавка по признаку масличности составила до 2,9 % и по сбору масла – до 0,36 т/га.

Перспективным и востребованным направлением селекции является создание сортов горчицы с высоким содержанием эфирного масла в семенах.

Сорта горчицы сарептской 'Горлинка' и горчицы черной 'Ниагара' имеют содержание эфирного масла в семенах 0,77 и 1,0% соответственно и являются источником получения аллилизотиоцианатов.

References/Литература

- Corrales M., Fernández A., Han J.H. Antimicrobial Packaging Systems. In: J.H. Han (ed.). *Innovations in Food Packaging*. 2nd ed. Elsevier Ltd.; 2014. p.133-170. DOI: 10.1016/B978-0-12-394601-0.00007-2
- Gorlov S.L., Trubina V.S. A cultivar of black mustard Niagara. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2015;3(163):102-103. [in Russian] (Горлов С.Л., Трубина В.С. Сорт горчицы черной Ниагара. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2015;3(163):102-103).
- Gorlov S.L., Trubina V.S. Tendencies and results of mustard breeding at VNIIMK (Направление и результаты селекции горчицы во ВНИИМК). In: *Scientific support of the agro-industrial complex (Nauchnoye obespecheniye agropromyshlennogo kompleksa). Proceedings of the 1st All-Russian Scientific and Practical Conference for Young Scientists*. Krasnodar: Kuban State Agrarian University; 2007. p.58-59. [in Russian] (Горлов С.Л., Трубина В.С. Направление и результаты селекции горчицы во ВНИИМК. В кн.: *Научное обеспечение агропромышленного комплекса. Материалы 1-ой Всероссийской научно-практической конференции молодых ученых*. Краснодар: КубГАУ; 2007. С.58-59).
- Gorlov S.L., Trubina V.S. The results of breeding work on mustard and false flax at VNIIMK (Rezultaty selektsionnoy raboty po gorchitse i ryzhiku). In: *Improvement of the efficiency in plant breeding, seed production and cultivation technology of rapeseed and other oil cole crops (Povysheniye effektivnosti selektsii, semenovodstva i tekhnologii vozdevlyaniye rapsa i drugikh maslichnykh kapustnykh kultur): the collection of scientific reports at the international rapeseed coordination meeting (Town of Lipetsk, July 07–09, 2015)*. Yelets: I.A. Bunin State University of Yelets; 2016. p.29-36. [in Russian] (Горлов С.Л., Трубина В.С. Результаты селекционной работы по горчице и рыжику во ВНИИМК. В кн.: *Повышение эффективности селекции, семеноводства и технологии возделывания рапса и*

других масличных капустных культур: сборник научных докладов на международном координационном совещании по рапсу (г. Липецк, 07–09 июля 2015 г.). Елец: Елецкий государственный университет им. И.А. Бунина; 2016. С.29–36).

- Gorlova L.A., Trubina V.S., Serdyuk O.A., Shipievskaya E.Y. Breeding of brown mustard (*Brassica juncea*) for increased content of allyl mustard oil. *Proceedings of the Kuban State Agrarian University*. 2018;3(72):114–118. [in Russian] (Горлова Л.А., Трубина В.С., Сердюк О.А., Шипиевская Е.Ю. Селекция горчицы сарептской (*Brassica juncea*) на повышенное содержание аллилгорчичного масла. *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. 2018;3(72):114–118). DOI: 10.21515/1999-1703-72-114-118
- Gorlova L.A., Trubina V.S., Serdyuk O.A., Shipievskaya E.Y. Influence of agricultural and ecological factors on valuable traits of mustard (*Brassica juncea*). *Proceedings of the Kuban State Agrarian University*. 2017;3(66):78–82. [in Russian] (Горлова Л.А., Трубина В.С., Сердюк О.А., Шипиевская Е.Ю. Влияние агроэкологических факторов на хозяйственные характеристики горчицы сарептской (*Brassica juncea*). *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. 2017;3(66):78–82). DOI: 10.21515/1999-1703-66-78-82
- Kuznetsova G.N., Polyakova R.S., Loshkomoinikov I.A., Gorlova L.A., Trubina V.S., The mustard variety Valenta for conditions of Siberia. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2018;3(175):167–169. [in Russian] (Кузнецова Г.Н., Полякова Р.С., Лошкомойников И.А., Горлова Л.А., Трубина В.С. Сорт горчицы сарептской

Валента для Сибири. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2018;3(175):167–169). DOI: 10.25230/2412-608X-2018-3-175-167-169

- Methods of State Variety Trials for Agricultural Crops (Metodika gosudarstvennogo sortoispytaniya sel'skokhozyaystvennykh kultur). Moscow: Kolos; 1971. [in Russian] (Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Москва: Колос; 1971).
- Nagdeve M. 11 Impressive Benefits of Mustard Essential Oil. In: *Organic facts*. Mumbai; 2010. Available from: <https://www.organicfacts.net/health-benefits/essential-oils/health-benefits-of-mustard-essential-oil.html> [accessed Jun. 06, 2018].
- Podkolzina V.E., Shpota V.I. Inbreeding as a method for the development of new parent material in brown mustard breeding (Inbriding kak metod sozdaniya novogo iskhodnogo materiala v selektsii gorchitsy sarep'tskoy). *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 1988;2:5–8. [in Russian] (Подколзина В.Е., Шпота В.И. Инбридинг как метод создания нового исходного материала в селекции горчицы сарептской. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 1988;2:5–8).
- Pustovoyt V.S. (ed.). Guidelines for breeding and seed production of oil crops (Rukovodstvo po selektsii i semenovodstvu maslichnykh kultur). Moscow; 1967. [in Russian] (Руководство по селекции и семеноводству масличных культур / под ред. В.С. Пустовойта. Москва; 1967).
- Sinskaya E.N. Breeding of cruciferous oil crops (Selektsiya maslichnykh krestotsvetnykh). Krasnodar; 1948. [in Russian] (Синская Е.Н. Селекция масличных крестоцветных. Краснодар; 1948).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Трубина В.С. Актуальные направления, методы и результаты селекции горчицы сарептской (*Brassica juncea*) и горчицы черной (*Brassica nigra*). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):132–138. DOI:10.30901/2227-8834-2019-4-132-138

Trubina V.S. Current trends, methods and results of brown mustard (*Brassica juncea*) and black mustard (*Brassica nigra*) breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):132–138. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-132-138

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-132-138>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись/Author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

НОВЫЕ СВЕДЕНИЯ ПО РАСПРОСТРАНЕНИЮ АМАРАНТА ЗАПРОКИНУТОГО (*AMARANTHUS RETROFLEXUS*) И ГОРЧИЦЫ САРЕПТСКОЙ (*BRASSICA JUNCEA*) В МОНГОЛИИ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-139-140

УДК 581.6:581.52:581.54:581.95

Поступление/Received: 14.11.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

В. И. ДОРОФЕЕВ^{1*}, Э. ГАНБОЛД²

¹ Ботанический институт им. В. Л. Комарова
Российской академии наук,
197376 Россия, г. Санкт-Петербург,
ул. Профессора Попова, 2;
* ✉ vdorofeyev@yandex.ru

² Монгольский государственный университет,
Ikh Surguuliin Gudamj-1, P.O. BOX 46A/523, 14201,
Улан-Батор, Монголия;
✉ ganboldenebish@yahoo.com

NEW DATA ON THE DISTRIBUTION OF *AMARANTHUS RETROFLEXUS* AND *BRASSICA JUNCEA* IN MONGOLIAV. I. DOROFYEV^{1*}, E. GANBOLD²

¹ Komarov Botanical Institute of the RAS,
2 Professora Popova Street,
St. Petersburg 197376, Russia;
* ✉ vdorofeyev@yandex.ru

² Mongolian State University,
Ikh Surguuliin Gudamj-1,
P.O. BOX 46A/523; 14201,
Ulaanbaatar, Mongolia;
✉ ganboldenebish@yahoo.com

Флористические изыскания 2019 года и знакомство с гербарными коллекциями Института общей и экспериментальной биологии Академии наук Монголии позволили получить новые сведения по географическому распространению *Amaranthus retroflexus* L. (Amaranthaceae, Chenopodiaceae s.l.) и *Brassica juncea* (L.) Czern. (Cruciferae, Brassicaceae).

Ключевые слова: возможности селекции, дикие родичи культурных растений, адаптация, экстремальные условия среды.

A study of the Mongolian flora and a survey of the herbarium collections of the Institute of General and Experimental Biology, Mongolian Academy of Sciences, conducted in 2019, provided new information on the geographical distribution of *Amaranthus retroflexus* (Amaranthaceae, Chenopodiaceae s.l.) and *Brassica juncea* (Cruciferae, Brassicaceae) in Mongolia.

Key words: possibilities of plant breeding, wild relatives of cultivated plants, plant adaptation, extreme environmental conditions.

В настоящее время ряд цветковых растений ускорил свои темпы освоения территории Монголии как благодаря значительному улучшению в этой стране дорожной сети, так и бурному расширению площадей под земледелие.

Новые находки и дополнения к общему распространению представителей флоры Монголии приобретают особое значение в связи с глобальной тенденцией расширения использования представителей естественной и заносной части флоры в качестве носителей полезных признаков, необходимых для комплексного улучшения сельскохозяйственной ценности групп растений, родственных культурным.

Представители флоры Монголии в этом смысле приобретают особый интерес, поскольку их формирование и развитие географически и климатически связано с сугубо континентальной страной. Ее климат отличается низкой влажностью, значительным колебанием температур, а территория страны характеризуется тем, что средняя высота ее географического положения колеблется в районе 1000 м н. у. м. Растения, способные осваивать такие условия, могут обладать огромным потенциалом полезных для работы с культурными растениями свойств, среди которых можно выделить такие важные, как засухоустойчивость, комплексная зимостойкость при очень низких зимних температурах и в отсутствии снежного покрова, солеустойчивость и другие.

В связи с этим нами во время полевых исследований флоры Монголии в 2019 году была отмечена одна

очень важная черта заносных из культуры растений, а именно способность естественному семенному возобновлению, которую мы выявили на примере *Brassica juncea* (L.) Czern. (Cruciferae, Brassicaceae). Ежегодное появление этого вида во флоре еще недавно было связано исключительно с антропогенным возобновлением. Однако в 2019 году в ряде мест было отмечено, что данный вид, по всей видимости, стал возобновляться самостоятельно. Вероятно, появились формы, способные успешно проходить весь вегетационный период в условиях Монголии и сохранять живым семенной материал до следующего года. Заметим, что в достаточно благоприятных условиях Восточной Европы этот вид до сих пор не везде возобновляется самостоятельно семенным способом, хотя его культура здесь насчитывает уже не одно столетие.

Несколько проще проходит расселение *Amaranthus retroflexus* L. (Amaranthaceae, Chenopodiaceae s.l.). Во-первых, амарант запрокинутый изначально не является культурным растением. Во-вторых, данный вид традиционно быстро распространяется вдоль появившихся в последнее время большого числа асфальтовых дорог на перемещенных прилегающих грунтах: в дренажных канавах и на откосах дорожной насыпи. В-третьих, этот вид, как и предыдущий, является однолетником, а его ежегодное возобновление связано с семенным воспроизводством. Это говорит о том, что амарант запрокинутый также полностью адаптирован к местным условиям среды.

Новые сведения по распространению представленных видов дополняются указанием ботанико-географического района (БГР) по районированию, разработанному В. И. Грубовым и А. А. Юнатовым (Grubov, Yunatov, 1952).

Amaranthus retroflexus L.

Новый для Хангайского БГР:

Хубсугульский аймак, Их-Уул сомон, обочина дороги из Мурэна, заносное, N 49°27'40" E 101°31'35", alt. 1135 m, № ГД 220, 21 VII 2019, В. И. Дорофеев, Э. Ганболд (LE!, UBA!)

Brassica juncea (L.) Czern.

Дополнения для Монгольско-даурского БГР:

Уланбаатар хот, БНХАУ-ын, элчин сайдын ламны урдталын зулгэн ..., 8 VIII 1983, Ч. Санчир (UBA!). Для Улан-Батора этот вид уже указывался (Smirnov et al., 2003) по сборам Оюнцэцэга Б. от 2001 года (OSBU).

Төв аймаг, Батсумберийн сум, Сангин аж ахуй, ногооны талбайгаас, 21 VIII 1975, № 856, Х. олд (UBA!)

Зумонд аймаг, Аргалант сомон, обочина дороги Улан-Батор – Лун, N 47°52'29" E 105°53'37", alt. 1163 m, № 227, 23 VII 2019, В. И. Дорофеев, Э. Ганболд (LE!, UBA!)

References/Литература

- German D.A. Cruciferae (Brassicaceae): Alternative treatment for the "Conspectus of the vascular plants of Mongolia" (2014). *Turczaninowia*. 2015;18(2):39-67. DOI: 10.14258/turczaninowia.18.2.4
- Grubov V.I., Yunatov A.A. The main features of the flora of the Mongolian People's Republic in connection with its regionalization (Osnoynye osobennosti flory Mongolskoy Narodnoy Respubliki v svyazi s yeye rayonirovaniyem). *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 1952;37(1):45-64. [in Russian] (Грубов В.И., Юнатов А.А. Основные особенности флоры Монгольской Народной Республики в связи с ее районированием. *Ботанический журнал*. 1952;37(1):45-64).
- Smirnov S., German D., Kosachev P., Dyachenko S. Addition to the flora of Mongolia. *Turczaninowia*. 2003;6(4):11-21. [in Russian] (Смирнов С.В., Герман Д.А., Косачев П.А., Дьяченко С.А. Дополнение к флоре Монголии. *Turczaninowia*. 2003;6(4):11-21).
- Urgamal M., Oyuntsetseg B., Nyambayar D., Dulamsuren Ch. Conspectus of the vascular plants of Mongolia. Ulaanbaatar; 2014.

Благодарности. Автор благодарен Сергею Николаевичу Баже – руководителю Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АНМ за предоставленную возможность изучения флористического разнообразия Монголии.

Работа выполнена в рамках реализации государственного задания согласно плану НИР Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (тема № АААА-А19-119031290052-1 – Сосудистые растения Евразии: систематика, флора, растительные ресурсы).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Дорофеев В.И., Ганболд Э. Новые сведения по распространению амаранта запрокинутого (*Amaranthus retroflexus*) и горчицы сарептской (*Brassica juncea*) в Монголии. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):139-140. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-139-140

Dorofeyev V.I., Ganbold E. New data on the distribution of *Amaranthus retroflexus* and *Brassica juncea* in Mongolia. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):139-140. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-139-140

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-139-140>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

КОМПОНЕНТНЫЙ СОСТАВ ФЛАВОНОИДНЫХ ПИГМЕНТОВ И ОКРАСКА ЦВЕТКОВ У *PRUNUS MIRA* И ГИБРИДНЫХ СОРТОВ ДЕКОРАТИВНОГО ПЕРСИКА

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-141-147

УДК 631.527:634.25:581.192

Поступление/Received: 13.09.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Л. Д. КОМАР-ТЁМНАЯ^{1*}, Г. П. ЗАЙЦЕВ²

¹ Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН, 298648 Россия, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52;
* ✉ larissakt@mail.ru

² Всероссийский научно-исследовательский институт виноградарства и виноделия «Магарач» РАН, 298600 Россия, Республика Крым, г. Ялта, ул. Кирова, 31;
✉ gorg-83@mail.ru

COMPONENT COMPOSITION OF FLAVONOID PIGMENTS AND FLOWER COLOR IN *PRUNUS MIRA* AND HYBRID CULTIVARS OF ORNAMENTAL PEACH

L. D. KOMAR-TYOMNAYA^{1*}, G. P. ZAITSEV²

¹ The Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the RAS, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta, Republic of Crimea 298648, Russia;
* ✉ larissakt@mail.ru

² Russian National Research Institute of Viticulture and Winemaking “Magarach” of the RAS, 31 Kirov St., Yalta, Republic of Crimea 298600, Russia;
✉ gorg-83@mail.ru

Актуальность. Декоративные персики – красивоцветущие деревья с цветками разных оттенков и сочетаний – от белого и нежно-розового до пурпурно-красного. Поскольку персик страдает от грибных инфекций, в селекционных программах часто используют в качестве донора устойчивости *Prunus mira* Koehne, который оказывает влияние и на другие признаки, в том числе на окраску цветков. Целью нашей работы было изучение состава флавоноидных пигментов в цветках родительских форм и новых сортов декоративного персика, полученных от скрещиваний с *P. mira*. **Объекты и методы.** В исследовании были включены четыре новых сорта селекции Никитского ботанического сада (НБС – НИЦ) и их родительские формы – *P. mira* и четыре сорта с морфотипом персика обыкновенного *P. persica* (L.) Batsch. Пигменты экстрагировали подкисленным этиловым спиртом из свежих лепестков и определяли методом ВЭЖХ. **Результаты.** В лепестках изученных объектов обнаружено 12 гликозидов цианидина и пеонидина в различных сочетаниях и 8 гликозидов кемпферола и кверцетина. В лепестках *P. mira* содержится наибольшее количество флавонолов (114 мг/г сухого вещества) и наименьшее – антоцианов (0,46 мг/г) среди окрашенных образцов. У сортов с пурпурно-красными лепестками преобладают антоцианы (15,6–16,0 мг/г). В лепестках гибридных пурпурно-розовых сортов накапливается значительно больше флавонолов (55–88 мг/г) и немного антоцианов (1,2–3,4 мг/г). Эта тенденция сохраняется у сортов от скрещивания с белоцветковым родителем. **Заключение.** Соотношение антоцианов и флавонолов в цветках персика определяет промежуточные окраски лепестков, полутона и зависит от видовой принадлежности растений. Включение *P. mira* в селекционные программы открывает возможности для создания сортов с новыми оттенками окраски цветка.

Ключевые слова: селекция, сорт, гибрид, антоцианы, флавонолы.

Background. Ornamental peaches are flowering trees with petals ranging in color from white and pale pink to purple-red. Because peach suffers from fungal infections, *Prunus mira* Koehne is often used in breeding programs as a donor of resistance. It also impacts on other traits, including flower color. The aim of this work was to study the composition of flavonoid pigments in the flowers of parent plants and new ornamental peach cultivars originated from *P. mira*. **Objects and methods.** Four new cultivars developed at the Nikita Botanical Gardens and their parental forms – *P. mira* and 4 cultivars with the *P. persica* morphotype – were included in the study. Pigments were extracted with acidified ethyl alcohol from fresh petals and identified by HPLC analysis. **Results.** Twelve glycosides of cyanidin and peonidin in different combinations and 8 glycosides of kaempferol and quercetin were found in the petal samples. Among colored plants, the highest amount of flavonols (114 mg g⁻¹) and the lowest amount of anthocyanins (0.46 mg g⁻¹) were found in *P. mira* petals. Anthocyanins predominate in cultivars with purple-red petals (16 mg g⁻¹). Much more flavonols (55–88 mg g⁻¹) and little anthocyanins (1.2–3.4 mg g⁻¹) were accumulated in the purple-pink flowers of hybrid cultivars. This trend persisted in the cultivars from crosses with a white-flowered parent. **Conclusion.** The ratio of anthocyanins and flavonols in the peach flowers depends on the plant species and determines the petals' intermediate colors and half-tones. Using *P. mira* in breeding programs provides opportunities for the development of cultivars with new shades of flower color.

Key words: breeding, cultivar, hybrid, anthocyanins, flavonols.

Введение

Декоративные персики – красивоцветущие деревья с цветками от белого и нежно-розового до пурпурно-красного цвета разных оттенков и сочетаний. Есть также

сорта с пестрой двухцветной или трехцветной окраской. Они украшают городские ландшафты средней весной, то есть в сезон, не очень богатый красками (Hu, 2010, Комар-Тюмнава, 2015). Цветки декоративных сортов крупные, в среднем от 3,5 до 6 см в диаметре, с различным количе-

ством дополнительных лепестков, формирующих несколько типов форм венчика (Komar-Туомпау, 2016). Они распускаются на побегах, которые еще не имеют листьев, поэтому выглядят очень эффектно. Комплекс декоративных признаков цветка является важнейшим для восприятия красоты этих растений. При этом окраска является первым признаком, который заметен издалека.

Поскольку персик страдает от грибных инфекций, в селекционных программах часто используют белоцветковый *Prunus mira* Koehne (= *Persica mira* (Koehne) Kovalev & Kostina) как донор устойчивости к мучнистой росе и курчавости листьев, который также оказывает влияние и на другие признаки, включая окраску цветка (Komar-Туомпау, 2015). Известно, что окраска цветка у многих видов высших растений зависит от окрашенных флавоноидов антоцианов, ко-пигментов (флавонолов и флавонов), ионов металлов и вакуольной pH (Yoshida et al., 2009).

Антоцианы предоставляют широкий спектр окраски, включая красный, синий и фиолетовый оттенки; флавонолы дают в итоге бледно-желтую и зеленоватую окраску и способствуют подсиниванию антоцианов (Chandler, Brugliera, 2011). Модификация флавоноидов гидроксилом, метилом, гликозиллом и ацильными группами может производить несколько тысяч различных структур. В конечном итоге окраску цветка определяет соотношение этих промежуточных продуктов (Tanaka et al., 2009, Zhou et al., 2014). В цветках *P. persica* (L.) Batsch (= *Persica vulgaris* Mill.) были обнаружены шесть антоцианов; их структурное разнообразие объясняется гликозилированием и метилированием. По структуре антоцианов в цветках персик очень похож на дикий вид *P. ferganensis* (Kostina & Rjabov) Y.Y.Yao (= *Persica ferganensis* (Kostina & Rjabov) Kovalev & Kostina), но отличается от *P. davidiana* (Carriere) Franch. (= *Persica davidiana* Carriere) и *P. kansuensis* Rehder (= *Persica kansuensis* (Rehder) Kovalev & Kostina) (Cheng et al., 2014).

Целью нашей работы было изучение состава флавоноидных пигментов в цветках родительских форм и новых сортов декоративного персика, полученных от скрещиваний с *P. mira*.

Объекты и методы исследования

В исследования были включены растения из коллекции Никитского ботанического сада: четыре новых гибридных сорта и пять родительских форм (*P. mira* и четыре сорта с морфотипом *P. persica*). Происхождение сортов и окраска их лепестков представлены в таблице 1 и на рисунке 1.

Пигменты экстрагировали из свежих лепестков 96-процентным этиловым спиртом, подкисленным HCl (99 : 1). Компонентный состав определяли с помощью метода высокоэффективной жидкостной хроматографии (ВЭЖХ) (Plazonic et al., 2009) на хроматографе Agilent Technologies (модель 1100) с диодно-матричным детектором. Для разделения веществ использовали хроматографическую колонку Zorbax SB-C18. Соединения разделяли с изменением градиента элюирования смеси 0,6-процентного водного раствора трифторуксусной кислоты (А) и (В) 70-процентного метанола в растворе А. Программа градиента составляла: 8–38% В (0–8 мин), 38–100% В (8–24 мин), 8% В (24–30 мин). Объем пробы – 2 мкл. Идентификацию фенольных веществ проводили по времени удерживания стандартов и спектральным характеристикам (параметры снятия спектра – каждый пик 190–600 нм; длины волн – 350, 525 нм) (Chen, Hrazdina, 1981, Mabry et al., 1970, McMurrough et al., 1982). Расчет количественного содержания индивидуальных компонентов производили по калибровочным графикам зависимости площади пика от концентрации вещества, построенным по растворам индивидуальных веществ с использованием программного обеспечения Agilent Chemstation.

Таблица 1. Растительный материал, находившийся в изучении

Table 1. Plant material included in the study

Образцы / Accessions	Происхождение / Origin	Окраска лепестков / Color of petals
<i>Prunus mira</i> и сорта / <i>Prunus mira</i> and cultivars		
<i>P. mira</i>	<i>P. mira</i>	Бледно-пурпурно-белый
Жизель	<i>P. mira</i> × Эффект	Пурпурно-розовый
Лель	Весна × <i>P. mira</i>	Светло-сиренево-розовый
Мирафик	<i>P. mira</i> × Манифик	Светло-пурпурно-розовый
Сольвейг	<i>P. mira</i> × Царевна-Лебедь	Светло-пурпурно-розовый
Сорта с морфотипом <i>P. persica</i> / Cultivars with the <i>P. persica</i> morphotype		
Эффект	F ₄ <i>P. mira</i> св. оп.	Пурпурно-красный
Манифик	<i>P. persica</i>	Пурпурно-красный
Царевна-Лебедь	F ₄ <i>P. mira</i> св. оп.	Белый
Весна	F ₄ <i>P. mira</i> св. оп.	Пурпурно-розовый

Примечание: св. оп. – свободное опыление

*P. mira*

'Жизель'



'Лель'



'Мирафик'



'Сольвейг'



'Эффект'



'Весна'



'Манифик'



'Царевна-Лебедь'

Рис. 1. Окраска лепестков исследуемых образцов декоративного персика из коллекции Никитского ботанического сада (фото Л. Д. Комар-Тёмной)

Fig. 1. Petal colors of the studied ornamental peach accessions from the Nikita Botanical Gardens collection (photo: L. D. Komar-Tyomnaya)

Результаты и обсуждение

P. mira характеризуется белыми лепестками со слабым пурпурным оттенком вдоль проводящих сосудов, у края лепестков и более интенсивным – в центре старых цветков. Было отмечено, что у гибридов от скрещиваний *P. mira* и сортов с морфотипом *P. persica* с пурпурно-красными и пурпурно-розовыми цветками окраска лепестков значительно светлее, чем у исходных сортов. Причем при скрещивании *P. mira* с одинаковыми по окраске пурпурно-красными сортами отмечаются различия в оттенках у их потомков. В то же время гибриды от скрещивания *P. mira* и белоцветковых сортов имеют светло-пурпурно-розовые цветки.

Хроматографический анализ показал, что в лепестках *P. mira* и других изученных сортов содержатся до 12 гликозидов цианидина и его метилированного

производного пеоницина в различных сочетаниях и 8 гликозидов кемпферола и кверцетина (табл. 2). Цианидин-3-О-гликозид является основным пигментом красноцветковых и розовоцветковых сортов с морфотипом *P. persica*. Высокий уровень подобных соединений был найден в красных и розовых лепестках и другими исследователями (Hassani, 2015, Uematsu et al., 2014).

Окраску розовоцветкового гибрида *P. mira* 'Жизель' определяют цианидин-3-О-гликозид вместе с цианидин-3-О-рутинозидом, причем заметный вклад в окраску вносят пеоницин-3-О-рутинозид и недифференцированный антоцианидин-4. Содержание цианидин-3-О-рутинозида доминирует также у гибридов *P. mira* с цветками светло-розовой окраски. Ее сиреневый оттенок у сорта 'Лель' обуславливает повышенное содержание недифференцированного антоцианидина-4. Эти два пигмента придают эффек-

Таблица 2. Содержание пигментов в лепестках цветков декоративного персика из коллекции Никитского ботанического сада, мг/г (2015, 2016 г.)

Table 2. The content of pigments in the petals of ornamental peach flowers from the Nikita Botanical Gardens collection, mg g⁻¹ (2015, 2016)

Пигменты / Pigments	<i>Prunus mira</i>	Новые гибридные сорта <i>P. mira</i> / New hybrids cultivars of <i>P. mira</i>				Сорта с морфотипом <i>P. persica</i> / Cultivars with the <i>P. persica</i> morphotype			
		Жизель Zhizel	Лель Lel	Мирафик Mirafik	Сольвейг Solveig	Эффект Effect	Манифик Manific	Царевна- Лебедь Tsarevna- Lebed	Весна Vesna
Антоцианидины									
Антоцианидин-1*	0,01	0,03	0,02	0,01	0,01	0,09	0,11	0,0	0,02
Цианидин-3-О- глюкозид	0,07	0,73	0,3	0,29	0,2	7,58	8,95	0,0	0,56
Цианидин-3-О- рутинозид	0,15	0,79	0,33	0,36	0,2	2,30	2,35	0,0	0,18
Антоцианидин-2*	0,01	0,15	0,04	0,02	0,03	0,38	0,26	0,0	0,03
Антоцианидин-3	0,02	0,11	0,04	0,02	0,0	0,0	0,00	0,0	0,0
Пеонидин-3-О- глюкозид	0,0	0,27	0,08	0,07	0,08	2,33	1,90	0,0	0,15
Пеонидин-3-О- рутинозид	0,02	0,53	0,21	0,15	0,10	1,30	0,96	0,0	0,1
Антоцианидин-4*	0,15	0,58	0,42	0,21	0,13	1,38	1,39	0,0	0,09
Антоцианидин-5*	0,02	0,07	0,04	0,02	0,02	0,08	0,05	0,0	0,02
Антоцианидин-6*	0,01	0,03	0,01	0,01	0,01	0,07	0,06	0,0	0,0
Антоцианидин-7*	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,02	0,08	0,0	0,0
Антоцианидин-8*	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,02	0,05	0,0	0,0
Сумма антоцианидинов	0,46	3,29	1,49	1,16	0,78	15,55	16,16	0,0	1,15
Флавонолы									
Рутин	7,11	8,28	4,94	5,47	6,15	0,4	0,42	1,13	0,0
Кверцетин-3-О- глюкозид	0,66	0,82	0,37	0,50	0,51	0,23	0,21	0,61	0,0
Флавонол-1*	13,7	10,78	6,45	7,02	9,69	0,41	0,48	4,53	0,31
Кемпферол-3-О- рутинозид	29,22	23,16	15,05	16,83	24,21	1,23	0,53	0,0	0,0
Кемпферол-3-О- глюкозид	1,35	0,81	0,35	0,44	0,81	0,04	0,0	0,33	0,0
Флавонол-2*	24,64	18,28	11,46	13,07	18,58	0,74	0,50	5,07	0,56
Флавонол-3*	15,58	11,48	7,38	10,12	13,39	0,26	0,2	10,44	0,24
Флавонол-4*	21,12	14,6	9,13	9,05	14,6	0,41	0,19	12,18	0,34
Кемпферол	0,65	0,41	0,3	0,37	0,47	0,00	0,0	0,09	0,00
Сумма флавонолов	114,03	87,4	55,43	62,87	88,41	3,72	2,53	34,38	1,45
Сумма пигментов	114,49	90,69	56,92	64,03	89,19	18,69	19,27	34,38	2,6
Доля сухой массы, %	0,12	0,14	0,15	0,14	0,12	0,15	0,13	0,15	0,14

* – недифференцированные соединения.

тный пурпурный оттенок белоснежным цветкам *P. mira*. Соединения цианидина или пеларгонидина нами, как и другими исследователями (Hassani, 2015), в чисто белых лепестках обнаружены не были.

Из 8 гликозидов флавонолов наибольшим количеством отличается кемпферол-3-О-рутинозид. Он отмечен в лепестках *P. mira* и его гибридов. Высоким накоплением отличаются также другие вторичные метаболиты – производные кемферола (флавонолы 2, 3, 4). Кроме *P. mira* и его сортов F_1 , в существенном количестве они обнаружены в неокрашенных лепестках 'Царевна-Лебедь'.

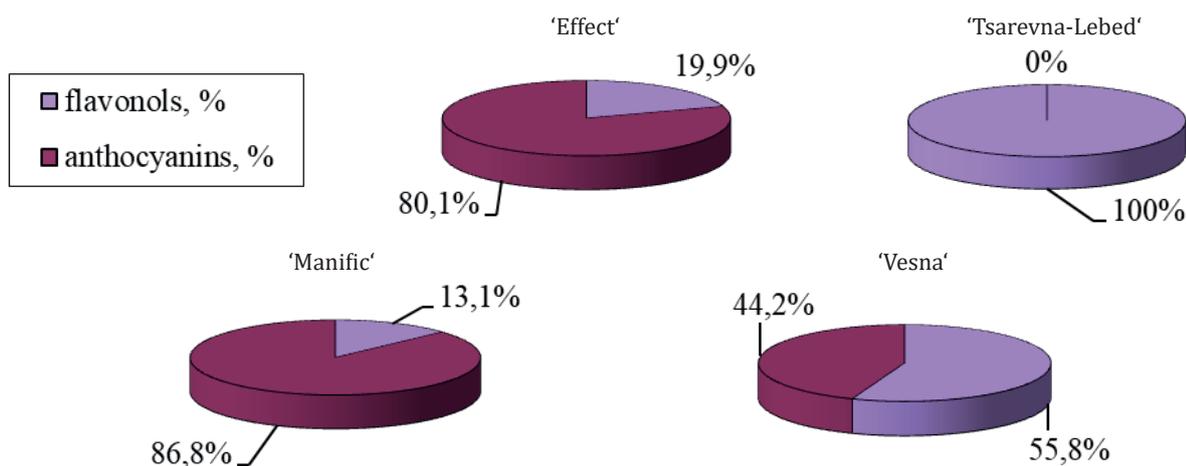
Выявлено, что соотношение антоцианов и флавонолов в цветках сортов, различающихся по окраске и по видовой принадлежности, неодинаково. Лепестки *P. mira* содержат наибольшее количество флавонолов (114 мг/г сухого вещества) и наименьшее – антоцианов (0,46 мг/г) среди окрашенных сортов. Напротив, в ярких пурпурно-красных цветках, например, у *P. persica* 'Манифик' преобладают антоцианы (16,16 мг/г), а флавонолов – только 2,53 мг/г (они синтезируются в 7 раз меньше). Подобное соотношение отмечено для красноцветкового сорта 'Эффект'.

У сорта 'Весна' с морфотипом *P. persica* и интенсивно-пурпурно-розовыми цветками количество антоцианов на порядок меньше, чем у красноцветковых сортов, и близко к содержанию флавонолов (1,15 и 1,45 мг/г, соответственно). J. Cheng с соавторами указывают, что их содержание в розовых цветках чрезвычайно низко, составляя только 10% от количества в красных цветках (Cheng et al., 2015).

'Царевна-Лебедь' характеризуется не только белыми лепестками, но и зелеными чашечкой и побегами, то есть все части растения не содержат антоцианов. Этот сорт накапливает самое большое количество флавонолов (34,38 мг/г) среди родительских сортов с морфотипом *P. persica*, но уступает по этому показателю *P. mira* более чем в 3, а его гибридам – в 1,6–2,6 раза.

Гибридные сорта 'Лель', 'Мирафик' и 'Жизель' характеризуются пурпурно-розовыми цветками различных оттенков. Их лепестки накапливают значительно больше флавонолов (55,43–87,4 мг/г), чем сорта с морфотипом *P. persica*, и в 3–7 раз больше антоцианов (1,16–3,29 мг/г), чем у *P. mira*. Доля флавонолов в общей сумме пигментов у них колеблется в широких пределах – от 13,1 до 100% (рис. 2).

Сорта с морфотипом *Prunus persica* / Cultivars with the *Prunus persica* morphotype



Новые гибридные сорта *Prunus mira* / New hybrid cultivars of *Prunus mira*

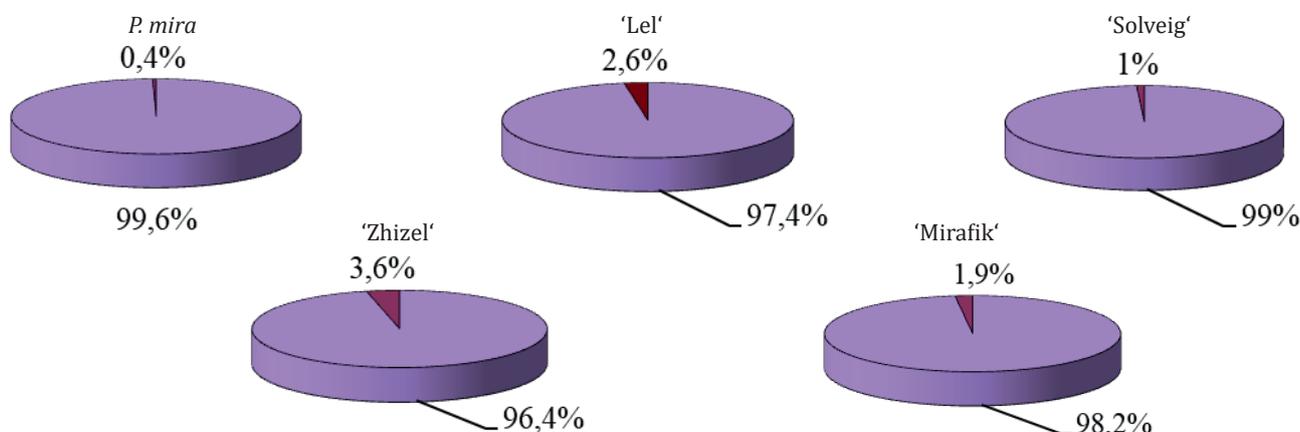


Рис. 2. Соотношение антоцианов и флавонолов в лепестках цветков декоративного персика из коллекции Никитского ботанического сада (2015, 2016 г.)

Fig. 2. The ratio of anthocyanins and flavonols in the petals of ornamental peach flowers from the Nikita Botanical Gardens collection (2015, 2016)

Самое высокое преобладание флавонолов над антоцианами было отмечено у сорта 'Сольвейг' с наиболее светлыми пурпурно-розовыми лепестками, второй родитель которого, 'Царевна-Лебедь', имеет белые цветки. Самое низкое соотношение зафиксировано у 'Жизель' с пурпурно-розовым венчиком, наиболее темным среди исследованных гибридов, но оно в 50 раз выше, чем у родительского розовоцветкового сорта 'Весна' с морфотипом *P. persica*. Вероятно поэтому цветки *P. mira* и его гибридов выглядят более нежными, чем сорта с морфотипом *P. persica* аналогичного цвета. У гибридного культивара 'Лель' отношение флавонолов к антоцианам на порядок больше, а содержание антоцианов меньше, чем у 'Жизель'. Он характеризуется нежными светло-сиренево-розовыми цветками. Эта тенденция сохраняется и у сортов от скрещивания с белоцветковым родителем, поэтому лепестки у гибрида 'Сольвейг' имеют розоватый тон. Разнообразие оттенков обусловлено, по-видимому, различным соотношением гликозидов цианидина и пеонидина.

Выводы

Наибольшее количество антоцианов накапливают красноцветковые сорта с морфотипом *Prunus persica*. Доминирующим пигментом у них и у розовоцветковых сортов является цианидин-3-О-глюкозид. Характерной особенностью *P. mira* и его гибридов F₁ является более высокое содержание цианидин-3-О-рутинозида и недифференцированного антоцианидина-4, а также близкое им по уровню количество пеонидин-3-О-рутинозида. Кемпферол-3-О-рутинозид является преобладающим флавонолом. Наибольшее количество флавонолов отмечено в лепестках *P. mira* и его гибридов. Соотношение антоцианов и флавонолов в цветках персика определяет промежуточные окраски лепестков, полутона и зависит от видовой принадлежности растений. *P. mira* отличается от своих гибридов и сортов с морфотипом *P. persica*: его лепестки содержат наибольшее количество флавонолов и наименьшее – антоцианов среди окрашенных сортов. Таким образом, включение *P. mira* в селекционные программы открывает возможности для создания сортов с новыми оттенками окраски цветка.

References / Литература

Chandler S.F., Brugliera F. Genetic modification in floriculture. *Biotechnol. Lett.* 2011;33(2):207-214. DOI: 10.1007/s10529-010-0424-4

Chen L.J., Hrazdina G. Structural aspects of anthocyanin-flavonoid complex formation and its role in plant color. *Phytochemistry*. 1981;20:297-303.

Cheng J., Liao L., Zhou H., Gu C., Wang L., Han Y. A small indel mutation in an anthocyanin transporter causes variegated colouration of peach flowers. *J Exp Bot.* 2015;66(22):7227-7239. DOI: 10.1093/jxb/erv419

Cheng J., Wei G., Zhou H., Gu C., Vimolmangkang S., Liao L., Han Y. Unraveling the mechanism underlying the glycosylation and methylation of anthocyanins in peach. *Plant*

Physiol. 2014;166(2):1044-1058. DOI: 10.1104/pp.114.246876

Hassani D., Liu H.L., Chen Y.N., Wan Z.B., Zhuge Q., Li S.X. Analysis of biochemical compounds and differentially expressed genes of the anthocyanin biosynthetic pathway in variegated peach flowers. *Genet Mol Res.* 2015;14(4):13425-13436. DOI: 10.4238/2015.October.28.4

Hu D. Ornamental Peaches. Zhongguo lin ye chu ban she. Beijing; 2010.

Komar-Tyomnaya L.D. Gene pool of ornamental peaches of Nikitsky Botanical Gardens collection for landscape architecture. In: *Proceeding of the international conference "Horticulture in quality and culture of life"*. Lednice, Czech Republic. September 23-26, 2014. p.282-287.

Komar-Tyomnaya L.D. Trait collection of ornamental peach of the Nikita Botanical Gardens (Priznakovaya kolleksiya dekorativnogo persika Nikitskogo botanicheskogo sada). *Materials of the Sixth International Scientific Conference "Biological Diversity. Plant Introduction" (Materialy Shestoy Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii "Biologicheskoye raznoobrazie. Introduktsiya rasteniy")*. June 20-25, 2016, St. Petersburg, Russia. St. Petersburg; 2016. p.155-157. [in Russian] (Комар-Тёмная Л.Д. Признаковая коллекция декоративного персика Никитского ботанического сада. В кн.: *Материалы Шестой Международной научной конференции «Биологическое разнообразие. Интродукция растений»*. 20-25 июня 2016 г., г. Санкт-Петербург, Россия. Санкт-Петербург; 2016. С.155-157).

Komar-Tyomnaya L.D. Use of wild species in ornamental peach breeding. *Acta Hort.* 2015;1087:415-421. DOI: 10.17660/ActaHortic.2015.1087.56

Mabry T.J., Markham K.R., Thomas M.B. *The Systematic Identification of Flavonoids*. Springer-Verlag: New York; 1970.

McMurrough I., Hennigan G.P., Loughrey M.J. Quantitative analysis of hop flavonols using high-performance liquid chromatography. *J. Agric. Food Chem.* 1982;30(6):1102-1106. DOI: 10.1021/jf00114a024

Plazonic A., Bucar F., Males Z., Mornar A., Nigovic B., Kujundzic N. Identification and quantification of flavonoids and phenolic acids in burr parsley (*Caucalis platycarpos* L.), using high-performance liquid chromatography with diode array detection and electrospray ionization mass spectrometry. *Molecules*. 2009;14(7):2466-2490. DOI: 10.3390/molecules14072466

Tanaka Y., Brugliera F., Chandler S. Recent progress of flower color modification by biotechnology. *Int. J. Mol. Sci.* 2009;10(12):5350-5369. DOI: 10.3390/ijms10125350

Uematsu C., Katayama H., Makino I., Inagaki A., Arakawa O., Martin C. Peace, a MYB-like transcription factor, regulates petal pigmentation in flowering peach 'Genpei' bearing variegated and fully pigmented flowers. *Journal of Experimental Botany*. 2014;65(4):1081-1094. DOI: 10.1093/jxb/ert456

Yoshida K., Mori M., Kondo T. Blue flower color development by anthocyanins: from chemical structure to cell physiology. *Nat Prod Rep.* 2009;26(7):884-915. DOI: 10.1039/b800165k

Zhou Y., Wu X.X., Zhang Z., Gao Z.H. Identification of differentially expressed genes associated with flower color in peach using genome-wide transcriptional analysis. *Genet Mol Res.* 2015;14(2):4724-4739. DOI: 10.4238/2015.May.11.5

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Комар-Тёмная Л.Д., Зайцев Г.П. Компонентный состав флавоноидных пигментов и окраска цветков у *Prunus mira* и гибридных сортов декоративного персика. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):141-147. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-141-147

Komar-Tyomnaya L.D., Zaitsev G.P. Component composition of flavonoid pigments and flower color in *Prunus mira* and hybrid cultivars of ornamental peach. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):141-147. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-141-147

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-141-147>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

НОВЫЙ ПОДВИД ПШЕНИЦЫ *TRITICUM DICOCCON* (SCHRANK) SCHUEBL. SUBSP. *NUDICOCCON* KOBYL. ET SMEKAL.

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-148-151

УДК 633.11: 631.523

Поступление/Received: 15.10.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Т. Н. СМЕКАЛОВА, В. Д. КОБЫЛЯНСКИЙ

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
✉ t.smekalova@vir.nw.ru

A NEW SUBSPECIES OF WHEAT: *TRITICUM DICOCCON*
(SCHRANK) SCHUEBL. SUBSP. *NUDICOCCON* KOBYL.
ET SMEKAL.

Т. N. SMEKALOVA, V. D. KOBYLYANSKY

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
✉ t.smekalova@vir.nw.ru

В последние годы возрос интерес к полбе (*Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl.) в связи с диетической ценностью ее зерна, которое используют для изготовления высококачественных крупяных продуктов. Основные недостатки культуры – относительно невысокий урожай по сравнению с другими видами пшеницы, ломкий колос, трудная его вымолачиваемость (зерновки пленчатой полбы вымолачиваются из колоса вместе с цветковыми и колосковыми чешуями). Получение голозерных сортов полбы – актуальная задача современности. Материалом для исследований послужили константные линии голозерной полбы, составляющие описываемый подвид, в том числе четыре линии, полученные А. Ф. Мережко, и семь линий, полученных В. Д. Кобылянским в ВИР им. Н.И. Вавилова. Полученной от межвидовых скрещиваний разных сортов голозерной *T. durum* Desf. с разными сортами пленчатой *T. dicoccon* (Schrank) Schuebl. пшенице придается ранг подвида (*T. dicoccon* Schrank subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal.). Она обладает признаками, характерными для *T. dicoccon*: колос плоский, колоски двузерные, зерновки легко отделяются от колосковых и цветковых чешуй и др.

Ключевые слова: пшеница полба, внутривидовая систематика, гибридизация.

In recent years, an increased interest in emmer wheat (*Triticum dicoccon* Schrank) has been observed, due to the dietary value of its grain, which is used for making high-quality cereal products. The main disadvantages of this crop are a relatively low yield, if compared with other wheat species, a brittle ear, and problems with grain threshability (filmy kernels are threshed out of the ear together with the chaff). Thus, developing hullless cultivars of emmer is at present an urgent task.

Constant lines of naked emmer wheat, which make up the described subspecies, served as the material for this research, including four lines developed at VIR by A. F. Merezko and seven by V. D. Kobylansky.

The wheat produced from interspecific crosses between different varieties of the hullless *T. durum* Desf. and various local forms of the hulled *T. dicoccon* (Schrank) Schuebl. has deserved the rank of subspecies (*T. dicoccon* (Schrank) Schuebl. subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal.).

The obtained hullless wheat demonstrates morphological features characteristic of *T. dicoccon*: its ear is flat, there are two grains in the spikelet, etc., while its kernels are easily separated from chaff.

Key words: emmer wheat, intraspecific systematics, hybridization.

Triticum dicoccon (Schrank) Schuebl. (двузернянка, или полба обыкновенная; эммер) – однолетние травянистые растения семейства Poaceae, хорошо отличающиеся по морфологическим признакам от других видов пшеницы (Dorofeev et al., 1987). Соцветия плотные, узкие (сжатые); обычно двухцветковые колосья с ломкой осью, снабженные остями, редко безостые. Колос при созревании легко распадается на отдельные колоски. Киль колосковой чешуи довольно хорошо выражен, в верхней части переходит в зубец. В колоске расположены две зерновки, что и определяет название (двузернянка). Зерновки заключены в цветковые чешуи, которые плотно прилегают к оси колоса жесткими деревянистыми колосковыми чешуями, что способствует сохранности зерновки от повреждений вредителями, облегчает заглубление колоска в почву и самовысев (Peng et al., 2011; Kurkiev, 2018). Характерная особенность *T. dicoccon* – высокое содержание белка в зерновке, высокие вкусовые и питательные качества крупы (Artyushchenko, 1973; Dorofeev, Korovina, 1979; Dorofeev et al., 1987; Gasanova, 2004; Kryukova, 2005).

Современные исследования рассматривают двузернянку как культурного потомка дикой полбы и относят

время ее возникновения к далекому прошлому, более 9000 лет назад (Perkins, 1997; Peng et al., 2011). Культурная полба впервые появилась в Леванте (современные Сирия и Ливан) в начале до-гончарного неолита В, датированного 9500–7500 гг. до н. э. К началу VII тысячелетия до н. э. она распространилась по всему Леванту и прилегающим районам Израиля, Северной Сирии, Восточной Анатолии, Северного Ирака и Юго-Западного Ирана (Dedkova et al., 2007).

В обобщающей работе по пшенице Н. И. Вавилов (Vavilov, 1964) приводит для вида название *T. dicoccon* (Schübl.) Schrank и указывает в его составе шесть подвидов, подчеркивая, что между ними существуют значительные не только эколого-географические, но и морфологические и анатомические различия: *T. dicoccon* subsp. *georgicum* Dek. et Men.; *T. dicoccon* subsp. *asiaticum* Stoletova ex Vavilov; *T. dicoccon* subsp. *maroccanum* Flaksb.; *T. dicoccon* subsp. *abyssinicum* (Stoletova) Vav.; *T. dicoccon* subsp. *europaeum* (Perc.) Vav.; *T. dicoccon* subsp. *volgensis* Newsky.

Мы, вслед за Н. Н. Цвелевым (Tzvelev, 1973; 1976), K. Hammer et al. (2011), K. Hammer и T. Gladis (2014), при-

нимая в качестве приоритетного названия *T. dicoccon*, рассматриваем его как самостоятельный политипный вид и понимаем его состоящим из четырех подвидов, различающихся по комплексу морфологических признаков:

T. dicoccon subsp. *dicoccon*. – *T. spelta* var. *dicoccon* Schrank, 1789, Baier. Fl. 1 : 389. – *T. dicoccon* (Schrank) Schübl. 1818, Char. et Descr. Cereal. Hort, Tr. прикл. бот. ген. сел. прил. 51 24, s. str.;

T. dicoccon subsp. *subspontaneum* Tzvel. 1973, Нов. сист. выш. раст. 10 : 41;

T. dicoccon subsp. *asiaticum* (Stoletova) Vav. 1931, 1 : 224, s. str.; Цвел. 1973, 1 : 41. – *T. dicoccon* var. *farrum* f. *armeniaca* Stolet. 1924, Tr. прикл. бот. ген. сел. 14, 1 : 90, 110, tab. 4. – *T. dicoccon* var. *caucasicum* (Stolet.) Flaksb. 1928, Tr. прикл. бот. ген. сел. 19, 1 : 503. – *T. armeniacum* (Stolet.) Nevski, 1934, 1 : 683. – *T. dicoccon* subsp. *euromum* Flaksb. 1935, 1 : 296, s. str.

T. dicoccon subsp. *volgense* (Flaksb.) Tzvel. 1973, 1 : 41. – *T. dicoccon* var. *farrum* f. *volgense* Flaksb. 1923, Опред. наст. Хлебов : 24. – *T. volgense* (Flaksb.) Nevski, 1934, 1 : 683. – *T. turgidum* subsp. *volgense* (Flaksb.) A. et D. Love, 1961, 1 : 49.

Представители всех четырех подвидов характеризуются пленчатым зерном.

В последние годы *T. dicoccon* сыграл важную роль как исходная форма для межвидовых скрещиваний с целью улучшения современных высокопродуктивных сортов пшеницы (D'Antuono, Bravi, 1996; и другие). В настоящее время вид активно используется для селекции новых отечественных сортов (Merezhko, 2001; Gasanova, 2004; Goncharov, 2000; Dorofeev et al., 1987; Temirbekova et al., 2014; и другие). В результате многолетней селекционной работы были созданы сорта голозерной полбы, в частности, сорт 'Греммэ' (колос белый, остистый, призматический, колосковые чешуи неопушенные), включенный в Госреестр в 2012 году (авторы сорта – Э. Ф. Ионов, А. Ф. Мережко, С. К. Темир-

бекова, Н. Э. Ионова) (Temirbekova et al., 2014). Зерновка у этой полбы легко отделяется от цветковой чешуи, при этом целостность зерновки и ее оболочек не нарушается. Получена голозерная полба с использованием межвидовых скрещиваний растений разных сортов твердой пшеницы *T. durum* Desf. с растениями разных местных сортов пленчатой полбы *T. dicoccon*, относящихся к типовому подвиду; обмолачиваемость растений как следствие голозерности составляет 95–100% (Koblyansky et al., 2013). В процессе селекции применены многочисленные парные и рекуррентные межвидовые и межлинейные скрещивания при систематическом отборе многочисленных линий. В качестве источника голозерности использованы современные сорта *T. durum*, характеризующиеся высокой продуктивностью и короткостебельностью растений: 'Altar' и 'Tromb' (Мексика), а также авторский донор признака ХaRD 46/17 с генами короткостебельности и устойчивости к листовой и стеблевой ржавчине и к мучнистой росе. В результате почти двадцатилетней селекционной работы из гибридных потомств получено более 20 константных линий голозерной полбы, составляющих описываемый подвид, в том числе четыре линии, полученные А. Ф. Мережко путем насыщающих скрещиваний сортов твердой пшеницы с полбой, и семь голозерных линий, полученных В. Д. Кобылянским путем двойного беккрасса стародавних местных сортов полбы *T. dicoccon* с пленчатой зерновкой с номерами каталога ВИР: к-6534, к-6538 (Германия), к-9934 (Украина), к-20638 (Испания) и других, с донором признака короткостебельности твердой пшеницы ХaRD 46/17 с последующим скрещиванием с местным стародавним сортом из Испании (к-20638).

Выращивается в Сибири, Предуралье, Поволжье, на юге России, российском Кавказе, на небольших территориях на Северо-Западе нечерноземной зоны России (Исковская, Ленинградская области), в центральной части Европейской России (рисунок).



Рисунок. Регионы возделывания голозерной полбы на территории Российской Федерации (автор карты Г. В. Таловина)

Figure. Regions of Russia where hulless emmer wheat is cultivated (mapped by G. V. Talovina)

Созданная голозерная пшеница обладает морфологическими признаками, характерными для *T. dicoccon*: колос плоский, двурядная сторона колоса широкая, две зерновки в колоске и др., при этом зерновка ее легко отделяется от колосковой и цветковой оболочек. Важно отметить, что признак голозерности константный, он проявляется каждый год независимо от условий выращивания. Все указанные признаки позволяют рассматривать данную пшеницу в ранге подвида в составе пшеницы двузернянки:

Triticum dicoccon (Schrank) Schübl. **subsp. nudicoccon Kobyl. et Smekal. subsp. nov.** (*T. dicoccon* Schrank) Schübl subsp. *azerbadzhanicum* Dorof. et Laptev 1967 – Vestn., s-h nauki 5 : 30, – nom. inval).

The spike is flat, the two-rowed side of the spike is wide; there are two grains in the spikelet, the grains are naked: the grain is easily separated from the spikelet.

Тип: Russian Federation, St. Petersburg, Pushkin, VIR's experimental field. Collected: V. D. Kobylansky, T. N. Smekalova, 18.07.2016 (WIR).

Affinity: a subspecies of hybrid origin; the grain is easily separated from the spikelet.

Distribution: Middle and Lower Volga Regions, the Russian Caucasus, foothills in the Urals.

Колос плоский, двурядная сторона колоса широкая; в колосе две зерновки, зерновки голые: зерновка легко отделяется от колосковой оболочке.

Тип: Российская Федерация, Санкт-Петербург, г. Пушкин, опытное поле научно производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР». Собр.: В. Д. Кобылянский, Т. Н. Смекалова; 18.07.2018. (WIR).

Родство: подвида гибридного происхождения; зерновка легко отделяется от колосковой оболочке.

Распространение: выращивается в Среднем и Нижнем Поволжье, на российском Кавказе, в Предуралье.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

References/Литература

Artyushchenko A.V. Emmer as cereal and fodder crop (Polba kak krupyanaya i furazhnaya kultura). *Trudy Kustanaiskoy selskokhozyaystvennoy opytnoy stantsii = Proceedings of Kustanai Agricultural Experiment Station*. 1973;1:22-29. [in Russian] (Артющенко А.В. Полба как крупяная и фуражная культура. *Труды Кустанайской сельскохозяйственной опытной станции*. 1973;1:22-29).

D'Antuono L.F., Bravi R. The hulled wheats industry: present developments and impact on genetic resources conservation. In: S. Padulosi, K. Hammer, J. Heller (eds). *Hulled Wheat. Proceedings of the First International Workshop on Hulled Wheats, 21–22 July 1995, Castelvechio Pascoli, Tuscany, Italy*. Rome, Italy: IPGRI; 1996. p.221-233.

Dedkova O.S., Badaeva E.D., Mitrofanova O.P., Bilinskaya E.R., Pukhalsky V.A. Investigation of intraspecific diversity of tetraploid wheat *Triticum dicoccon* (Schrank.) Schuebl. using the method of differential chromosome staining. (Issledovaniye vnutrividovogo raznoobraziya tetraploidnoy pshenitsy *Triticum dicoccon* (Schrank.) Schuebl.

s pomoshchyu metoda differentsialnogo okrashivaniya khromosom). *Genetika*. 2007;43(11);1517-1533. [in Russian] (Дедкова О.С., Бадаева Е.Д., Митрофанова О.П., Билинская Е.Р., Пухальский В.А. Исследование внутривидового разнообразия тетраплоидной пшеницы *Triticum dicoccon* (Schrank.) Schuebl. с помощью метода дифференциального окрашивания хромосом. *Генетика*. 2007;43(11):1517-1533).

Dorofeev V.F., Korovina O.N. (eds). *Cultivated flora of the USSR. Vol. 1. Wheat (Kulturnaya flora SSSR. T.1. Pshenitsa)*. Leningrad: Kolos; 1979. [in Russian] (Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеница / под ред. В.Ф. Дорофеева, О.Н. Коровиной. Ленинград: Колос; 1979).

Dorofeev V.F., Udachin R.A., Semenova L.V., Novikova M.V., Gradchaninova O.D., Shitova I.P., Merezhko A.F., Filatenko A.A. *Wheats of the world (Pshenitsy mira)*. 2nd ed. Leningrad: Agropromizdat; 1987. [in Russian] (Дорофеев В.Ф., Удачин Р.А., Семенова Л.В., Новикова М.В., Градчанинова О.Д., Шитова И.П., Мережко А.Ф., Филатенко А.А., Пшеницы мира. 2-е изд. Ленинград: Агропромиздат; 1987).

Gasanova I.Y. New turgidoid varieties of emmer wheat (Novye turgidoidnye raznovidnosti pshenitsy polby). *Gertsenovskiy chteniya = Herzen Readings*. 2004;4:14-15. [in Russian]. (Гасанова И.Ю. Новые тургигоидные разновидности пшеницы полбы. *Герценовские чтения*. 2004;4:14-15).

Goncharov N.P. Systematics of the genus *Triticum*: the problem with classifications (Sistematika roda *Triticum*: problema klassifikatsiy). *Doklady RASKhN = Reports of the Russian Academy of Agricultural Sciences*. 2000;(2):3-5. [in Russian] (Гончаров Н.П. Систематика рода *Triticum*: проблема классификаций. *Доклады РАСХН*. 2000;(2):3-5).

Hammer K., Filatenko A.A., Pistrick K. Taxonomic remarks on *Triticum* L. and *xTriticosecale* Wittm. *Genet Resour Crop Evol*. 2011;58(1):3-10. DOI: 10.1007/s10722-010-9590-4

Hammer K., Gladis T. Notes of intraspecific nomenclature and classification of cultivated plants in Compositae, Cruciferae, Cucurbitaceae, Gramineae (with remark on *Triticum dicoccon* Schrank) and Leguminosae. *Genet Resour Crop Evol*. 2014;61(8):1455-1467. DOI: 10.1007/s10722-014-0148-8

Kobylansky V.D., Surin N.A., Popova N.M. Agrobiological evaluation of hullless emmer accessions in under Krasnoyarsk forest steppe conditions (Agrobiologicheskaya otsenka obraztsov golozernoy polby v usloviyakh Krasnoyarskoy lesostepi). *Selskokhozyaystvennyye nauki = Agricultural Sciences*. 2013;10:601-605. [in Russian] (Кобылянский В.Д., Сурин Н.А., Попова Н.М. Агробиологическая оценка образцов голозерной полбы в условиях Красноярской лесостепи. *Сельскохозяйственные науки*. 2013;10:601-605).

Kryukova A.G. The study of precocity and individual elements of productivity in *Triticum dicoccon* Schuebl. under the conditions of the Biostation of the A.I. Herzen Russian State Pedagogical University (Izucheniye skorospelosti i otdelnykh elementov produktivnosti *Triticum dicoccon* Schuebl. v usloviyakh Biostantsii RGPU im. A.I. Gertsena). *Gertsenovskiy chteniya = Herzen Readings* 2002;2:15-17. [in Russian] (Крюкова А.Г. Изучение скороспелости и отдельных элементов продуктивности *Triticum dicoccon* Schuebl, в условиях Биостанции РГПУ им. А.И. Герцена. *Герценовские чтения*. 2002;2:15-17).

Kurkiev U.K. The origin of the light threshing of the spike character in genus *Triticum*. In: *Botany in the Modern World. Proceedings of the XIV Congress of the Russian Botanical Society and the Conference 'Botany in the Modern World'*

- Vol. II. *Geobotany (Botanika v sovremennom mire. Trudy XIV Syezda Russkogo botanicheskogo obshchestva i konferentsii "Botanika v sovremennom mire". T. II. Geobotanika)*. Makhachkala: ALEF; 2018. p.378-380. [in Russian] (Куркиев У.К. К происхождению легкого обмолота в роде *Triticum*. В кн.: *Ботаника в современном мире. Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире». Т. II: Геоботаника*. Махачкала: АЛЕФ; 2018. С.378-380).
- Merezhko A.F. On the prospects of naked emmer wheat breeding (O perspektivakh seleksii golozernoy polby). In: *Green revolution of P.P. Lukyanenko. Proceedings of the Scientific and Practical Conference, Krasnodar, May 28–30, 2001 (Zelenaya revolyutsiya P.P. Lukyanenko. Materialy nauchno-prakticheskoy konferentsii, Krasnodar, 28–30 maya 2001 g.)*. Krasnodar; 2001. p.546-554. [in Russian] (Мережко А.Ф. О перспективах селекции голозерной полбы. В кн.: *Зеленая революция П.П. Лукьяненко. Материалы научно-практической конференции, Краснодар, 28–30 мая 2001 г.* Краснодар; 2001. С.546-554).
- Peng J., Sun D., Nevo E. Wild emmer wheat, *Triticum dicocoides*, occupies a pivotal position in wheat domestication process. *Aust. J. Crop Sci.* 2011;5(9):1127-1143.
- Perkins J.H. Wheat, People, and Plant Breeding. In: *J.H. Perkins. Geopolitics and the Green Revolution: Wheat, Genes, and the Cold War*. New York, NY: Oxford University Press; 1997. p.26-27.
- Temirbekova S., Ionov E., Ionova N., Afanasyeva Y. Winter and spring emmer (*Spelta ozimaya i yarovaya*). *Agrarnoye obozreniye = Agricultural Review*. 2014;6(46) [in Russian] (Темирбекова С., Ионов Э., Ионова Н., Афанасьева Ю., Спельта озимая и яровая. *Аграрное обозрение*. 2014;6(46). URL: http://agroobzor.ru/ao_archiv/ao-6-2014.pdf [дата обращения 11.09.2018]).
- Tzvelev N.N. *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. *Novitates Systematicae Plantarum Vascularium*. 1973;10:41-42. [in Russian] (Цвелев Н.Н. *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. *Новости систематики высших растений*. 1973;10:41-42).
- Tzvelev N.N. *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. Emmer wheat (Polba). In: *Cereals of the USSR (Zlaki SSSR)*. Moscow: Nauka; 1976. p.165-166. [in Russian] (Цвелев Н.Н. *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. Полба. В кн.: *Злаки СССР*. Москва: Наука, 1976. С.165-166).
- Vavilov N.I. Wheat. In: *World resources of varieties of cereals, legumes, flax and their use in breeding*. Moscow; Leningrad: Nauka; 1964. [in Russian] (Вавилов Н.И. Пшеница. В кн.: *Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции*. Москва; Ленинград: Наука; 1964).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Смекалова Т.Н., Кобылянский В.Д. Новый подвид пшеницы *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):148-151. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-148-151

Smekalova T.N., Kobylansky V.D. A new subspecies of wheat: *Triticum dicoccon* (Schrank) Schuebl. subsp. *nudicoccon* Kobyl. et Smekal. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):148-151. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-148-151

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-148-151>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

СКРИНИНГ РЕЗИСТЕНТНЫХ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ ОБРАЗЦОВ ЯЧМЕНЯ ИЗ ЭФИОПИИ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К АБИОТИЧЕСКИМ СТРЕССОРАМ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-152-158

УДК 633.16: 58.051

Поступление/Received: 12.10.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Р. А. АБДУЛЛАЕВ¹, О. В. ЯКОВЛЕВА¹, И. А. КОСАРЕВА¹,
Е. Е. РАДЧЕНКО¹, Б. А. БАТАШЕВА²

¹ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
✉ abdullaev.1988@list.ru

² Дагестанская опытная станция – филиал ВИР,
Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
368612 Россия, Республика Дагестан, Дербентский район,
с. Вавилово

SCREENING OF POWDERY MILDEW RESISTANT BARLEY ACCESSIONS FROM ETHIOPIA FOR TOLERANCE TO ABIOTIC STRESSORS

R. A. ABDULLAEV¹, O. V. YAKOVLEVA¹, I. A. KOSAREVA¹,
E. E. RADCHENKO¹, B. A. BATASHEVA²

¹ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
✉ abdullaev.1988@list.ru

² Dagestan Experiment Station of VIR,
N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
Vavilovo Village, Derbentsky District,
Republic of Dagestan 368612, Russia

Актуальность. Анализ адаптивного потенциала культивируемого ячменя с целью использования выделенных и созданных в процессе работы новых генотипов является приоритетным научным направлением. Многими ценными биологическими и агрономическими качествами характеризуются ячмени Эфиопии, адаптированные к разнообразным почвенно-климатическим условиям. Особую ценность имеют генотипы, сочетающие устойчивость к вредным организмам и стрессорным факторам среды. **Материалы и методы.** Исследовали устойчивость к неблагоприятным эдафическим факторам (хлоридное засоление, высокое содержание в почве токсичных ионов алюминия) коллекции образцов ячменя из Эфиопии, характеризующихся резистентностью к мучнистой росе. Устойчивость к абиотическим стрессорам оценивали в лабораторных экспериментах. При изучении солеустойчивости использовали рулонный метод оценки, основанный на учете торможения роста корней в условиях солевого (NaCl) стресса в сравнении с контрольными условиями, без засоления. Диагностику алюмочувствительности образцов ячменя проводили на ранних этапах развития растений с использованием корневого теста. **Результаты и выводы.** Выявлен полиморфизм ячменей Эфиопии по устойчивости к неблагоприятным эдафическим факторам. Выделен 21 новый источник устойчивости ячменя к действию токсичных ионов алюминия, из них образцы к-8552 и к-22933 отнесены к группе высокоустойчивых. Образцы к-17554, к-19975, к-20029, к-20048, к-22752, к-23450, к-25009 устойчивы к засолению почвы. Комплексной устойчивостью к мучнистой росе, токсичным ионам алюминия и хлоридному засолению почвы характеризуются образцы ячменя к-17554, к-22752 и к-25009.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare*, *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, хлоридное засоление, токсичные ионы алюминия.

Background. Analyzing the adaptive potential of cultivated barley with the aim of using new genotypes selected and developed in the process of work is a priority trend in scientific research. The Ethiopian barleys adapted to a variety of soil and climate conditions are characterized by many valuable biological and agronomic traits. Of particular value are genotypes that combine resistance to harmful organisms and environmental stressors. **Materials and methods.** The collection accessions of Ethiopian barley possessing powdery mildew resistance were studied for tolerance to adverse edaphic factors (chloride salinity and high content of toxic aluminum ions in the soil). Resistance to abiotic stressors was assessed in laboratory experiments. In the study of salt tolerance, a 'roll-based' assessment technique was used, which takes into account the inhibition of root growth under salt (NaCl) stress conditions, compared with the reference conditions without salinization. Aluminum sensitivity of barley accessions was diagnosed in the early stages of plant development using the root test. **Results and conclusions.** A polymorphism of Ethiopian barleys for resistance to adverse edaphic factors was revealed. Twenty-one new sources of barley resistance to toxic aluminum ions were identified, of which accessions k-8552 and k-22933 were classified as highly resistant. Accessions k-17554, k-19975, k-20029, k-20048, k-22752, k-23450 and k-25009 proved resistant to soil salinization. Barley accessions k-17554, k-22752 and k-25009 were characterized by complex resistance to powdery mildew, toxic aluminum ions, and chloride soil salinity.

Key words: *Hordeum vulgare*, *Blumeria graminis* f. sp. *hordei*, chloride salinity, toxic aluminum ions.

Введение

Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) занимает одно из ведущих мест в сельскохозяйственном производстве России. Урожай ячменя существенно лимитируют неблагоприятные почвенно-климатические условия. Общая площадь засоленных земель в РФ составляет около 40 млн га (21% общей площади орошаемых земель) (Pankova et al., 2006). Они широко распространены на юго-востоке европейской части России, особенно в Среднем и Южном Поволжье, в Северо-Восточном Предкавказье, на юге Западной и Восточной Сибири, в Якутии. Избыточное скопление солей в корнеобитаемом слое угнетает или губит сельскохозяйственные растения, снижает урожай и его качество, что определяет необходимость поиска форм ячменя, способных давать удовлетворительный урожай в условиях солевого стресса.

Причиной угнетения растений является накопление солей и вызываемое этим повышение осмотического давления в клетке, изменение водного режима, снижение общего содержания свободных радикалов. По мнению ряда авторов, в основе повреждения и гибели растений от высоких концентраций солей в корнеобитаемой зоне лежит не столько затруднение поступления воды, сколько вызываемые поступившими в них ионами необратимые нарушения в обмене веществ (Stroganov et al., 1970; Lapina et al., 1980).

По степени засоления различают незасоленные, слабозасоленные, средне засоленные почвы и солончаки. Засоление связано с наличием в корнеобитаемом слое почвы большого количества солей, преимущественно натриевых. Засоленные почвы встречаются в сухих южных и юго-восточных районах, на берегах морей, солевых озер, источников.

Среди известных трех типов засоления (сульфатное, карбонатное, хлоридное) наиболее токсичным для растений является хлоридное, вызывающее сильное угнетение ростовых процессов, а иногда и гибель растений. Устойчивость растений к высокому содержанию солей в почве изменяется в течение всего вегетационного периода. На ранних стадиях развития они более чувствительны к высокой концентрации солей. Выявлена корреляция между уровнем устойчивости и общей интенсивностью ростовых процессов (Udovenko, 1975).

Устойчивость растений к засолению рассматривается, прежде всего, как количественный признак, подверженный существенному влиянию условий среды (Winicov, 1998). В то же время показано, что различия между сортами ячменя по солеустойчивости могут контролироваться двумя-тремя ядерными генами (Koval, Rigin, 1993).

В настоящее время одним из основных подходов для определения геномных областей, контролирующих различные ценные признаки, является картирование локусов количественных признаков (QTL) (Gyenis et al., 2007). С использованием дигиплоидных популяций Steptoe/Morex и Harrington/TR306 идентифицировали QTL, обуславливающие устойчивость к стрессору при прорастании, в хромосомах 4(4H), 6(6H), 7(5H) (линии Steptoe/Morex), а также 5(1H) и 7(5H) (линии Harrington/TR306). В фазе всходов устойчивость контролируют QTL в хромосомах 2(2H), 5(1H), 6(6H), 7(5H) (Steptoe/Morex) и 7(5H) – у линий Harrington/TR 306. Устойчивость при прорастании семян и в фазе всходов контролируют разные локусы (Mano, Takeda, 1997). С использованием 192 сортов различного происхождения при помощи SNP-маркеров

идентифицировали QTL, связанные с солеустойчивостью. Помимо множества QTL, выявили 2 локуса с выраженным фенотипическим эффектом в хромосомах 4H и 6H (Long et al., 2013).

Сведения о генетическом контроле признака у взрослых растений скудны. R. P. Ellis et al. (2002), используя гидропонную культуру, при искусственном засолении детектировали 12 QTL, детерминирующих устойчивость в фазе всходов, а также 4 QTL, контролирующих урожайность и содержание азота в зерне.

В России находятся самые большие в мире площади почв с избыточной кислотностью. По результатам агрохимических обследований пахотных земель, площадь кислых почв (pH меньше 5,5) в настоящее время составляет около 65 млн га. В ряде субъектов РФ удельная площадь кислых почв превышает 50–70%. Потери сельскохозяйственной продукции в пересчете на зерно в год составляют 15–20 млн т. При сохранении объемов известкования на нынешнем уровне неизбежно дальнейшее ухудшение плодородия почв, снижение эффективности применения минеральных удобрений и снижение производства сельскохозяйственной продукции (Yakovleva, 2018).

Токсичность ионов алюминия – главный фактор, ограничивающий рост растений на кислых почвах. Высокие концентрации алюминия непосредственно или косвенно влияют на жизнедеятельность растений. Вредное действие алюминия на растения зависит от концентрации активных форм, находящихся в почвенном растворе. Наиболее высокая токсичность алюминия проявляется при pH ниже 4. Концентрации алюминия, превышающие 1 мг/л воды, оказывают вредное воздействие на рост и развитие сельскохозяйственных культур. При концентрации подвижного алюминия от 2 до 5 мг/100 г почвы наблюдается угнетение роста, происходит деформация органов растений. Снижение урожайности и частичная гибель растений отмечается при концентрации 10 мг/100 г почвы (Yakovleva, 2018).

Установлено, что растения способны ослаблять или устранять вредные эффекты от действия алюминия. У многих видов растений устойчивость к токсичным концентрациям ионов металлов является одновременно действием нескольких механизмов, которые характерны для каждого из видов. Показано, что рост корня – лучший индикатор устойчивости в сравнении с ростом наземной части (McLean, Gilbert, 1927; Klimashevskiy, 1995). Растворимость многочисленных металлов и алюминия зависит от уровня pH почвы. Растения, способные поддерживать высокий уровень pH в ризосфере, различаются по устойчивости к высоким концентрациям токсичных ионов. Сообщается о положительной корреляции между алюмоустойчивостью ячменя и увеличением pH в зоне корней (Wagatsuma, Yamasaku, 1985).

В последнее время появляются исследования, свидетельствующие о том, что алюминий может индуцировать активность транспортных белков, а также изменять мембранный потенциал и протонный ток, способствующие переносу питательных веществ в растениях (Bose et al., 2011; Bose et al., 2013).

При содержании в питательной среде в больших количествах алюминий быстро поглощается корнями и локализуется в оболочках клеток. В результате этого тормозится рост корневой системы, корни утолщаются, приобретают темную окраску, снижаются их длина и масса, уменьшаются ветвление и количество корневых волосков (Kopittke et al., 2015). Рост корней затруднен в результате снижения митотической активности клеток.

Высокие концентрации алюминия неблагоприятно влияют и на надземную часть растения: вызывают снижение длины стебля и замедление его роста, сокращение длины междоузлий, развитие боковых побегов, уменьшение размеров листа, хлорозные пятна, некрозы (Yakovleva, Kapeshinskiy, 2011).

Большинство авторов относят ячмень к культурам, наиболее чувствительным к избыточной почвенной кислотности (Meshcheryakov, 1937; Foy, 1965; Clarkson, 1966). Отмечено, что устойчивые сорта происходят из регионов с кислыми почвами.

Генетика устойчивости к токсичным ионам алюминия изучена для ограниченного числа видов – в основном представляющих агрономический интерес. Исследования указывают, что алюмотолерантность ячменя может обуславливаться различным числом генов, от одного до нескольких доминантных генов, либо единичными доминантными генами, имеющими множественные аллели (Ried, 1979; Tang et al., 2000; Echart et al., 2002; Rigin, Yakovleva, 2006). Результаты некоторых исследований демонстрируют простой тип наследования признака, однако экспрессия устойчивости зависит от концентрации алюминия и дозы аллеля (Minella, Sorrells, 1997).

Площади территорий, подвергнутых эрозии почв, увеличиваются с каждым днем; актуальной задачей современной селекции является создание и внедрение в производство новых урожайных сортов ячменя с высокой адаптивностью к неблагоприятным факторам окружающей среды. Цель настоящего исследования – оценить устойчивость к хлоридному засолению и токсичным ионам алюминия образцов ячменя из Эфиопии, которые характеризовались резистентностью к мучнистой росе в наших экспериментах (Alpatyeva et al., 2016; Abdullaev et al., 2019).

Материалы и методы

Исследовали чувствительность к хлоридному засолению почвы и токсичным ионам алюминия 51 образца ячменя из Эфиопии, выделившихся по устойчивости к северо-западной популяции возбудителя мучнистой росы *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Marchal (Alpatyeva et al., 2016; Abdullaev et al., 2019).

При изучении солеустойчивости 39 образцов ячменя использовали рулонный метод оценки (Udovenko, Volkova, 1993), основанный на учете торможения роста корней в условиях солевого (NaCl) стресса в сравнении с контрольными условиями, без засоления. Семена изучаемых образцов замачивали в воде, и на третьи сутки одинаково развитые проростки раскладывали на листы фильтровальной бумаги, смоченные дистиллированной водой или раствором NaCl. Бумагу с проростками сворачивали в рулоны и помещали в сосуды с водой или раствором соли. Использовали два фона засоления – 0,7 и 0,9 мПа осмотического давления (соответственно 0,98% и 1,26% NaCl). На каждый образец заготавливали по шесть рулонов: два рулона помещали в дистиллированную воду (контроль), два – в раствор соли 0,7 мПа и два рулона – в раствор 0,9 мПа. Сосуды с рулонами помещали в термостат с температурой 22°C. На пятые сутки рулоны разворачивали и измеряли длину самого длинного корешка у каждого растения. Рассчитывали степень снижения среднего значения длины корешков в растворе соли по отношению к контролю.

Проанализированные образцы разделили на три группы: устойчивые, среднеустойчивые и чувствитель-

ные (Davydova et al., 1991). В первую группу вошли образцы, у которых длина корешков в растворе соли 0,9 мПа осмотического давления составляла > 60% по отношению к контролю, а в растворе 0,7 мПа – > 70%. Ко второй группе отнесли образцы с длиной корешков 40–60% в растворе соли 0,9 мПа, а при засолении 0,7 мПа осмотического давления – 50–70%. В остальных случаях образец относили к третьей группе. В качестве стандартов использовали сорта 'Краснодарский 35' (к-19928) и 'Одесский 70' (к-22024), отличающиеся высоким уровнем устойчивости к засолению (Semushina, 1980).

Диагностику алюмоустойчивости 43 образцов культурного ячменя проводили на ранних этапах развития растений с использованием корневого теста (Yakovleva et al., 2009; Yakovleva, Kovaleva, 2015). Длину зародышевых корней семидневных проростков, выращенных в растворе с содержанием 185 мкМ ионов алюминия (pH = 4,0), соотносили с длиной зародышевых корней растений (определяли индекс длины корня – ИДК), выращенных в растворе без добавления солей алюминия (pH = 6,5). При этом в каждую растительную экспериментальную материал закладывали сорт-тестер 'Полярный 14' (к-15619) с известным уровнем устойчивости (Gruzdeva et al., 1999). Использовали также дополнительный тестовый признак – индекс длины ростка. Длину ростка и зародышевого корня измеряли одновременно. По степени устойчивости ячмени распределили на 5 групп (Yakovleva, Kovaleva, 2015):

- 1 группа – высокоустойчивые (ИДК > 0,81);
- 2 группа – устойчивые (ИДК 0,61–0,80);
- 3 группа – среднеустойчивые (ИДК 0,41–0,60);
- 4 группа – средне чувствительные (ИДК 0,31–0,40);
- 5 группа – неустойчивые (ИДК < 0,30).

Результаты и обсуждение

Устойчивыми к хлоридному засолению при 0,9 мПа осмотического давления оказались 15 образцов ячменя (таблица), 22 формы (56,4%) проявили себя как среднеустойчивые. В растворе соли с давлением 0,7 мПа в группу устойчивых вошли 8 изученных форм (см. таблицу), 28 образцов (71,8%) оказались среднеустойчивыми.

Ранее была показана средняя существенная связь ($r = 0,49$) между показателями солеустойчивости дагестанских ячменей при различных концентрациях NaCl (0,7 и 0,9 мПа) (Abdullaev et al., 2015). Коррелятивная связь показателей солеустойчивости ячменей из Эфиопии на двух фонах засоления оказалась сильной ($r = 0,722$). Образцы к-17554, к-19975, к-20029, к-20048, к-22752, к-23450, к-25009 устойчивы при 0,7 и 0,9 мПа осмотического давления. Ранее В. С. Коваль (Koval, Rigin, 1993) выявил слабую корреляцию солеустойчивости коллекционных форм ячменя при использовании растворов хлорида натрия с осмотическим давлением 0,7 и 0,9 мПа, то есть устойчивость к различным уровням засоления могут контролировать разные генетические системы.

В результате оценки устойчивости к токсичным ионам алюминия образцы распределились следующим образом. По индексу длины корня образцы к-8552 (ИДК 0,82) и к-22933 (ИДК 0,88) отнесены к группе высокоустойчивых, образец к-20097 (ИДК 0,38) оказался средне чувствительным, неустойчив образец к-20135 (ИДК 0,29). Большая часть изученных форм ячменя отнесена к среднеустойчивым и устойчивым: 46,5% и 44,2% соответственно (см. таблицу).

Таблица. Чувствительность ячменей из Эфиопии к абиотическим стрессорам

Table. Sensitivity of Ethiopian barleys to abiotic stressors

№ по каталогу ВИР	Образец	Разновидность	NaCl, длина корешка по отношению к контролю, %		Al ³⁺ , индекс длины	
			0,7 мПа	0,9 мПа	ростка	корня
3454	Местный	<i>pallidum</i>	64	72	-	-
5448	Абун 8	<i>duplinigrum</i>	69	54	0,99	0,55
8547	Местный	<i>nigripallidum, nigricans</i>	53	64	0,87	0,48
8552	«	<i>steudelii, nutans</i>	69	84	0,98	0,82
17554	Ер-80 Abissinien	<i>dupliatrum</i>	71	71	0,98	0,76
19975	Линия АНОР 1635/66	<i>deficiens, pallidum</i>	91	104	0,72	0,43
20029	Л. АНОР 2543/63	<i>nudideficiens</i>	85	82	0,95	0,54
20040	Л. АНОР 2551/63	<i>nigrinudum</i>	59	63	0,97	0,70
20041	Л. АНОР 4256/63	<i>nigrinudum</i>	67	63	0,90	0,69
20048	Л. АНОР 3537/63	<i>dupliatrum</i>	80	66	0,98	0,52
20064	Линия АНОР 2574/65	<i>nigripallidum, pallidum</i>	-	-	0,96	0,74
20067	Линия АНОР 3071/66	<i>nigripallidum</i>	53	38	-	-
20077	Линия АНОР 2556/63	<i>dupliatrum</i>	68	63	0,96	0,59
20081	Линия АНОР 4259/63	<i>nigrinudum, duplinigrum, nudimelanocrithum</i>	70	58	0,88	0,73
20083	Линия АНОР 3210/66	<i>duplinigrum, tibetanum</i>	53	55	-	-
20087	Линия АНОР 1501/65	<i>nigripallidum</i>	-	-	0,86	0,43
20091	Линия АНОР 1428/66	<i>steudelii</i>	61	46	0,91	0,41
20097	Линия АНОР 1506/66	<i>dupliatrum, duplinigrum</i>	67	58	0,92	0,38
20135	Линия АНОР 3287/66	<i>deficiens</i>	-	-	0,79	0,29
20523	Dzor-258	<i>pallidum</i>	58	33	0,84	0,44
20524	Dzor-265	<i>steudelii</i>	58	56	0,75	0,68
20864	Местный	<i>nutans</i>	50	42	0,73	0,73
21139	DZ02-180	<i>pallidum</i>	58	57	0,92	0,49
21267	DZ02-602	<i>deficiens</i>	51	45	0,97	0,66
21273	DZ02-613	<i>pallidum</i>	65	46	-	-
21301	II-29Г	<i>pallidum, nigrum, nigripallidum</i>	-	-	0,99	0,74
21890	DZ02-587	<i>deficiens</i>	62	47	-	-
22308	Н.2198 Ubamer Baco	<i>griseinudunerme</i>	54	51	0,92	0,62
22752	Местный	<i>nudimelanocrithum</i>	71	61	0,99	0,72
22933	Dz02-128	<i>pallidum, dubium</i>	-	-	0,89	0,88
22955	Dz02-321	<i>nigripallidum</i>	55	45	-	-
22986	Dz02-557	<i>deficiens</i>	59	49	0,86	0,70

Таблица. (Окончание)

Table. (End)

№ по каталогу ВИР	Образец	Разновидность	NaCl, длина корешка по отношению к контролю, %		Al ³⁺ , индекс длины	
			0,7 мПа	0,9 мПа	ростка	корня
23038	1-24г	<i>pallidum, nigripallidum</i>	45	46	-	-
23065	III-456	<i>pallidum</i>	48	46	0,92	0,46
23068	III-59a	<i>pallidum, deficiens</i>	-	-	0,92	0,73
23450	H.2866 Coll.Halle EP80	<i>griseinudunerme</i>	85	62	0,92	0,41
23869	WGA 72-7	<i>nutans</i>	-	-	0,82	0,51
24821	H3048 Coll.Halle	<i>virideinerme</i>	51	42	0,61	0,59
25008	Местный	<i>dupliatrum</i>	-	-	0,59	0,59
25009	Местный	<i>nigrinudum</i>	80	71	0,91	0,63
25019	DZO 2-99	<i>steudelii</i>	58	56	-	-
25534	Dz02-711	<i>nigripallidum</i>	64	46	0,67	0,65
26606	Местный	<i>nigripallidum</i>	-	-	0,82	0,50
26590	Местный	<i>duplinigrum</i>	-	-	0,69	0,56
26697	Местный	<i>pallidum</i>	-	-	0,82	0,59
27212	Wondo	<i>pallidum</i>	69	54	0,95	0,61
27670	АНОР 416/67	<i>pallidum</i>	67	44	0,89	0,67
28126	Addis Ababa 14 E536 3076	<i>contractum</i>	40	44	0,66	0,48
28220	Местный	<i>pallidum</i>	-	-	0,88	0,77
29720	Ethiopia AB.2193	<i>nudimelanocrithum</i>	69	62	0,87	0,56
30313	Ethiopia Ab9	<i>duplialbum</i>	67	70	0,93	0,68
22024	Одесский 70 (устойчивый к NaCl стандарт)		66,1	49,5	-	-
19928	Краснодарский 35 (устойчивый к NaCl стандарт)		68,2	53,9	-	-
15619	Полярный (устойчивый к Al ³⁺ стандарт)		-	-	0,98	0,91

По индексу длины ростка образцы представлены в основном высокоустойчивыми (79,07%) и устойчивыми (18,60%) формами, и лишь 2,32% составили среднеустойчивые образцы. Неустойчивые и среднечувствительные формы не выявлены.

Образцы ячменя к-17554, к-22752 и к-25009 – носители эффективного гена неспецифической устойчивости к мучнистой росе *mlo11* (Alpatyeva et al., 2016; Abdullaev et al., 2019) – характеризуются комплексной устойчивостью к мучнистой росе, токсичным ионам алюминия и хлоридному засолению почвы.

Заключение

Выявлен существенный полиморфизм ячменей из Эфиопии по устойчивости к неблагоприятным эдафическим факторам. Выделен 21 источник устойчивости

ячменя к действию токсичных ионов алюминия, причем образцы к-8552 и к-22933 отнесены к группе высокоустойчивых. Образцы к-17554, к-19975, к-20029, к-20048, к-22752, к-23450, к-25009 устойчивы к засолению почвы. Образцы ячменя к-17554, к-22752 и к-25009 обладают комплексной устойчивостью к мучнистой росе, токсичным ионам алюминия и хлоридному засолению почвы.

Исследование выполнено при поддержке РФФИ (грант № 18-016-00075) и бюджетного проекта № 0662-2019-0006 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

References/Литература

- Abdullaev R.A., Kosareva I.A., Radchenko E.E. Laboratory screening of barley samples from Dagestan for resistance to chloride salinization. *Achievements of Science and Technology of AIC*, 2015;29(7):24-26. [in Russian] (Абдуллаев Р.А., Косарева И.А., Радченко Е.Е. Лабораторный скрининг образцов ячменя из Дагестана по устойчивости к хлоридному засолению. *Достижения науки и техники АПК*. 2015;29(7):24-26).
- Abdullaev R.A., Lebedeva T.V., Alpatieva N.V., Yakovleva O.V., Kovaleva O.N., Radchenko E.E. et al. Genetic diversity of barley accessions from Ethiopia for powdery mildew resistance. *Russian Agricultural Sciences*. 2019;45(3):232-235. DOI: 10.3103/S1068367419030029
- Alpatyeva N.V., Abdullaev R.A., Anisimova I.N., Gubareva N.K., Radchenko E.E. Local barley accessions from Ethiopia resistant to powdery mildew. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2016;177(4):70-78. [in Russian] (Алпатъева Н.В., Абдуллаев Р.А., Анисимова И.Н., Губарева Н.К., Радченко Е.Е. Устойчивые к мучнистой росе образцы местного ячменя из Эфиопии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2016;177(4):70-78). DOI: 10.30901/2227-8834-2016-4-70-78
- Bose J., Babourina O., Rengel Z. Role of magnesium in alleviation of aluminum toxicity in plants. *Journal of Experimental Botany*. 2011;62(7):2251-2264. DOI: 10.1093/jxb/erq456
- Bose J., Babourina O., Shabala S., Rengel Z. Low-pH and aluminum resistance in *Arabidopsis* correlates with high cytosolic magnesium content and increased magnesium uptake by plant roots. *Plant and Cell Physiology*. 2013;54(7):1093-1104. DOI: 10.1093/pcp/pct064
- Clarkson D.T. Effect of aluminum on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings. *Plant Physiology*. 1966;41(1):165-172. DOI: 10.1104/pp.41.1.165
- Davydova G.V., Koval V.S., Lukyanova M.V. Catalogue of the VIR global collection. Issue 605. Barley. Characterization of breeding and local varieties for salt tolerance (Katalog mirovoy kollektzii VIR. Vypusk 605. Yachmen. Kharakteristika selektsionnykh i mestnykh sortov na soleustoychivost). St. Petersburg: VIR; 1991. [in Russian] (Давыдова Г.В., Коваль В.С., Лукьянова М.В. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 605. Ячмень. Характеристика селекционных и местных сортов на солеустойчивость. Санкт-Петербург: ВИР; 1991).
- Echart C.L., Barbosa-Neto J.F., Garvin D.F., Cavalli-Molina S. Aluminum tolerance in barley: methods for screening and genetic analysis. *Euphytica*. 2002;126(3):309-313. DOI: 10.1023/A:1019964410057
- Ellis R.P., Forster B.P., Gordon D.C., Handley L.L., Keith R.P., Lawrence P. et al. Phenotype/genotype associations for yield and salt tolerance in a barley mapping population segregating for two dwarfing genes. *Journal of Experimental Botany*. 2002;53(371):1163-1176. DOI: 10.1093/jxb/53.371.1163
- Foy C.D., Fleming A.L., Bums G.R., Arming W.H. Characterization of differential aluminum tolerance among varieties of wheat and barley. *Soil Science Society of America Journal*. 1967;31(4):513-521. DOI: 10.2136/sssaj1967.03615995003100040027x
- Gruzdeva E.V., Yakovleva O.V., Kosareva I.A., Kapeshinskiy A.M., Terentieva I.A., Kovaleva O.N. Catalogue of the VIR global collection. Issue 701. Barley. Laboratory assessment of barley accessions for acid resistance (Al^{3+} , Mn^{2+}) (Katalog mirovoy kollektzii VIR. Vypusk 701. Yachmen. Laboratornaya otsenka obraztsov yachmenya na kislotoustoychivost [Al^{3+} , Mn^{2+}]). St. Petersburg: VIR; 1999. [in Russian] (Груздева Е.В., Яковлева О.В., Косарева И.А., Капешинский А.М., Терентьева И.А., Ковалева О.Н. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 701. Ячмень. Лабораторная оценка образцов ячменя на кислотоустойчивость (Al^{3+} , Mn^{2+}). Санкт-Петербург: ВИР; 1999).
- Gyenis L., Yun J.S., Smith K.P., Steffenson B.J., Bossolini E., Sanguineti M.C. et al. Genetic architecture of quantitative trait loci associated with morphological and agronomic trait differences in a wild by cultivated barley cross. *Genome*. 2007;50(8):714-723. DOI: 10.1139/G07-054
- Klimashevskiy E.L. Physiological and genetic foundations of the agrochemical effectiveness of plants (Fiziologo-geneticheskiye osnovy agrokhimicheskoy effektivnosti rasteniy). In: *Physiological foundations of plant breeding (Fiziologicheskiye osnovy selektsii rasteniy)*. Vol. 2 (Pt 1). St. Petersburg: VIR; 1995. p.97-157. [in Russian] (Климашевский Э.Л. Физиолого-генетические основы агрохимической эффективности растений. В кн.: *Физиологические основы селекции растений*. Т. 2, ч. 1. Санкт-Петербург: ВИР; 1995. С.97-157).
- Kopittke P.M., Moore K.L., Lombi E., Gianoncelli A., Ferguson B.J., Blamey F.P.C. et al. Identification of the primary lesion of toxic aluminum in plant roots. *Plant Physiology*. 2015;167(4):1402-1411. DOI: 10.1104/pp.114.253229
- Koval V.S., Rigin B.V. Definition of the number of salt tolerance genes for barley (*Hordeum vulgare* L.). *Proceedings of the Academy of Sciences*. 1993;331(4):518-520. [in Russian] (Коваль В.С., Ригин Б.В. Определение числа генов, контролирующих признак солеустойчивости ячменя (*Hordeum vulgare* L.). *Доклады Академии наук*. 1993;331(4):518-520).
- Lapina L.P., Sokolova T.V., Stroganov B.P. Localization of chlorine in glycophytes and halophytes during salinization (Lokalizatsiya khloro u glikofitov i galofitov pri zasolenii). *Fiziologiya rasteniy = Plant Physiology*. 1980;27(2):278-286. [in Russian] (Лапина Л.П., Соколова Т.В., Строганов Б.П. Локализация хлора у гликофитов и галофитов при засолении. *Физиология растений*. 1980;27(2):278-286).
- Long N.V., Dolstra O., Malosetti M., Kilian B., Graner A., Visser R.G.F. et al. Association mapping of salt tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theor Appl Genet*. 2013;126(9):2335-2351. DOI: 10.1007/s00122-013-2139-0
- Mano Y., Takeda K. Mapping quantitative trait loci for salt tolerance at germination and at the seedling stage of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Euphytica*. 1997;94(3):263-272. DOI: 10.1023/A:1002968207362
- McLean F.T., Gilbert B.E. The relative aluminum tolerance of crop plants. *Soil Science*. 1927;24:163-175.
- Meshcheryakov A.I. The effect of acidity and aluminum on plant growth (Vliyaniye kislotnosti i alyuminiya na rost rasteniy). *Trudy VIUA = Proceedings of the VIUA (Agrochemistry Research Institute)*. 1937;16:166-182. [in Russian] (Мещеряков А.И. Влияние кислотности и алюминия на рост растений. *Труды ВИУА*. 1937;16:166-182).
- Minella E., Sorrells M.E. Inheritance and chromosome location of *Alp*, a gene controlling aluminum tolerance in Dayton barley. *Plant Breeding*. 1997;116(5):465-469. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1997.tb01032.x
- Pankova E.I., Vorobyva L.A., Gadjiev I.M., Gorokhova I.I., Elizarova T.N., Korolyuk T.V., Lopatovskaya O.G., Novikova A.F., Reshetov G.G., Skripnikova M.I., Slavnyi Yu.A.,

- Chernousenko G.I., Yamnova I.A. Saline soils of Russia (Zasolennye pochvy Rossii). Moscow: Akademkniga; 2006. [in Russian] (Панкова Е.И., Воробьева Л.А., Гаджиев И.М., Горохова И.И., Елизарова Т.Н., Королюк Т.В., Лопатовская О.Г., Новикова А.Ф., Решетов Г.Г., Скрипникова М.И., Славный Ю.А., Черноусенко Г.И., Ямнова И.А. Засоленные почвы России. Москва: Академкнига; 2006).
- Ried D.A. Genetic control of reaction to aluminum in winter barley. In: Nilan R.A. (ed.). *Barley genetics 2: Proceedings of 2 International Barley Genetics Symposium 1969 at Washington State University*. Washington: Washington State University Press; 1971. p.409-413.
- Rigin B.V., Yakovleva O.V. Genetic analysis of toxic aluminum ion tolerance in barley. *Russian Journal of Genetics*. 2006;42(3):301-305. DOI: 10.1134/S1022795406030100
- Semushina L.A. Determination of salt tolerance in barley (guidelines). (Opredeleniye soleustoychivosti yachmenya [metodicheskiye ukazaniya]). Leningrad: VIR; 1980. [in Russian] (Семущина Л.А. Определение солеустойчивости ячменя: (методические указания). Ленинград: ВИР; 1980).
- Stroganov B.P., Kabanov V.V., Shevyakova N.I. The structure and functions of plant cells during salinization (Struktura i funktsii kletok rasteniy pri zasolenii). Moscow; 1970. [in Russian] (Строгонов Б.П., Кабанов В.В., Шевякова Н.И. Структура и функции клеток растений при засолении. Москва; 1970).
- Tang Y, Sorells M.E., Kochian L.V., Garvin D.F. Identification of RFLP markers linked to the barley aluminum tolerance gene *Alp*. *Crop Sci*. 2000;40(3):778-782. DOI: 10.2135/cropsci2000.403778x
- Udovenko G.V. Study of the physiology of plant resistance to adverse environmental conditions. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1975;56(1):154-161. [in Russian] (Удовенко Г.В. Исследование физиологии устойчивости растений к неблагоприятным условиям среды. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1975;56(1):154-161).
- Udovenko G.V., Volkova A.M. Determination of salt tolerance of cereals at an early age by a complex of growth parameters (guidelines). (Opredeleniye v rannem vozraste soleustoychivosti zernovykh zlakov po kompleksu rostovykh parametrov [metodicheskiye ukazaniya]). St. Petersburg: VIR; 1993. [in Russian] (Удовенко Г.В., Волкова А.М. Определение в раннем возрасте солеустойчивости зерновых злаков по комплексу ростовых параметров: (методические указания). Санкт-Петербург: ВИР; 1993).
- Wagatsuma T, Yamasaku K. Relationship between differential aluminum tolerance and plant induced pH change of medium among barley cultivars. *Soil Science and Plant Nutrition*. 1985;31(4):521-535. DOI: 10.1080/00380768.1985.10557461
- Winicov I. New molecular approaches to improving salt tolerance in crop plants. *Annals of Botany*. 1998;82(6):703-710. DOI: 10.1006/anbo.1998.0731
- Yakovleva O.V. Phytotoxicity of aluminum ions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):315-331. [in Russian] (Яковлева О.В. Фитотоксичность ионов алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):315-331). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-315-331
- Yakovleva O.V., Kapeshinskiy A.M. Tolerance of barley to toxic ions of aluminum in the conditions of soil culture. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 2011;168:54-64. [in Russian] (Яковлева О.В., Капешинский А.М. Толерантность ячменя к токсичным ионам алюминия в условиях почвенной культуры. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2011;168:54-64).
- Yakovleva O.V., Kapeshinskiy A.M., Kovaleva O.N. Aluminum toxic ions tolerance in cultivated and wild barley. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 2009;165:56-59. [in Russian] (Яковлева О.В., Капешинский А.М., Ковалева О.Н. Устойчивость культурного и дикого ячменя к действию токсичных ионов алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;165:56-59).
- Yakovleva O.V., Kovaleva O.N. Catalogue of the VIR Global Collection. Issue 824. Barley. Characteristics of barley accessions for resistance to toxic aluminum ions (H^+ + Al^{3+}) (Katalog mirovoy kolleksitsii VIR. Vypusk 824. Yachmen. Kharakteristika obraztsov yachmenya po ustoychivosti k toksichnym ionam alyuminiya [H^+ + Al^{3+}]). St. Petersburg: VIR; 2015. [in Russian] (Яковлева О.В., Ковалева О.Н. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 824. Ячмень. Характеристика образцов ячменя по устойчивости к токсичным ионам алюминия (H^+ + Al^{3+}). Санкт-Петербург: ВИР; 2015).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Абдуллаев Р.А., Яковлева О.В., Косарева И.А., Радченко Е.Е., Баташева Б.А. Скрининг резистентных к мучнистой росе образцов ячменя из Эфиопии по устойчивости к абиотическим стрессорам. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):152-158. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-152-158

Abdullaev R.A., Yakovleva O.V., Kosareva I.A., Radchenko E.E., Bataшева B.A. Screening of powdery mildew resistant barley accessions from Ethiopia for tolerance to abiotic stressors. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):152-158. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-152-158

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-152-158>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

УСТОЙЧИВОСТЬ ДИКИХ ВИДОВ КАРТОФЕЛЯ К ФИТОФТОРОЗУ В ПОЛЕВЫХ УСЛОВИЯХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РФ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-159-169

УДК 633.21:581.5

Поступление/Received: 15.06.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Н. М. ЗОТЕЕВА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
✉ zoteyeva@rambler.ru

LATE BLIGHT RESISTANCE OF WILD POTATO SPECIES
UNDER FIELD CONDITIONS
IN THE NORTHWEST OF RUSSIA

Н. М. ЗОТЕЕВА

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
✉ zoteyeva@rambler.ru

Актуальность. Несмотря на усилия селекционеров, поражение растений картофеля фитофторозом остается важной причиной потери урожая. Интрогрессия генов устойчивости к болезни от диких видов *Solanum* L. является основным методом придания устойчивости к патогену сортам картофеля. Для большей эффективности селекционной работы необходимо выявление источников устойчивости среди широкого ряда видов в условиях жесткого естественного инфекционного фона. **Материал и методы.** Материалом для исследования служил 1141 образец 99 диких видов картофеля, принадлежащих к 15 таксономическим сериям в системе Дж. Хокса (J. Hawkes). Каждый образец оценивали в течение 3–5 лет. Поражения растений отмечали еженедельно с момента появления первых симптомов болезни с использованием 9-балловой шкалы, где балл 9 означает отсутствие симптомов поражения, балл 1 – растение полностью поражено. Устойчивыми считали растения, оцениваемые баллами от 6 до 9. **Результаты и выводы.** В результате полевых обследований выявлены виды, среди которых возможен поиск источников стабильно высокой устойчивости к фитофторозу. Наиболее высокий процент устойчивых образцов найден среди видов с ареалами в Мексике: в составе большинства из них отмечено преобладание высоко устойчивых образцов. У небольшой части центрально-американских видов и значительной части видов с ареалами в Южной Америке наблюдали высокую вариабельность уровня устойчивости ботвы к фитофторозу.

Ключевые слова: *Solanum* spp., устойчивость, *Phytophthora infestans*, естественный инфекционный фон.

Background. Despite the great efforts made by breeders, late blight remains a paramount cause of significant potato harvest losses. Introgression of various resistance genes from wild *Solanum* L. species is the main method to increase the resistance in potato cultivars. Field resistance is considered to be more durable than those induced by the action of single *R* genes. To this end, resistance sources should be selected from a wide range of species under severe natural infection. **Material and methods.** As the material for evaluation, 1141 accessions of 99 wild potato species belonging to 15 taxonomic series according to the system of J. Hawkes were used. Each accession was assessed for 3–5 years. A 1–9 point scale was employed to score the damage of plants every week starting from the first symptoms of the disease, where 9 meant the absence of any symptoms, and 1 the entirely damaged plant. The plants scoring 6 to 9 points were considered resistant. **Results and conclusions.** As a result of the long-term field observations, wild potato species, represented in the current evaluation by numerous accessions, were characterized for foliar resistance to late blight; individual introductions resistant to late blight were also identified. Some of those studied in the 1980s showed high resistance in the end of the 1990s through the 2000s. The highest percentage of resistant accessions/species was identified among the species with areas of distribution in Mexico. A group of Central American species and large part of species with areas of distribution in South America expressed high level of interspecific polymorphism in foliar resistance to late blight.

Key words: *Solanum* spp., natural infection, foliar resistance, *Phytophthora infestans*.

Введение

Фитофтороз, возбудителем которого является оомицет *Phytophthora infestans* Mont (de Bary), был и остается фактором, существенно снижающим урожай картофеля во всех картофелепроизводящих странах мира. Основываясь на данных Государственного реестра селекционных достижений (State Register..., 2018), среди 16 сортов, допущенных к использованию в РФ в 2018 году, только один (зарубежной селекции) устойчив и два умеренно устойчивы к фитофторозу. Одним из наиболее эффективных методов повышения устойчивости к болезни является интрогрессия генов устойчивости *P. infestans* от культурных андийских и диких видов картофеля в генотипы вновь создаваемых сортов. С этой целью необходимо выявление новых источников устойчивости среди

видового разнообразия рода *Solanum* L. Использование ограниченного числа видов в практической селекции является результатом все еще недостаточного числа изученных по отношению к общему числу видов, поддерживаемых в мировых коллекциях. Род *Solanum* секции *Petota* Dumort включает более чем 200 видов картофеля, распространенных от штата Небраска до Чили (Hijmans, Spooner, 2001).

Исследования устойчивости диких видов картофеля к фитофторозу интенсивно проводятся на протяжении многих лет. Результаты оценки фиксируются в оценочных базах данных генбанков. При расхождении данных по устойчивости образцов, дублируемых в коллекциях разных стран, следует учитывать тот факт, что большинство из них представлены клонами семянцев, полученных от расщепляющихся популяций. Еще в 1982–1985 гг.

у диких видов картофеля был отмечен высокий внутривидовой и внутривидовой полиморфизм по устойчивости к фитофторозу (Zoteyeva, 1984, 1988). Помимо этого, различия в расовом составе и уровне агрессивности изолятов из местных популяций возбудителя болезни также могут приводить к различиям в результатах оценки.

Данные мировых исследований были обобщены Дж. Хоксом (Hawkes, 1994), который опубликовал перечень видов, обладающих наиболее высокой устойчивостью к *P. infestans*; среди них: *S. berthaultii*, *S. bulbocastanum*, *S. circaeifolium*, *S. demissum*, *S. microdontum*, *S. pinnatisectum*, *S. stoloniferum*, *S. tarijense* и *S. verrucosum*. В процессе изучения фитофтороустойчивости коллекционных образцов (1982–1985 гг.) устойчивость была найдена у видов: *S. capsicobaccatum*, *S. immite*, *S. iopetalum*, *S. neoantipowichii*, *S. oxycarpum*, *S. sucrose*, *S. toralapanum*, *S. Ruizceballosii* (Zoteyeva et al., 2004).

В популяциях *P. infestans* время от времени происходят резкие структурные перестройки. Такого рода перестройки могли наблюдать в Европе в 1845–1847 и 1914–1917 гг., а также в 80-х годах прошлого столетия (Schober, Turkeenteen, 1992). В результате этого процесса установлена высокая изменчивость структуры популяций *P. infestans* с общей тенденцией к усложнению расового состава (Fry, 2008). Выявление устойчивости, основанной на пластичности генов картофеля по отношению к широкому ряду штаммов патогена, вызывает необходимость их мониторинга в местных популяциях. Данные наших исследований показали, что изоляты, выделенные из местной популяции патогена, из года в год характеризовались наличием разного числа и разных комбинаций генов вирулентности. Изоляты *P. infestans*, выделенные из растений картофеля на опытном поле научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР) и в других районах Ленинградской области, отличаются большим разнообразием по составу генов вирулентности, уровню агрессивности и относятся к обоим типам совместимости (A1 и A2) (Vedenyapina et al., 2002; Zoteyeva, Patrikeeva, 2010).

Опытное поле, где проходили оценку образцы, находится на северо-западе РФ, где климатические условия с большим количеством осадков, высокой летней влажностью воздуха, резкими колебаниями ночных и дневных температур в конце периода вегетации являются максимально благоприятными для развития фитофтороза. Устойчивость коллекции диких видов картофеля к фитофторозу изучали для выявления видов и образцов, в популяциях которых возможен поиск устойчивых фенотипов.

Цель работы – охарактеризовать дикие виды картофеля по устойчивости к фитофторозу, а также выявить образцы, среди которых возможен поиск устойчивых фенотипов.

Материал и методы

Оценивали 1141 образец 98-ми видов из коллекции картофеля ВИР. Использовали метод оценки полевой устойчивости картофеля к фитофторозу, опубликованный в методических указаниях СЭВ (Unified broad..., 1977). Каждый образец оценивали в течение 3–5 лет. Поражение растений отмечали еженедельно с момента появления первых симптомов болезни с использованием 9-балловой шкалы, где балл 9 означает отсутствие сим-

птомов поражения, балл 1 – растение полностью поражено. Устойчивыми считали растения, оцениваемые баллами от 6 до 9. При изложении полученных результатов использовали систему видов Дж. Хокса (Hawkes, 1990). Авторы таксономических серий и видов указаны в таблице 2. Сведения о характеристике мест обитания видов приведены на основании данных, опубликованных J. G. Hawkes (1990), D. M. Spooner et al., (2004), R. Hijmans и D. M. Spooner (2001).

Результаты и обсуждение

Общее число видов, описанных в монографии Дж. Хокса (Hawkes, 1990), составляет 206. Среди изученного нами 1141 образца устойчивость найдена у 401, относящегося к 70 видам и 13 сериям (табл. 1). Подробно результаты изучения представлены в таблице 2.

Ареал секции *Tuberaium* простирается в Америке от 40° с. ш. и лежит преимущественно в горной полосе от 1500 до 4500 м н. у. м.; у немногих видов – ниже 1500 м вплоть до самого побережья Тихого и Атлантического океанов в Южной Америке (Hijmans, Spooner, 2001).

Наиболее высокой устойчивостью к фитофторозу характеризовались виды, распространенные в центральной Америке – центре происхождения *P. infestans*, где интенсивно проходила сопряженная эволюция растения-хозяина и паразита.

Серия *Demissa*. Одним из наиболее устойчивых к фитофторозу является мексиканский вид *S. demissum* из одноименной ему серии *Demissa* – первый вид, у которого была найдена расоспецифическая устойчивость (Mastebroek, 1952) и который интенсивно вовлекался в селекцию до середины прошлого столетия. Его ареал приурочен в основном к мексиканскому плоскогорью на высоте 2650–3800 м н. у. м. В течение всего периода изучения коллекционных образцов диких видов картофеля *S. demissum* показывал очень высокую устойчивость (см. табл. 2). В популяциях образцов не отмечено вариативности по уровню устойчивости к болезни.

В штате Оахаса на высоте 1550 м н. у. м. начинается южная часть ареала *S. brachycarpum* из этой же таксономической серии. Основная часть его ареала прилегает к западной границе ареала *S. demissum* (штаты Michoacan и Colina). У этого вида отмечено преобладание высокоустойчивых образцов (см. табл. 2).

К ареалу *S. demissum* также примыкает ареал фитофтороустойчивых видов *S. guerreroense*, *S. hoogasii* и *S. iopetalum* (штаты Jalisco и Michoacan), представленных в изучении немногочисленными, исключительно устойчивыми образцами.

Серия *Bulbocastana*. Виды серии *Bulbocastana* произрастают преимущественно на высотах 2000–2500 м н. у. м. в штатах Michoacan, Morelos, Jalisco, Nayarit, Оахаса и в Гватемале. Из этой таксономической серии оценивали растения видов *S. bulbocastanum* и *S. lesteri*. Растения обоих видов проявляли устойчивость. В зависимости от силы инфекционного прессинга устойчивость некоторых образцов *S. bulbocastanum* незначительно колеблется в разные годы. Растения единственного образца *S. lesteri* (к-18116) оценивали, как высокоустойчивые.

Серия *Longipedicellata*. Среди видов из этой серии изучали *S. stoloniferum*, *S. fendleri*, *S. hjertingii*, *S. matehualae*, *S. neoantopoviczii*, *S. papita*, *S. polytrichon* и *S. vallis-mexici*. Наряду с *S. papita*, *S. polytrichon* и *S. fendleri*, у вида *S. stoloniferum* оценено большое число образцов. Его ареал простирается севернее ареала видов серии *Demissa* – до Сан

Таблица 1. Таксономическая принадлежность, географическое распространение, число изученных диких видов/ образцов картофеля и выделенных по устойчивости образцов

Table 1. Taxonomy, geographic distribution, and numbers of wild potato species/accessions evaluated and identified as resistant to late blight

Таксономическая серия по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Страны распространения видов	Всего видов в серии (по Дж. Хоксу)	Изучено видов	Изучено образцов	Число устойчивых образцов
<i>Acaulia</i> Juz.	BOL*, PER, ARG	4	3	15	8
<i>Circaeifolia</i> Hawk.	BOL	3	1	2	2
<i>Commersoniana</i> Buk.	ARG, URY, BRA	2	1	7	1
<i>Conicibaccata</i> Bitt.	MEX, GTM, PER	40	4	10	6
<i>Cuneolata</i> Hawk	BOL, ARG	3	1	9	0
<i>Bulbocastana</i> (Rydb.) Hawk.	MEX	2	1	14	13
<i>Demissa</i> Buk.	MEX	8	6	52	48
<i>Lignicaulia</i> Hawk.	PER	1	1	5	0
<i>Longipedicellata</i> Buk.	MEX	7	10	107	59
<i>Maglia</i> Bitt.	CHL	1	1	5	0
<i>Megistacroloba</i> Card. et Hawk.	PER, BOL, ARG	11	4	50	11
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	MEX	11	9	95	49
<i>Piurana</i> Hawk.	ECU, PER, COL	15	5	7	2
<i>Polyadenia</i> Buk. et Corr.	MEX	2	2	15	12
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	PER	53	18	119	31
« «	BOL, ARG	33	26	474	139
« «	MEX	1	1	15	11
<i>Yungazensa</i> Corr.	BOL, ARG, PER, PRY	9	4	140	9
Всего:		206	98	1141	401

* - аббревиатура названия стран: ARG - Аргентина, BOL - Боливия, BRA - Бразилия, CHL - Чили, COL - Колумбия, ECU - Эквадор, GTM - Гватемала, MEX - Мексика, PER - Перу, PRY - Парагвай, URY - Уругвай

* - abbreviations for countries: ARG - Argentina, BOL - Bolivia, BRA - Brazil, CHL - Chile, COL - Colombia, ECU - Ecuador, GTM - Guatemala, MEX - Mexico, PER - Peru, PRY - Paraguay, URY - Uruguay

Таблица 2. Материал, использованный в исследовании, и ранжирование видов картофеля по устойчивости к фитофторозу, исходя из числа устойчивых/чувствительных образцов

Table 2. Plant material used in evaluation and ranking of potato species based on the proportion of late blight resistant/susceptible accessions

Серия по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Вид по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Число образцов		Географическое распространение
		всего изучено	R*: MS :S	
<i>Acaulia</i> Juz.	<i>S. acaule</i> Bitt.	12	7R:0MR:5S	BOL, PER, ARG
<i>Acaulia</i> Juz.	<i>S. albicans</i> Ochoa	1	1R:0MR:0S	PER
<i>Acaulia</i> Juz.	<i>S. aemulans</i> Hawk. et Hjert.	2	0R:1MR:1S	ARG
<i>Circaeifolia</i> Hawk.	<i>S. capsicibaccatum</i> Card.	2	2R:0MR:0S	BOL
<i>Commersoniana</i> Buk.	<i>S. commersonii</i> Dun.	7	0R:4MR:3S	ARG, URY, BRA
<i>Conicibaccata</i> Bitt.	<i>S. agrimonifolium</i> Rydb.	3	1R:2MR:0S	MEX, GTM
<i>Conicibaccata</i> Bitt.	<i>S. chomatophyllum</i> Dun.	4	3R:1MR:0S	PER
<i>Conicibaccata</i> Bitt.	<i>S. laxissimum</i> Bitt.	1	0R:1MR:0S	PER
<i>Conicibaccata</i> Bitt.	<i>S. oxycarpum</i> Chiede	2	2R:0MR:0S	MEX
<i>Cuneolata</i> Hawk.	<i>S. infundibuliforme</i> Phil.	9	0R:2MR:7S	BOL, ARG
<i>Bulbocastana</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. bulbocastanum</i> Dun.	14	13R:1MR:0S	MEX, GTM
<i>Bulbocastana</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. lesterii</i>	1	1R:0MS:0S	MEX, GTM
<i>Demissa</i> Buk	<i>S. hougasii</i> Corr.	7	7R:0MR:0S	MEX
<i>Demissa</i> Buk	<i>S. brachycarpum</i> Cor.	13	9R:2MR:2S	MEX
<i>Demissa</i> Buk	<i>S. demissum</i> Lindl.	27	27R:0MR:0S	MEX
<i>Demissa</i> Buk	<i>S. guerrerense</i> Corr.	3	3R:0MR:0S	MEX
<i>Demissa</i> Buk	<i>S. schenckii</i> Bitt.	1	1R:0MR:0S	MEX
<i>Demissa</i> Buk.	<i>S. iopetalum</i> (Bitt.) Hawk.	1	1R:0MR:0S	MEX
<i>Lignicaulia</i> Hawkes	<i>S. lignicaule</i> Vargas	5	0R:2MR:3S	PER
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. fendleri</i> Asa Gray	6	2R:2MR:20S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. antipoviczii</i> (= <i>S. stoloniferum</i>)	1	1R:0MR:0S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. hjertingii</i> Hawk.	13	7R:5MR:1S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. matehuale</i> Hjert. et Tarn	5	0R:3MR:2S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. neoantopoviczii</i> Buk. (= <i>S. stoloniferum</i>)	1	1R:0MR:0S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. papita</i> Rydb.	12	6R:5MR:1S	MEX

Таблица 2. (Продолжение)
Table 2. (Continued)

Серия по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Вид по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Число образцов		Географическое распространение
		всего изучено	R*: MS :S	
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. polytrichon</i> Rydb.	29	10R:3MR:16S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. stoloniferum</i> Schlecht. et Bché	36	29R: 5MR:2S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. vallis-mexici</i> Juz.	2	2R:0MR:0S	MEX
<i>Longipedicellata</i> Buk.	<i>S. wightianum</i> Rydb. (= <i>S. polytrichon</i>)	2	1R:1MR:0S	MEX
<i>Maglia</i> Bitt.	<i>S. maglia</i> Schlecht.	2	0R:0MR:2S	CHL
<i>Maglia</i> Bitt.	<i>S. pamiricum</i> Perl. (= diploid <i>S. maglia</i>)	3	0R:0MR:3S	PAMIR
<i>Megistacroloba</i> Card. et Hawk.	<i>S. bolivense</i> Dun.	4	0R:1MR:3S	BOL
<i>Megistacroloba</i> Card. et Hawk.	<i>S. megistacrolobum</i> Bitt.	28	7R:8MR:13S	PER, BOL, ARG
<i>Megistacroloba</i> Card. et Hawk.	<i>S. raphanifolium</i> Card. et Hawk.	6	1R:3MR:2S	PER
<i>Megistacroloba</i> Card. et Hawk.	<i>S. toralapanum</i> Ochoa	12	3R:5MR:4S	PER
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. brachistotrichum</i> (Bitt.) Rydb.	1	0R:0MR:1S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. cardiophyllum</i> Lindl.	22	9R:2MR:11S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. x michoacanum</i> (Bitt.) Rydb.	2	2R:0MR:0S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. pinnatisectum</i> Dun.	33	30R:3MR:0S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. x sambucinum</i> Rydb.	1	0R:0MR:1S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. stenophyllidium</i> Bitt.	3	0R:1MR:2S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. trifidum</i> Corr.	7	1R:5MR:1S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. tarnii</i> Hawk. et Hjert.	3	3R:0MR:0S	MEX
<i>Pinnatisecta</i> (Rydb.) Hawk. et Hjert.	<i>S. jamesii</i> Torr.	23	13R:0MR:10S	MEX
<i>Piurana</i> Hawk.	<i>S. albornozii</i> Corr.	2	1R:1MR:0S	ECU
<i>Piurana</i> Hawk.	<i>S. chilliasense</i> Ochoa	2	0R:0MR:2S	ECU
<i>Piurana</i> Hawk.	<i>S. jalcae</i> Ochoa	1	1R:0MR:0S	PER
<i>Piurana</i> Hawk.	<i>S. piurae</i> Bitt.	1	0R:0MR:1S	PER
<i>Piurana</i> Hawk.	<i>S. tuquerrense</i> Hawk.	1	0R:1MR:1S	COL, ECU
<i>Polyadenia</i> Buk. et Corr.	<i>S. polyadenium</i> Greenm.	14	11R:2MR:1S	MEX
<i>Polyadenia</i> Buk. et Corr.	<i>S. lesteri</i> Hawk. et Hjert.	1	1R:0MR:0S	MEX

Таблица 2. (Продолжение)
Table 2. (Continued)

Серия по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Вид по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Число образцов		Географическое распространение
		всего изучено	R*: MS :S	
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawkes	<i>S. abascoyense</i> Ochoa	2	1R:1MR:0S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawkes	<i>S. brevicaula</i> Bitt.	8	2R:5MR:1S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawkes	<i>S. bukasovii</i> Juz. ex Rybin	5	2R:1MR:3S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. canasense</i> Hawk.	12	0R:3MR:9S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. candolleianum</i> Berth.	2	0R:0MR:2S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. catarhtrum</i> Juz.	2	0R:2MR:0S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. chiquidenum</i> Ochoa	1	1R:0MR:0S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. x doddsii</i> Corr.	9	5R:1MR:3S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. famatinae</i> Bitt. et Wittm.	7	1R:1MR:5S	ARG, CHL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. gandarillasii</i> Card.	6	0R:3MR:3S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. gourlayi</i> Hawk.	45	3R:13MR:29S	BOL, ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. hondelmanii</i> Hawk. et Hjert.	14	4R:5MR:5S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. hoopesii</i> Hawk. et Okada	1	0R:0MR:1S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. immite</i> Dun.	7	7R:0MR:0S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. incamayoense</i> Okada et Clausen	6	0R:2MR:4S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. kurtzianum</i> Bitt. et Wittm.	82	1R:2MR:79S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. leptohydes</i> Bitt.	15	2R:4MR:9S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. lirinianum</i> Card. et Hawk. (= <i>S. brevicaula</i>)	1	0R:1MR:0S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. medians</i> Bitt.	2	0R:0MR:2S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. marinasense</i> Vargas	8	0R:2MR:6S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. microdontum</i> Bitt.	42	33R:9MR:0S	BOL, ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. mochiquirense</i> Ochoa	6	2R:2MR:2S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. multidissectum</i> Hawk.	5	1R:2MR:2S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. multiinterruptum</i> Bitt.	2	2R:0MR:0S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. neocardenasii</i> Hawk. et Hjert.	6	0R:2MR:4S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. neohawkesii</i> Ochoa	1	1R:0MR:0S	PER

Таблица 2. (Окончание)
Table 2. (End)

Серия по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Вид по Дж. Хоксу, (J. Hawkes, 1990)	Число образцов		Географическое распространение
		всего изучено	R*: MS :S	
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. neorosii</i> Hawk. et Hjert.	5	0R:1MR:4S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. okadae</i> Hawk. et Hjert.	10	1R:3MR:6S	BOL, ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. oplocense</i> Hawk.	32	2R:10MR:20S	BOL, ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. ruiz-ceballosii</i> Card.	1	1R:0MR:0S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. scabrifolium</i> Ochoa	1	0R:0MR:1S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. simplicifolium</i> Buk. (= <i>S. microdontum</i>)	13	9R:2MR:2S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. sparsipilum</i> (Bitt.) Juz. et Buk.	39	10R:18MR:11S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. chancayense</i> Ochoa	6	2R:2MR:2S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. spagazzinii</i> Bitt.	58	7R:18MR:33S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. x sucrense</i> Hawk.	27	12R:8MR:7S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. venturii</i> Hawk et Hjert.	4	3R:1MR:0S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. vernei</i> Bitt. et Wittm.	34	26R:4MR:4S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. verrucosum</i> Schlechtd.	15	11R:3MR:1S	MEX
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. vidaurrei</i> Hawk. et Hjert. (= <i>S. gourlayi</i>)	4	2R:2MR:0S	ARG
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. weberbaueri</i> Bitt.	3	0R:1MR:2S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. alandiae</i> Card.	12	3R:2MR:7S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. ambosinum</i> Ochoa	2	0R: 1MR:1S	PER
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. avilesii</i> Hawk. et Hjert.	5	3R:1MR:1S	BOL
<i>Tuberosa</i> (Rydb.) Hawk.	<i>S. berthaulti</i> Hawk.	40	21R:7MR:12S	BOL, ARG
<i>Yungazensa</i> Corr.	<i>S. arnesii</i> Card.	4	0R:2MR:2S	BOL
<i>Yungazensa</i> Corr.	<i>S. chacoense</i> Bitt.	75	1R:7MR:67S	BOL, ARG, PRY
<i>Yungazensa</i> Corr.	<i>S. huancabambense</i> Ochoa	10	3R:5MR:2S	PER
<i>Yungazensa</i> Corr.	<i>S. tarjense</i> Hawk.	51	5R:14MR:32S	BOL, ARG

* R – устойчивый, MR – умеренно-чувствительный, S – чувствительный

* R – resistant, MR – moderately resistant, S – susceptible

Luis Potosi – и приурочен к более открытым местам обитания. В годы с наиболее сильным инфекционным прессингом чувствительность проявляла только небольшая часть образцов *S. stoloniferum*.

Образец близкородственного ему вида *S. neoantopoviczii* проявлял высокий уровень устойчивости как в 1980-х годах, так и после волны миграции рас фитогоры. На север от ареала *S. stoloniferum* на высоте 1550–2400 м н. у. м. произрастает *S. polytrichon*. Местообитания растений этого вида – открытые сухие места, в зарослях кактусов, агав и кустарников. Устойчивость образцов *S. polytrichon* уступала устойчивости перечисленных выше видов из рассматриваемой таксономической серии. В годы с умеренным развитием болезни многие образцы *S. polytrichon* проявляли только слабые симптомы болезни, часть поражалась в умеренной степени. В годы с интенсивным инфекционным прессингом уровень устойчивости многих из них снижался.

Внутри южной части ареала *S. polytrichon* в Coahuila, Durango и San Luis Potosi в скалистых местах, иногда поросших хвойным лесом, находится ареал низкорослого вида *S. papita*. В литературе есть указание на высокую устойчивость к фитофторозу растений этого вида (Ramsay et al., 1998). В проведенных нами полевых обследованиях у этого вида отмечена высокая вариабельность по уровню устойчивости к болезни – в годы с сильным развитием инфекции отдельные образцы *S. papita* поражались в сильной степени. Высокая устойчивость к *P. infestans* выявлена у большей части образцов *S. hjertingii* и обоих образцов *S. vallis-mexici*.

Восприимчивыми к фитофторозу были растения *S. matehualae*. В условиях жесткого инфекционного фона многие образцы *S. fendleri* сильно поражались, часть проявляла устойчивость.

Широкий ареал занимают виды **серии *Pinnatisecta***, распространенные в Мексике и сопредельных штатах США и Никарагуа. Большим числом образцов из этой серии в изучении представлены: *S. pinnatisectum* (33), *S. jamesii* (23) и *S. cardiophyllum* (22) (см. табл. 2). Многие образцы мексиканского вида *S. pinnatisectum* проявляли устойчивость, в том числе в годы с высоким инфекционным прессингом. В нескольких штатах США и мексиканских штатах Sonora и San Luis Potosi на скалистых холмах и в долинах (1400–2900 м н. у. м.), а также на обочинах полей произрастает *S. jamesii*. В нашем изучении этот вид демонстрировал широкую внутривидовую вариабельность по устойчивости к *P. infestans*. Высокой вариабельностью признака характеризуется также *S. cardiophyllum*, ареал которого приурочен к высотам 1500–2600 м н. у. м., где вид произрастает в окружении кактусов, трав и кустарников.

У образцов *S. cardiophyllum* ежегодно наблюдали как растения, пораженные в сильной степени, так и высокоустойчивые (баллы оценки устойчивости от 1 до 9). Виды из этой же серии – *S. brachistotrichum*, *S. × michoacanum*, *S. sambucinum*, *S. stenophyllidium*, *S. tarnii* и *S. trifidum* – представлены в изучении небольшим числом образцов. Растения *S. × michoacanum* и *S. tarnii* проявляли высокую устойчивость, в то время как *S. brachistotrichum*, *S. sambucinum*, и *S. stenophyllidium* – более чувствительны к болезни. В сезонах с умеренным инфекционным прессингом поражение растений *S. stenophyllidium* было неравномерным (с оценкой устойчивости от 5 до 9 баллов); в годы с интенсивным распространением инфекции устойчивость резко снижалась. Среди образ-

цов *S. trifidum* один был устойчив, один чувствителен и 5 имели умеренные симптомы поражения (см. табл. 2).

Серия *Polyadenia*. Большая часть образцов *S. polyadenium* отличается высокой устойчивостью к фитофторозу, в том числе в годы с интенсивным распространением инфекции. В этих же условиях растения *S. lesteri* также проявляют устойчивость.

У единственного из изученных мексиканских видов, принадлежащего к серии *Tuberosa*, – *S. verrucosum* отмечено значительное преобладание устойчивых образцов: среди 15 оцениваемых 11 были устойчивы к болезни (см. табл. 2).

Виды из **серии *Conicibaccata*** распространены от южной Мексики до северной Боливии, включая территорию Перу. Ареал *S. oxycarpum* находится в Панаме, Коста-Рике и южной части Мексики в сырых лесах, где часты туманы. В данном изучении образцы *S. oxycarpum* проявляли высокую устойчивость к болезни. Несколько выше расположен ареал близкого к нему вида *S. agrimonifolium*, произрастающего в Гватемале и штате Chiapas (южная Мексика) во влажных высокогорных тропических лесах, характеризующихся обилием облаков даже в сухой сезон (Hijmans, Spooner, 2001). При оценке в поле у этого вида преобладали устойчивые образцы (см. табл. 2). Устойчивость к фитофторозу проявляли также растения вида *S. chomatophyllum*, произрастающего в Перу.

Исследуемые виды с ареалами в Южной Америке, относятся к сериям: *Acaulia*, *Circaeifolia*, *Commersoniana*, *Conicibaccata*, *Cuneoalata*, *Maglia*, *Megistacroloba*, *Piurana*, *Tuberosa* и *Yungazensa*.

В годы с сильным распространением инфекции поражение образцов *S. acaule* из одноименной **серии *Acaulia*** оценивали от 1 до 7 баллов. Растения вида *S. aemulans* в этих условиях проявляли умеренную чувствительность, а единственный образец вида *S. albicans*, был устойчив.

Представителем **серии *Circaeifolia*** является вид *S. capsicibaccatum*, оба образца которого найдены устойчивыми к фитофторозу.

Не поразились болезнью потомства отдельных сеянцев из расщепляющихся популяций *S. commersonii* (**серия *Commersoniana***). Среди образцов этого вида чаще встречались растения с умеренной устойчивостью, а также чувствительные к инфекции.

Большинство образцов единственного представителя **серии *Cuneoalata*** – *S. infundibuliforme* с ареалами в Боливии и Аргентине в своей массе не были устойчивы.

Серия *Tuberosa* является наиболее многочисленной по количеству входящих в нее видов, ареалы которых встречаются во многих странах американского континента.

Устойчивость к фитофторозу найдена у образцов с ареалами в Боливии, а также в Боливии и близлежащих к ней провинциях Аргентины. Преобладание устойчивых образцов отмечено у боливийских видов *S. × doddsii*, *S. × sucresense* и *S. avilesii*. У *S. hondelmanii* и *S. alandiae* устойчивость найдена почти у половины образцов *S. hondelmanii* и четверти *S. alandiae*. Образцы боливийского *S. brevicaulis* проявляли главным образом умеренную устойчивость.

Среди видов с ареалами в Боливии и Аргентине преобладание устойчивых образцов отмечено у *S. microdontum* (33 из 42 изученных) и *S. simplicifolium* Buk., который у Дж. Хокса (Hawkes, 1990) указан, как синоним *S. microdontum*. Места их обитания – влажные леса центральных

и южных частей Боливии (департаменты Chuquisaca, Cochabamba, Santa Cruz, Tarija). В Аргентине они распространены только в двух северных штатах. Следует также выделить вид *S. vidaurrei* с большей частью ареала в Боливии (департаменты Chuquisaca, Tarija) и меньшей в Аргентине (департамент Salta), у которого два образца проявляли высокую устойчивость и два – умеренную. У видов – *S. berthaultii*, *S. gourlayi*, *S. okadae* и *S. oplocense* с ареалами в этих же странах отмечен высокий внутривидовой и внутривидовой полиморфизм с разной долей высокоустойчивых образцов. У *S. berthaultii* наблюдали устойчивость значительного числа образцов (20 из 41). Устойчивость одних и тех же образцов *S. berthaultii*, *S. microdontum* и *S. simplicifolium* выявлена нами как в 1982–1985 гг., так и в конце 1990-х – начале 2000-х.

В годы эпифитотий *P. infestans* большинство образцов *S. okadae* и *S. oplocense* с ареалами в Боливии (ближе к восточной ее части) и Аргентине, проявляли чувствительность к болезни. Для вида *S. oplocense* также характерны более засушливые условия обитания, в то время как *S. okadae* произрастает в сырых горных лесах, подобно родственному ему *S. microdontum*. В годы с жестким инфекционным фоном только немногие образцы (5 из 51 у *S. tarijense*, 2 из 32 у *S. oplocense* и 1 из 10 у *S. okadae*) не поразились болезнью (см. табл. 2). В годы с умеренным развитием инфекции у всех трех видов отмечен высокий полиморфизм по фитопатогеностойчивости.

Повышенной устойчивостью к фитопатогену характеризовались образцы *S. sparsipilum* с ареалами в Боливии и Перу и близкородственного ему *S. ruiz-ceballosii*, образец которого (к-7370) был собран в Боливии. Средние баллы устойчивости образцов *S. sparsipilum* по годам составили: 5,6 (1982, 1995 г.), 5,7 (1985 г.), 6,8 (1996 г.), 5,1 (1998 г.) и 5,5 (2001 г.). Для растений этого вида характерен продолжительный период инкубации инфекции патогена. Высокую степень устойчивости наблюдали у образца *S. ruiz-ceballosii* (к-7370). В популяциях этого образца отмечали высокий процент устойчивых семян (Zoteyeva et al., 2012). С его использованием картирован ген устойчивости *Rpi-rzc* (Śliwka et al., 2012).

Виды с ареалами в Перу. В Перу произрастает 1/2 всех диких видов картофеля (Spooner et al., 1999). Большое влияние на климат этой страны оказывают Анды. Климат меняется с высотой над уровнем моря. Большое влияние оказывают также холодные воды Тихого океана и влажность Амазонского бассейна. Исследователи картофеля делят территорию Перу на три зоны: Берег («Лома»), Сьерра и Джунгли.

Наши наблюдения показали, что степень устойчивости к фитопатогену большей части перувианских видов сильно варьирует. В условиях высокого инфекционного фона в расщепляющихся популяциях образцов *S. chancayense* и *S. mochicense* часть семян проявляла высокую устойчивость. Ареалы этих видов приурочены к прибрежной зоне «Лома», где в течение зимы (с июня по сентябрь) ее покрывает густой туман, создающий влажность. Здесь выпадает достаточно осадков для травянистой растительности. Там же находится ареал вида *S. imite*, образцы которого проявляли устойчивость к болезни. Один из двух образцов вида *S. abancayense* не поражен фитопатогеном. Устойчивость проявляла часть растений видов *S. multiinterruptum* и *S. multidissectum*.

Растения видов *S. ambosinum*, *S. canasense*, *S. chiquidenum*, *S. marinasense*, *S. medians*, *S. multidissectum*, *S. neohawkesii*, *S. scabrifolium* и *S. weberbaueri* с ареалами в Перу были чувствительными к инфекции. Устойчи-

вость проявляла часть растений видов *S. multiinterruptum* и *S. multidissectum*.

Часть видов из серии *Tuberosa* с ареалами в Аргентине характеризовалась повышенной устойчивостью к болезни; среди них наиболее устойчив *S. vernei*, произрастающий вблизи границы с Боливией (Hawkes, 1990). В годы наблюдений устойчивость к фитопатогену также проявляли образцы аргентинских видов *S. vidaurrei* и *S. venturii*. Сильно поражается фитопатогеном аргентинский вид *S. kurtzianum*. Первые симптомы фитопатогенной болезни ежегодно массово появляются на растениях *S. kurtzianum* и *S. chacoense* из серии *Yungazensa*. Сильное поражение растений обоих видов наступает в короткие сроки.

Среди 58 образцов *S. spagazzinii*, устойчивость отмечена только у 7. Большинство образцов аргентинского *S. gourlayi* характеризуются чувствительностью к патогену, при этом на растениях отдельных образцов в конце периода вегетации отмечены только слабые симптомы болезни. Также чувствительны к патогену растения аргентинских видов *S. incamayoense* и *S. neorosii*. Среди образцов единичных видов с ареалами в Чили не было устойчивых (см. табл. 2).

Серия *Yungazensa*. Образцы *S. arnesii* из этой серии были чувствительными к болезни (см. табл. 2). У *S. huancabambense* устойчивыми были только три из десяти образцов; 5 проявляли умеренную устойчивость. *Solanum tarijense* из данной таксономической серии, представленный в изучении 51 образцом, занимает широкий ареал: четыре штата Боливии (центральная и южная части страны) и две северные провинции Аргентины. Часть ареала приходится на департаменты Chuquisaca, Tarija и Salta, к которым также приурочен ареал вида *S. vidaurrei* из серии *Tuberosa*. При этом экологические условия мест обитания видов различны – *S. vidaurrei*, у которого растения части образцов проявляли высокую устойчивость к фитопатогену, произрастает среди высокогорных трав во влажном климате, а *S. tarijense* чаще встречается в засушливых местобитаниях, нередко среди зарослей кактусов. Как сказано выше, подавляющее большинство образцов *S. chacoense*, ареал которого охватывает территории Боливии, Аргентины и Парагвая, находящиеся на разных высотах, проявляет сильную чувствительность к фитопатогену. У этого вида встречались только единичные устойчивые растения.

Ежегодно высокую устойчивость проявляли виды, принадлежащие к центральноамериканским сериям. Популяции образцов мексиканских видов при искусственном заражении с применением разных агрессивных изолятов *P. infestans* проявляли 100-процентную устойчивость, либо показывали очень небольшой процент пораженных растений (Zoteyeva, 2016). У большинства видов южной Америки степень устойчивости образцов к фитопатогену сильно зависела от уровня инфекционного прессинга.

Наиболее высокой устойчивостью к фитопатогену характеризовались образцы с ареалами в Мексике (центре происхождения *P. infestans*), где проходил длительный и интенсивный отбор по устойчивости к патогену.

Устойчивость найдена также у большинства видов, принадлежащих к разным таксономическим сериям, распространенных в Боливии и на прилегающих к ней территориях Аргентины и Перу. Условия климата в местах произрастания видов оказывают влияние на их устойчивость. Влажный климат характерен для хвойных лесов (ареалы *S. demissum*, *S. oxycarpum*, *S. hougasii*,

S. schenckii, *S. microdontum*), побережья «Ломы» (*S. imite*, *S. mochiquense*, *S. chancayense*). Места обитания большинства устойчивых видов характеризуются повышенной влажностью, способствующей развитию инфекции *P. infestans*. Так, два аргентинских вида – *S. vernei* и *S. gourlayi* – сильно различаются по устойчивости: высокоустойчивый *S. vernei* произрастает в тенистых лесах, а места обитания чувствительного *S. gourlayi* характеризуются засушливым климатом. То же касается различий по устойчивости между аргентинскими видами *S. tarijense* и *S. vidaurrei*, произрастающих в одних и тех же департаментах Аргентины, но в различных экологических условиях. Зависимость между степенью устойчивости образцов и местами сбора образцов боливийско-аргентинских видов наблюдается не всегда. Так, в аргентинской провинции Salta были собраны как устойчивые, так и чувствительные образцы *S. microdontum*. В то же время среди изученного материала не оказалось неустойчивых образцов, собранных в провинциях Jujuy и Tucuman. В боливийских департаментах Cochabamba и Potosi произрастают как устойчивые, так и неустойчивые образцы *S. berthaultii*. Места сбора устойчивых образцов приурочены к департаменту Chuquisaca. В департаментах Cusco (Перу) и Cochabamba (Боливия) совместно произрастают образцы *S. sparsipilum* с контрастной устойчивостью к фитофторозу.

В результате исследования выявлены виды из разных серий и отдельные образцы картофеля, проявившие устойчивость к фитофторозу в течение ряда лет. Многие из них еще не использованы в селекции. Традиционно для создания сорта картофеля требуется 10–15 лет. До недавнего времени было только несколько молекулярных маркеров экономически важных признаков, а те, что были разработаны, в основном фокусировались на скрининге локусов устойчивости к одному гену (Gebhardt, Valkonen, 2001; Ballvora et al., 2002; Huang et al., 2005; Colton et al., 2006; Śliwka et al., 2012). Затем были разработаны SSR-маркеры для картирования количественных локусов признаков (QTL) у картофеля (Hein et al., 2009; McCord et al., 2011).

Несомненно, маркеры *Rpi*-генов являются мощным инструментом для интенсификации скрининга растительных ресурсов растений, однако применение маркеров генов устойчивости для выявления устойчивых фенотипов не всегда дает однозначные результаты и фенотипирование по-прежнему остается основным методом выделения источников устойчивости для использования их в селекции. По нашему мнению, полевая оценка является наиболее достоверной в силу разнообразия рас патогена по составу генов вирулентности и интенсивного накопления инокулюма в поле в годы, благоприятные для распространения инфекции. Для большей достоверности результатов изучение образцов картофеля по устойчивости к фитофторозу проводят с использованием как фитопатологического изучения, так и с помощью маркеров *Rpi*-генов (Carputo et al., 2013).

Заключение

Коллекция картофеля ВИР насчитывает большое число образцов разных видов с высокой устойчивостью к исключительно вредоносной болезни культуры – фитофторозу. В результате проведенной работы выделены клоновые репродукции в составе разных видов, обладающие высокой устойчивостью к *P. infestans*. У образцов видов *S. bulbocastanum*, *S. cardiophyllum*, *S. demissum*,

S. brachycarpum, *S. berthaultii*, *S. microdontum*, *S. neoantipoviczii*, *S. stoloniferum*, *S. papita*, *S. pinnatisectum*, *S. ruiz-ceballosii*, *S. vernei* и других устойчивость, найденная в начале – середине 1980-х годов, также отмечена в конце 1990-х – начале 2000-х. Результаты работы указывают на высокую ценность коллекционных образцов диких видов картофеля как потенциальных источников высокой и стабильной устойчивости к фитофторозу. Использование в гибридизации видового разнообразия будет способствовать созданию уникального материала для селекции, направленной на создание сортов картофеля с устойчивостью к фитофторозу.

Благодарности: Автор выражает благодарность Dr. Roel Hoekstra из Центра генетических ресурсов (CGN) Университета в Вагенингене (WUR) за предоставление данных о местах сбора образцов диких видов картофеля.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2919-0004 «Коллекции вегетативно размножаемых культур (картофель, плодовые, ягодные, декоративные, виноград) и их диких родичей ВИР – изучение и рациональное использование».

References/Литература

- Ballvora A., Ercolano M.R., Weiss J., Meksem K., Bormann C.A., Oberhagemann P., Salamini F., Gebhardt C. The *R1* gene for potato resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) belongs to the leucine zipper/NBS/LRR class of plant resistance genes. *The Plant Journal*. 2002;30(3):361-371. DOI: 10.1046/j.1365-313x.2001.01292.x
- Carputo D., Alioto D., Aversano R., Garramone R., Miraglia V., Villano C., Frusciantone L. Genetic diversity among potato species as revealed by phenotypic resistances and SSR markers. *Plant Genetic Resources*. 2013;11(2):131-139. DOI: 10.1017/S1479262112000500
- Colton L.M., Groza H.I., Wielgus S.M., Jiang J. Marker-assisted selection for the broad-spectrum potato late blight resistance conferred by gene *RB* derived from a wild potato species. *Crop Science*. 2006;46:589-594. DOI: 10.2135/cropsci2005.0112
- Fry W. *Phytophthora infestans*: the plant (and *R* gene) destroyer. *Mol. Plant Pathol.*, 2008;9(3):385-402. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2007.00465.x
- Gebhardt C., Valkonen J.P.T. Organization of genes controlling disease resistance in potato genome. *Annu Rev Phytopathol*. 2001;39:79-102. DOI: 10.1146/annurev.phyto.39.179
- Hawkes J.G. Origins of cultivated potatoes and species relationships. In: Bradshaw J.E., Mackay G.R. (eds.) *Potato genetics*. Wallingford: CAB International. p.3-42.
- Hawkes J.G. The potato: evolution, biodiversity and genetic resources. London: Belhaven Press; 1990.
- Hein I., Birch P.R.J., Danan S., Lefebvre V., Odeny D.A., Gebhardt C., Trognitz F., Bryan G.J. Progress in mapping and cloning qualitative and quantitative resistance against *Phytophthora infestans* in potato and its wild relatives. *Potato Res*. 2009;52(3):215-227. DOI: 10.1007/s11540-009-9129-2
- Hijmans R.J., Spooner D.M. Geographic distribution of wild potato species. *American Journal of Botany*. 2001;88(11):2101-2112. DOI: 10.2307/3558435

- Huang S., Van Der Vossen E.A.G., Kuang H., Vleeshouwers V.G.A.A., Zhang N., Borm T.J.A., Van Eck H.J., Baker B., Jacobsen E., Visser R.G.F. Comparative genomics enabled the isolation of the *R3a* late blight resistance gene in potato. *The Plant Journal*. 2005;42(2):251-261. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2005.02365.x
- Mastenbroek C. Over de differentiatie van *Phytophthora infestans* (Mont.) De Bary en de vererving van de resistentie van *Solanum demissum* Lindl. Thesis Landbouwhogeschool, Wageningen, Amsterdam, Kinsbergen; 1952. [in Dutch]
- McCord P.H., Sosinski B.R., Haynes K.G., Clough M.E., Yencho G.C. QTL mapping of internal heat necrosis in tetraploid potato. *Theor Appl Genet*. 2011;122(1):129-142. DOI: 10.1007/s00122-010-1429-z
- Ramsay G., Stewart H.E., De Jong W., Bradshaw J.E., Mackay G.R. Introgression of late blight resistance into *Solanum tuberosum*. In: Scarascia Mugnozza G.T., Porceddu E., Pagnotta M.A. (eds). *Genetics and Breeding for Crop Quality and Resistance: Proceedings of the XV EUCARPIA Congress, Viterbo, Italy, September 20–25, 1998*. Viterbo; 1999. p.25-32. DOI: 10.1007/978-94-011-4475-9
- Schober B., Turkensteen L.J. Recent and future development in potato fungal pathology. *European Journal of Plant Pathology*, 1992;98:73-83 DOI: 10.1007/BF01974474
- Śliwka J., Jakuczun H., Chmielarz M., Hara-Skrzypiec A., Tomczynska I., Kilian A., Zimnoch-Guzowska E. Late blight resistance gene from *Solanum ruiz-ceballosii* is located on potato chromosome X and linked to violet flower colour. *BMC Genet*. 2012;13:11. DOI: 10.1186/1471-2156-13-11
- Spooner D.M., Salas A., Huaman Z., Hijmans R. Wild potato collecting expedition in southern Peru (Departments of Apurimac, Arequipa, Cusco, Moquegua, Puno, Tacna) in 1998: taxonomy and new genetic resources. *Am. J. Pot Res*. 1999;76(3):103-119. DOI: 10.1007/BF02853575
- Spooner D.M., van den Berg R.G., Rodríguez A., Bamberg J., Hijmans R.J., Lara-Cabrera S.I. Wild potatoes (*Solanum* section *Petota*; *Solanaceae*) of North and Central America. *Syst. Bot. Monog*. 2004;68:1-209.
- State Register of Breeding Achievements (Gosudarstvennyy reyestr selektsionnykh dostizheniy). Potato cultivars (Sorta kartofelya). 2018. [in Russian] [Государственный реестр селекционных достижений. Сорта картофеля. 2018. URL: <https://potato.professorhome.ru/god-vne-seniya-v-reestr/2018-god> [дата обращения: 22.06.2019].
- Vedenyapina E.G., Zoteyeva N.M., Patrikeyeva M.V. *Phytophthora infestans* in Leningrad Region: genes for virulence, mating types and oospore fitness (*Phytophthora infestans* v Leningradskoy oblasti: geny virulentnosti, tipy sovместимости i zhiznesposobnost oospor). *Mikologiya i fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2002;36(6):77-85. [in Russian] (Веденяпина Е.Г., Зотеева Н.М., Патрикеева М.В. *Phytophthora infestans* в Ленинградской области: гены вирулентности, типы совместимости и жизнеспособность ооспор. *Микология и фитопатология*. 2002;36(6):77-85).
- Unified broad COMECON list of descriptors and international COMECON list of descriptors for potato species of the section *Tuberarium* (Dun.) Buk. рода *Solanum* L. (Shirokiy unifikatsionnyy klassifikator SEV i mezhdunarodny klassifikator SEV vidov kartofelya seksii *Tuberarium* (Dun.) Buk. roda *Solanum* L.). Leningrad: VIR; 1977. [in Russian] (Широкий унифицированный классификатор СЭВ видов картофеля секции *Tuberarium* (Dun.) Buk. рода *Solanum* L. Ленинград: ВИР; 1977).
- Zoteyeva N., Chrzanowska M., Flis B., Zimnoch-Guzowska E. Resistance to pathogens of the potato accessions from the collection of N.I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR). *Am. J. Pot Res*. 2012;89(4):277-293. DOI: 10.1007/s12230-012-9252-5
- Zoteyeva N.M. Late blight resistance of the parental accessions of three Mexican potato species and their hybrids assessed using three isolates of *Phytophthora infestans*. *Plant Protection News*. 2016;3(89):72-73. [in Russian] (Зотеева Н.М. Фитофтороустойчивость образцов мексиканских диких видов картофеля и их гибридов к трем изолятам *Phytophthora infestans*. *Вестник защиты растений*. 2016;3(89):72-73).
- Zoteyeva N.M. Resistance to late blight among wild potato species of different geographical distribution (Ustoychivost k fitoftorozu dikorastushchikh vidov razlichnogo geograficheskogo proiskhozhdeniya). *Nauchno-tekhnicheskyy byulleten VIR =Scientific and Technical Bulletin of VIR*. 1988;(181):49-51. [in Russian] (Зотеева Н.М. Устойчивость к фитофторозу дикорастущих видов различного географического происхождения. *Научно-технический бюллетень ВИР*. 1988;(181):49-51).
- Zoteyeva N.M. Wild potato species with resistance to late blight (Dikorastushchiye vidy kartofelya, ustoychivye k fitoftorozu). *Nauchno-tekhnicheskyy byulleten VIR =Scientific and Technical Bulletin of VIR*. 1984;(144):57-58. [in Russian] (Зотеева Н.М. Дикорастущие виды картофеля, устойчивые к фитофторозу. *Научно-технический бюллетень ВИР*. 1984;144:57-58).
- Zoteyeva N.M., Patrikeyeva M.V. Phenotypic characteristics of North-West Russian populations of *Phytophthora infestans* (2003-2008). In: Schepers H.T.A.M. (ed.). *PRO-Special report no. 14*. Wageningen: EuroBlight; 2010. p.213-216.

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Зотеева Н.М. Устойчивость диких видов картофеля к фитофторозу в полевых условиях Северо-Запада РФ. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):159-169. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-159-169

Zoteyeva N.M. Late blight resistance of wild potato species under field conditions in the Northwest of Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):159-169. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-159-169

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-159-169>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись/Author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ПЕРСПЕКТИВНОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ СОВРЕМЕННЫХ ЕВРОПЕЙСКИХ СОРТОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ НА УСТОЙЧИВОСТЬ К МУЧНИСТОЙ РОСЕ В СЕВЕРО-ЗАПАДНОМ РЕГИОНЕ РФ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-170-176

УДК 633.11: 581.573.4

Поступление/Received: 28.05.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Т. В. ЛЕБЕДЕВА, Е. В. ЗУЕВ, А. Н. БРЫКОВА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
✉ riginbv@mail.ru

PROSPECTS OF EMPLOYING MODERN EUROPEAN
CULTIVARS OF SPRING BREAD WHEAT IN THE
BREEDING FOR POWDERY MILDEW RESISTANCE IN
THE NORTHWESTERN REGION OF RUSSIA

T. V. LEBEDEVA, E. V. ZUEV, A. N. BRYKOVA

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
✉ riginbv@mail.ru

Актуальность. Заболевание мучнистой росой, вызываемое грибом *Blumeria graminis* (DC.) E.O. Speer f. sp. *tritici* Em. Marchal, распространено в районах с прохладным, влажным климатом. Важным средством борьбы с болезнью является выведение устойчивых к патогену сортов. Цель работы – выявление резистентных к мучнистой росе сортов мягкой пшеницы и характеристика их по ценным для селекции признакам. **Материалы и методы.** Исследовали 150 европейских сортов яровой мягкой пшеницы из коллекции ВИР. Инокулюмом для заражения растений служила природная популяция мучнисторосающего гриба, имеющая гены вирулентности к генам *Pm1*, *Pm2*, *Pm3a-d*, *Pm4a-b*, *Pm5a*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm16*, *Pm19* и авирулентности к *Pm12*. Растения оценивали в разные фазы развития – проростки, колосшение и цветение. Поражаемость проростков оценивали по 5-балльной шкале, учитывая хлорозы и некрозы. Полевое изучение европейских сортов яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) проводили согласно методическим указаниям, разработанным в ВИР. **Результаты и выводы.** Устойчивых сортов в ювенильной фазе зарегистрировано 12,7%, в фазе взрослого растения – 20,1%. Сорта ‘Dacke’, ‘SW Estrad’, ‘Sparrow’, ‘Aranka’ устойчивы к мучнистой росе на всех фазах развития. Сорта ‘Aranka’, ‘Zuzana’, ‘Septima’, ‘Tercia’ и ‘Sparrow’ характеризовались короткостебельностью. Сорта ‘Torka’, ‘Sparrow’, ‘Pasteur’ отличались крупным зерном.

Ключевые слова: *Triticum aestivum* L., *Blumeria graminis* (DC.) E.O. Speer f. sp. *tritici* Em. Marchal, вирулентность, фазы развития, селекционно ценные признаки.

Background. Powdery mildew of bread wheat caused by the fungus *Blumeria graminis* (DC.) E.O. Speer f. sp. *tritici* Em. Marchal is a widespread foliar disease of wheat in regions with cool and wet climate. It infects the foliage, stem and spike of the wheat host and causes yield reduction. Breeding for resistance is the economical way to control this disease. The object of this work was to analyze spring cultivars of wheat (*Triticum aestivum* L.) for powdery mildew resistance and some productivity indicators. **Materials and methods.** The study involved 150 European spring bread wheat cultivars whose resistance to the fungus was assessed at the seedling, heading and flowering phases of plant development. The population of the fungus manifested virulence to *Pm1*, *Pm2*, *Pm3a-d*, *Pm4a-b*, *Pm5a*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm16* and *Pm19*, and avirulence to *Pm12*. The damage to seedlings was evaluated using the scale from 0 (no damage) to 4 (abundant pustules). Resistance of the adult plants was analyzed according to the scale from 9 (no damage) to 1 (abundant pustules). **Results and conclusions.** Of the 150 cultivars, resistance at the seedling stage was shown by 12,7%, and at the adult stage by 20,1%. The cultivars ‘Dacke’, ‘SW Estrad’, ‘Sparrow’ and ‘Aranka’ were resistant in all phases of plant growth. ‘Naxos’ was characterized by a short period from seedlings to heading. The cultivars ‘Aranka’, ‘Zuzana’, ‘Septima’, ‘Tercia’ and ‘Sparrow’ had short stems, while ‘Torka’, ‘Sparrow’ and ‘Pasteur’ – large grains.

Key words: *Triticum aestivum* L., *Blumeria graminis* (DC.) E.O. Speer f. sp. *tritici* Em. Marchal, virulence, phases of growth, breeding characteristics.

Введение

На 2019 г. на официальном сайте Европейского Союза (ЕС) имеется информация о 383 сортах яровой мягкой пшеницы допущенных к возделыванию на территории европейских стран (EU Plant Variety Database). Яровая мягкая пшеница возделывается в 24 странах Европейского Союза и трех европейских странах (Исландия, Норвегия, Швейцария), не входящих в ЕС. Отсутствуют посевы яровой мягкой пшеницы в Бельгии, Люксембурге, Словении и на Мальте. Наиболее распространены сорта: ‘Cornetto’ (Франция) – допущен к использованию в восьми странах (Великобритания, Германия, Латвия, Литва, Люксембург, Финляндия, Чехия, Эстония); ‘Lisamego’ (Франция) – в семи (Германия, Да-

ния, Латвия, Литва, Люксембург, Финляндия, Эстония); ‘Triso’ (Германия) – в семи (Венгрия, Германия, Латвия, Литва, Франция, Чехия, Эстония).

Отдел генетических ресурсов пшеницы ВИР с 2000 г. ведет выписку сортов пшеницы из стран ЕС для пополнения коллекции, изучения и использования лучших образцов в качестве исходного материала в селекционных программах России. Основным донором этих поступлений является генбанк Чехии (Crop Research Institute, Prague). В 2017–2018 гг. часть сортов поступила из Госсорткомиссии РФ. Ранее сообщалось об изучении 71 сорта яровой мягкой пшеницы из стран ЕС по устойчивости к грибным болезням (Tyryshkin et al., 2016). На сегодняшний день коллекция значительно

пополнилась, поэтому был сделан скрининг новых поступлений, повторен эксперимент прошлых лет. В статье обобщены данные по изучению сортов яровой мягкой пшеницы из европейских стран по устойчивости к мучнистой росе.

Ежегодно из-за различных болезней погибает примерно 20% мирового урожая пшеницы. От поражения мучнистой росой продуктивность этой культуры в зависимости от климатических условий снижается на 10–60% (Mwale et al., 2014). В нашей стране мучнистая роса распространена повсеместно, но наибольший ущерб регистрируется в умеренно теплых и достаточно увлажненных районах, в том числе и на Северо-Западе России.

Заболевание пшеницы мучнистой росой вызывает узкоспециализированный гриб *Blumeria graminis* (DC.) E.O. Speer f. sp. *tritici* Em. Marchal (Bgt). Болезнь поражает листья, стебель, колос, проявляясь в виде белого паутинистого и мучнистого налета, который затем уплотняется и образует сероватые подушечки. Подушечки состоят из мицелия и цепочек конидий, обеспечивающих бесполое размножение гриба. В конидиальной стадии гриб в течение одного вегетационного периода может образовывать до 20 поколений. Вредоносность мучнисторосяных грибов проявляется в глубоком нарушении развития растения – снижается энергия фотосинтеза, уменьшается содержание углеводов, ослабевает способность растений к кущению, снижается абсолютный вес семян, уменьшается озерненность колосьев. Заболевание способно в короткий промежуток времени охватить значительные площади, вызывая стабильные эпифитотии.

Важным средством борьбы с болезнями является выведение устойчивых к патогенам сортов сельскохозяйственных культур. Но устойчивость ограничена во времени из-за появления биотипов гриба с новой вирулентностью, способных захватить большие площади посевов злаковых культур. Поэтому постоянный мониторинг состава популяций гриба, поиск новых эффективных генов устойчивости к болезни и внедрение их в перспективные сорта является необходимым этапом селекции. Мировая коллекция генетических ресурсов растений ВИР (Уникальная научная установка – УНУ, регистрационный номер USU_505851) дает возможность исследования устойчивых типов растений и их использования в селекционных программах.

Цель настоящей работы – анализ реакции образцов пшеницы коллекции ВИР на заражение популяцией возбудителя мучнистой росы в разные фазы развития и изучение устойчивых сортов по основным элементам продуктивности.

Материал и методы

Исследовали устойчивость к мучнистой росе (Bgt) 150 современных европейских сортов яровой мягкой пшеницы из коллекции ВИР, происхождение которых представлено в таблице 1; номера по каталогу ВИР выделенных сортов приведены в таблице 4. Восприимчивые сорта ‘Сибирка Ярцевская’ (к-38587), ‘Ленинградская 97’ (к-62935) и ‘Ленинградская 6’ (к-64900) использовали как накопители инфекции и контроль при учете поражения болезнью.

Таблица 1. Происхождение реализованных сортов яровой мягкой пшеницы из стран Европейского Союза, имеющихся в коллекции ВИР

Table 1. Origin of the released spring bread wheat cultivars from EU countries, available in the VIR collection

Страна	Число сортов
Австрия	2
Великобритания	13
Германия	21
Греция	13
Испания	8
Италия	1
Латвия	1
Нидерланды	6
Норвегия	4
Польша	17
Португалия	7
Сербия	1
Финляндия	2
Франция	8
Чехия	16
Швейцария	14
Швеция	13
Эстония	3
Всего	150

Реакцию сортов на заражение грибом изучали в фазе проростков (2018, 2019 г.), колошения и цветения растений (2014–2018 гг.). В качестве инокулюма использовали популяцию гриба (Bgt), собранную с восприимчивых растений пшеницы на экспериментальном поле научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт-Петербург, Пушкин). Популяцию гриба – возбудителя мучнистой росы анализировали с использованием изогенных и тест-линий мягкой пшеницы. Проростки пшеницы оценивали к популяции патогена при искусственном заражении. Зерновки каждого сорта (по 15–20 штук) раскладывали в кюветы на вату, смоченную водой. Выращивание растений и инкубирование на них гриба проводили при 12-часовом освещении и температуре 16°C; 12 часов без света и при температуре 13°C. Семидневные проростки заражали путем стряхивания конидий с сильно пораженных мучнистой росой растений пшеницы. Степень устойчивости оценивали через 8 и 10 дней после заражения по качественной шкале Майнса и Дитца (Mains, Dietz, 1930). Показателями проявления заболевания растений мучнистой росой явились интенсивность спороношения и качественные реакции тканей растений в ответ на внедрение патогена (хлорозы, некрозы). К классу устойчивых (R) относили растения, поражение которых соответствовало – 0, 1 балл, умеренно устойчивых (MR) – 2 балла, умеренно восприимчивых (MS) – 3 и восприимчивых (S) – 4 балла. Реакции растений с баллами 0, 1 и 2 проверяли трехкратно.

Изучение образцов по основным селекционным признакам проведено на опытном поле ВИР (Санкт-Петербург, Пушкин) в 2000–2017 гг. согласно методическим указаниям ВИР (Merezhko, 1999). В опытах использована общепринятая агротехника возделывания яровой мягкой пшеницы. Посев образцов проводили в оптимальные сроки на делянках 1 м². Стандартными сортами были Ленинградская 97¹ и Ленинградская 6¹.

Взрослые растения оценивали дважды – в фазы колошения и цветения. В этот период инфекция в поле образуется обильно и развитие болезни идет интенсивно. Проявление заболевания на естественном фоне фиксировали, используя следующую шкалу (Merezhko, 1999):

9 – устойчивость очень высокая (единичные подушечки гриба на листьях и междоузлиях нижнего яруса; их может быть и больше, но они очень мелкие – в виде слабого налета);

7 – высокая (умеренное количество подушечек на листьях и междоузлиях нижнего яруса);

5 – средняя (подушечки в массе развиваются на нижних листьях и междоузлиях, доходя до верхних ярусов отдельными рассеянными пятнами);

3 – низкая (подушечки в изобилии развиваются на листьях и междоузлиях всех ярусов и даже на колосе);

1 – очень низкая (растения полностью покрыты мучнистой росой).

К классу устойчивых (R) относили растения с оценкой 9 и 7 баллов, умеренно устойчивых (MR) – 5 баллов, умеренно восприимчивых (MS) – 3 балла и восприимчивых (S) – 1 балл.

Результаты и обсуждение.

Анализ популяции Bgt с использованием тест-линий показал присутствие в ней клонов, вирулентных к генам устойчивости *Pm1a*, *Pm2*, *Pm3a-d*, *Pm4a-b*, *Pm5*, *Pm6*, *Pm7*, *Pm8*, *Pm9*, *Pm16*, *Pm17*, *Pm19* и авирулентных

к *Pm12*. Количество образцов, изученных по устойчивости к мучнистой росе данной популяции, приведено в таблице 2.

В ювенильной фазе зарегистрировали 17 устойчивых сортов (12,7%): 'KWS Collada', 'Granus', 'Vanek' (Германия); 'Aranka', 'Alicia' (Чехия); 'Sparrow', 'KWS Alderon', 'KWS Willow' (Великобритания); 'Arabella', 'Mandaryna' (Польша); 'CH Campala' (Швейцария); 'Sensas' (Франция); 'Pasteur' (Нидерланды); 'Boett', 'Dacke', 'SW Estrad' (Швеция); 'Fram' (Норвегия). Умеренную устойчивость к мучнистой росе (балл 2) показали 25 образцов пшеницы (18,7%). Восприимчивыми (баллы 3 и 4) были 92 сорта (68,7%).

Взрослые растения оценивали в фазах колошения и цветения в поле на естественном фоне заражения мучнистой росой. В этом опыте устойчивые растения (баллы 7 и 9) зарегистрированы у 20,1% образцов, умеренно устойчивые (балл 5) – у 33,8%, умеренно восприимчивые и восприимчивые – у 35,3% и 10,8% соответственно.

Полученные результаты анализа проявления болезни на проростках и взрослых растениях объединены в группы.

Первая группа – сорта яровой мягкой пшеницы, устойчивые к мучнистой росе как в ювенильной, так и во взрослой стадиях развития: 'Dacke', 'SW Estrad' (Швеция); 'Sparrow' (Великобритания); 'Aranka' (Чехия).

Во вторую группу вошли сорта, устойчивые в проростках и умеренно устойчивые в период «колошение – цветение»: 'Arabella', 'Mandaryna' (Польша); 'Pasteur' (Нидерланды); 'Boett' (Швеция).

Третья группа представлена образцами, устойчивыми в проростках и восприимчивыми на поздних фазах развития: 'Sensas' (Франция); 'Granus', 'Vanek' (Германия); 'KWS Alderon' (Великобритания); 'CH Campala' (Швейцария).

В четвертую группу входят сорта, восприимчивые к мучнистой росе в проростках и устойчивые во взрослой фазе развития: 'Taifun', 'Thasos', 'Naxos' (Германия); 'Granny', 'Zuzana', 'Septima', 'Tercia' (Чехия); 'Koksa', 'Torka', 'Nawra', 'Bombona' (Польша); 'Sarina', 'Tybalt' (Нидерланды); 'Acheloo', 'Louros' (Греция); 'Josselin' (Франция); 'Togano' (Швейцария).

Пятая группа – сорта умеренно восприимчивы или восприимчивы на всех фазах развития.

Некоторые сорта имеют генетические характеристики устойчивости к Bgt.

Устойчивость сортов из Швеции контролируется генами *Pm1*, *Pm2*, *Pm6*, *Pm9* у 'Sunnan', геном *Pm3d* – у сортов 'SW Estrad' и 'Zebra', у сорта 'Lavett' обнаружены доминантные аллели *Pm3b* и *Pm4b* (Hysing et al., 2007). По нашим данным, эти сорта умеренно устойчивы в ювенильной фазе (балл 2) и устойчивы в полевых опытах. Устойчивость сорта 'Baldus' (Нидерланды) контролируют гены *Pm1*, *Pm4b+x*; сорта 'Triso' (Германия) – *Pm1*, *Pm4b*, *Pm5*; 'Manu' (Финляндия) – *Pm4b* (Hysing et al., 2007). Норвежский сорт 'As II' несет ген *Pm1a* (McIntosh et al., 2003). В наших условиях сорта характеризуются как умеренно восприимчивые или восприимчивые в зависимости от фазы развития. Сорт 'Torka' (Польша) предохраняет от заболевания ген *Pm5*. Сорт устойчив в фазе цветения, но восприимчив в проростках.

Большинство генов устойчивости классифицируются как расоспецифические и связаны с реакцией сверхчувствительности растения. Этот тип устойчивости, как

Таблица 2. Распределение образцов яровой мягкой пшеницы по степени поражения популяцией Bgt в зависимости от фазы развития**Table 2.** Distribution of spring bread wheat cultivars according to the degrees of Bgt susceptibility depending on their maturity phases

Происхождение	Количество образцов, изученных по устойчивости к мучнистой росе							
	проростки				взрослые растения			
	R	MR	MS	S	R	MR	MS	S
Германия	3	3	3	11	4	7	8	1
Чехия	2	4	9	1	7	6	2	-
Великобритания	3	3	7	1	1	3	7	1
Польша	2	2	6	6	5	5	5	1
Швейцария	1	5	7	1	1	4	9	-
Греция	-	1	4	9	2	3	1	6
Швеция	3	4	1	-	4	6	3	1
Франция	1	2	3	2	1	2	4	1
Испания	-	-	5	3	-	2	2	1
Нидерланды	1	-	3	2	2	2	1	-
Португалия	-	-	1	5	-	1	3	2
Норвегия	1	1	-	-	-	4	-	-
Финляндия	-	-	-	1	1	-	1	-
Латвия	-	-	1	-	-	-	1	-
Австрия	-	-	-	1	-	1	-	1
Италия	-	-	-	-	-	1	1	-
Югославия	-	-	-	-	-	-	1	-
Всего образцов, шт.	17	25	49	43	28	47	49	15
Всего образцов,%	12,7	18,7	36,6	32,1	20,1	33,8	35,3	10,8

правило, контролируется олигогенами. Программы по селекции часто основаны на внедрении в восприимчивые сорта расспецифических генов устойчивости. Но их защита кратковременна, так как преодолевается в результате накопления в популяции клонов с комплементарными генами вирулентности. В европейских странах более 90% клонов в популяции мучнистой росы вирулентны к *Pm1*. К гену *Pm2* вирулентны 80% клонов в Германии, 32% – в Австрии. Обнаружены клоны, поражающие растения с геном *Pm3a-b-g*. Многие яровые и озимые сорта пшеницы в Германии и Швеции были защищены от болезни геном *Pm4b*. В настоящее время частота вирулентности к *Pm4b* – 40–70% (Hsam, Zeller, 2002).

Интенсивные работы по идентификации генов, контролирующей устойчивость к мучнистой росе коммерческих сортов, привели к установлению новых ком-

бинаций наиболее ценных для селекции генов. Например, *Pm2+Pm3d+Pm4b+Pm6* (сорт 'Canon') или *Pm1+Pm2+Pm4b+Pm6* (сорт 'Timmo') (Hysing et al., 2007).

Нами выделена группа сортов, характеризующихся восприимчивостью к Bgt в фазе проростков и устойчивостью на поздних фазах, то есть устойчивостью взрослого растения (APR – Adult Plant Resistance). Такой тип устойчивости отличается продолжительным латентным периодом, уменьшением размера колоний патогена и снижением скорости развития эпифитотии. Генотипы пшеницы, обладающие APR, используются многие годы. К ним относятся сорта 'Knox 62', 'Massey', 'Forno', 'Fukuho-komugi', 'Saar', 'Folke' и другие. В нашем эксперименте такими характеристиками обладает немецкий сорт 'Naxos'. Его родословная: Tordo//st Мироновская 808-Bastion//Minaret (Lu et al., 2012; Lillemo et al., 2012; Ren et al., 2012).

По нашим данным, 'Naxos' поражается в проростках на 4 балла и устойчив в полевом эксперименте. Перспективно создавать сорта мягкой пшеницы, сочетающие специфическую и неспецифическую устойчивость в одном организме. Использование молекулярных маркеров генов делает более достижимым решение такой задачи.

Десять исследованных нами сортов включены в Регистр селекционных достижений Российской Федерации и рекомендованы для возделывания в России, в том числе четыре сорта – в Северо-Западном регионе: 'Licamero' (Франция), 'Sonett' (Швеция), 'Thasos' (Германия), 'Triso' (Германия) (Gossort Russia). Эти сорта характеризуются восприимчивостью к патогену в ювенильной фазе и устойчивостью (баллы 7 и 9) или умеренной устойчивостью (балл 5) в поле. В родословные некоторых из них входят сорта 'Sappo' (Pm2, Pm3d, Pm4b, Pm6), 'Sokrates' (Pm3d), 'Canon' (Pm2, Pm3d, Pm4b), 'Max' (Pm4b), 'Kadet' (Pm4b, Pm6), 'Triso' (Pm1, Pm4b, Pm5).

Анализ популяций гриба многих европейских стран показывает высокую частоту вирулентных клонов к вышеперечисленным генам устойчивости пшеницы к мучнистой росе. Но благоприятные сочетания этих генов, вероятно, могут защищать сорта в полевых условиях (Hysing et al., 2007; McIntosh et al., 2003).

Исследованные нами европейские сорта яровой мягкой пшеницы были изучены по основным ценным для селекции признакам на опытном поле ВИР (Санкт-Петербург, Пушкин). Скороспелыми были образцы из Австрии, Норвегии, Сербии, Финляндии и Франции. Позднеспелостью характеризовались сорта из Великобритании. Высокорослыми были образцы из Австрии, Латвии, Финляндии. Короткостебельностью отличались сорта из Греции, Испании, Нидерландов, Португалии, Сербии, Франции и Чехии. Мелким зерном отличались образцы из Латвии. Очень низкую урожайность имели сорта Греции (табл. 3).

Таблица 3. Результаты полевого изучения европейских сортов яровой мягкой пшеницы
(Санкт-Петербург, Пушкин, 2000–2017 гг.)

Table 3. Field study results for European spring bread wheat cultivars (Pushkin, St. Petersburg, 2000–2017)

Происхождение	Вегетационный период	Высота растений	Масса 1000 зерен	Масса зерна с 1 м ²
Австрия	короткий	высокая	средняя	низкая
Великобритания	длинный	средняя	средняя	средняя
Германия	средний	средняя	средняя	средняя
Греция	средний	короткая	низкая	очень низкая
Испания	средний	короткая	средняя	средняя
Латвия	средний	высокая	очень низкая	средняя
Нидерланды	средний	короткая	средняя	средняя
Норвегия	короткий	средняя	низкая	средняя
Польша	средний	средняя	средняя	низкая
Португалия	средний	короткая	средняя	низкая
Сербия	короткий	короткая	средняя	низкая
Финляндия	короткий	высокая	низкая	средняя
Франция	короткий	короткая	средняя	средняя
Чехия	средний	короткая	средняя	средняя
Швейцария	средний	средняя	средняя	низкая
Швеция	средний	средняя	средняя	средняя

Ниже приводим краткие характеристики выделенных по устойчивости к мучнистой росе сортов яровой мягкой пшеницы (табл. 4).

Образцы из *первой группы* (проростки – R, полевая оценка – R) характеризовались среднеспелостью, зерном средней крупности и урожайностью на уровне стандартных сортов. Короткостебельностью отличались

сорта 'Aranka' (Чехия) и 'Sparrow' (Великобритания).

Во *второй группе* (проростки – R, полевая оценка – MR) все образцы были скороспелыми, с зерном средней крупности. Сорт 'Pasteur' (Нидерланды) характеризовался короткостебельностью. По урожайности выделен шведский сорт 'Voett'.

Таблица 4. Характеристика выделенных по устойчивости к мучнистой росе европейских сортов яровой мягкой пшеницы (Санкт-Петербург, Пушкин, 2000–2017 гг.)

Table 4. Basic breeding characteristics of the European spring bread wheat cultivars with resistance to powdery mildew (Pushkin, St. Petersburg, 2000–2017)

Номер по каталогу ВИР	Название сорта	Года изучения	Период «всходы – колошение»		Высота растения		Масса 1000 зерен		Масса с 1 м ²		Группа выделенных по устойчивости сортов
			дни $\bar{x} \pm S_x$	балл	см $\bar{x} \pm S_x$	балл	$\bar{G} \pm S_x$	балл	$\bar{G} \pm S_x$	балл	
63469	Thasos	2000, 2001, 2012	47,0±7,81	5	82,0±10,58	5	28,5±2,12	5	217,3±13,01	5	4
63479	Dacke	2000, 2012, 2013	44,7±8,62	5	95,7±11,59	5	29,5±2,13	5	202,3±62,85	5	1
64277	Aranka	2003-2005	48,0±2,64	3	75,0±5,00	7	36,9±3,71	5	258,3±25,02	5	1
64435	SW Estrad	2004, 2005	50,0±1,41	3	100,0±0,00	5	33,2±1,13	5	267,5±102,53	5	1
64480	Torka	2004-2008	48,4±3,13	3	106,0±5,47	5	39,4±3,07	7	262,5±311,24	5	4
65254	Bombona	2010, 2011	44,0±1,41	5	90,0±0,00	5			169,0±117,37	3	4
65262	Naxos	2012, 2013	36,0±1,41	7	85,0±14,14	5	35,8±0,35	5	115,0±7,07	1	4
65576	Zuzana	2012-2014	42,3±6,11	5	72,3±4,04	7	30,1±6,54	5	215,5±92,85	5	4
65578	Septima	2012, 2013	39,5±2,12	5	70,0±0,00	7	32,5±4,17	5	400,5±218,49	7	4
65579	Tercie	2012, 2013	39,5±2,12	5	67,5±3,53	7	32,0±0,35	5	324,0±161,22	7	4
66090	Sparrow	2014-2016	51,2±4,38	3	71,6±4,72	7	38,8±3,78	7	169,0±79,5	3	1
66093	Pasteur	2014-2017	46,2±1,72	5	81,7±5,16	5	40,8±4,99	7	248,8±44,75	5	2
62935	Ленинградская 97 (st1)	2000-2017	43,8±4,22	5	105,7±10,13	5	31,0±3,19	5	211,9±85,36	5	
64900	Ленинградская 6 (st2)	2009-2017	41,9±3,50	5	99,9±5,92	5	32,5±3,51	5	237,0±84,67	5	

Примечание: период «всходы – колошение», балл (7 – короткий, 5 – средний, 3 – длинный); высота растения, балл (5 – средняя, 7 – короткая); масса 1000 зерен, балл (5 – средняя, 7 – высокая); масса с 1 м², балл (1 – очень низкая, 3 – низкая, 5 – средняя, 7 – высокая)

Note: period from seedlings to heading, pts (7 – short, 5 – medium, 3 – long); plant height, pts (5 – medium, 7 – high); 1000 grain weight, pts (5 – medium, 7 – high); weight per 1 m², pts (1 – very low, 3 – low, 5 – medium, 7 – high)

Третья группа (проростки – R, полевая оценка – S) образцов была короткостебельной. По скороспелости выделены сорт 'CN Samrala' (Швейцария). Сорт 'KWS Alderon' (Великобритания) имел крупное зерно. Урожайность образцов была низкая, только французский сорт 'Sensas' по этому показателю приблизился к стандартам.

В четвертой группе сортов (проростки – S, полевая оценка – R) по скороспелости выделены: 'Naxos' и 'Thasos' (Германия), 'Togano' (Швейцария). Короткостебельностью характеризовались: 'Nawra' (Польша), 'Tybalt' (Нидерланды), чешские сорта 'Septima', 'Tercie' и 'Zuzana'. Сорта 'Granny' (Чехия), 'Nawra' и 'Torka' (Польша), 'Tybalt' (Нидерланды) были крупнозерными. Урожайными были сорта 'Septima' (Чехия), 'Taifun' и 'Thasos' (Германия).

Таким образом, сорта, устойчивые к мучнистой росе на разных фазах развития и имеющие высокие значения отдельных ценных для селекции признаков, целесообразно использовать в качестве исходного материала для селекции на иммунитет в условиях Северо-Запада РФ.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

References/Литература

- EU Plant Variety Database (v.3.2). Available from: http://ec.europa.eu/food/plant/plant_propagation_material/plant_variety_catalogues_databases/search/public/index.cfm?event=SearchForm&ctl_type=A [accessed May 13, 2019].
- Gossort Russia (Gossortkomissiya RF). [in Russian] (ФГБУ «Госсорткомиссия»). URL: <http://gossortrf.ru> [дата обращения 13.05.2019].
- Hsam S.L.K., Zeller F.J. Breeding for powdery mildew resistance in common wheat (*Triticum aestivum* L.). In: Belanger R.R., Dik A.J., Bushnell W.R., Carver T.L.W. (eds). *The powdery mildews: a comprehensive treatise*. St. Paul, Minn.: PUBD APS Press; 2002. p.219-238.
- Hysing S.C., Merker A., Liljeroth E., Koebner R.M.D., Zeller F.J., Hsam S.L.K. Powdery mildew resistance in 155 Nordic bread wheat cultivars and landraces *Hereditas*. 2007;144(3):102-119. DOI: 10.1111/j.2007.0018-0661.01991.x

- Lillemo M., Bjørnstad Å., Skinnes H. Molecular mapping of partial resistance to powdery mildew in winter wheat cultivar Folke. *Euphytica*. 2012;185(1):47-59. DOI: 10.1007/s10681-011-0620-x
- Lu Q., Bjørnstad Å., Ren Y., Asad M.A., Xia X., Chen X., Ji F., Shi J., Lillemo M. Partial resistance to powdery mildew in German spring wheat 'Naxos' is based on multiple genes with stable effects in diverse environments. *Theor. Appl. Genet.* 2012;125(2):297-309. DOI: 10.1007/s00122-012-1834-6
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M., Dubcovsky J., Rogers W.J., Appels R. Catalogue of gene symbols for wheat. In: Pogna N.E., Romano M., Pogna E.A., Galterio G. (eds). *Proc. 10 Intern. Wheat Genet. Symp. Vol. 4*. Paestum, Italy; 2003.
- Mains E.B., Dietz S.M. Physiologic forms of barley mildew *Erysiphe graminis* DC. *Phytopath.* 1930;20(3):229-239.
- Merezhko A.F. (ed.). Replenishment, preservation *in vivo* and study of the world collection of wheat, Aegilops and triticale: Methodological guidelines (Popolneniye, sokhraneniye v zhivom vide i izucheniye mirovoy kollektzii pshenitsy, egilopsa i tritikale: Metodicheskiye ukazaniya). St. Petersburg: VIR; 1999. [in Russian] (Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале: Методические указания / под ред. А.Ф. Мережко. Санкт-Петербург: ВИР; 1999).
- Mwale V.M., Chilembwe E.H.C., Uluko H.C. Wheat powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*): Damage effects and genetic resistance developed in wheat (*Triticum aestivum*). *Int. Res. J. Plant Sci.* 2014;5(1):1-16. DOI: 10.14303/irjps.2013.068
- Ren Y., He Z., Li J., Lillemo M., Wu L., Bai B., Lu Q., Zhu H., Zhou G., Du J., Lu Q., Xia X. QTL mapping of adult-plant resistance to stripe rust in a population derived from common wheat cultivars Naxos and Shanghai 3/Catbird. *Theor. Appl. Genet.* 2012;125(6):1211-1221. DOI: 10.1007/s00122-012-1907-6
- Tyryshkin L.G., Zuev E.V., Lebedeva T.V. Characteristics of spring bread wheat cultivars from VIR collection new entries for diseases resistance and other agronomically valuable traits. *Izvestiya Saint-Petersburg State Agrarian University*. 2016;(43):64-67. [in Russian] (Тырышкин Л.Г., Зуев Е.В., Лебедева Т.В. Характеристика сортов яровой мягкой пшеницы из новейших поступлений коллекции ВИР по устойчивости к болезням и другим хозяйственно ценным признакам. *Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета*. 2016;(43):64-67).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The authors declare the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Лебедева Т.В., Зуев Е.В., Брыкова А.Н. Перспективность использования современных европейских сортов яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к мучнистой росе в Северо-Западном регионе РФ. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):170-176. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-170-176

Lebedeva T.V., Zuev E.V., Brykova A.N. Prospects of employing modern european cultivars of spring bread wheat in the breeding for powdery mildew resistance in the Northwestern region of Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):170-176. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-170-176

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-170-176>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Все авторы одобрили рукопись/All authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

АЛЛЕЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГЕНОВ, КОНТРОЛИРУЮЩИХ РЕАКЦИЮ НА ЯРОВИЗАЦИЮ И ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ К ФОТОПЕРИОДУ СРЕДИ СОРТОВ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ РАЗЛИЧНОГО ГЕОГРАФИЧЕСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-177-185

УДК 631.527

Поступление/Received: 13.10.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Ж. Т. КАЛЫБЕКОВА

Баишев Университет,
030000 Республика Казахстан, г. Актобе,
ул. Братьев Жубановых, 302А;
✉ zhanarkalybekova@mail.ru

ALLELIC DIVERSITY OF GENES CONTROLLING
RESPONSES TO VERNALIZATION AND PHOTOPERIOD
AMONG SPRING BREAD WHEAT VARIETIES
OF DIVERSE GEOGRAPHIC ORIGIN

ZH. T. KALYBEKOVA

Baishev University,
302A Zhubanov Brothers St., Aktobe 030000,
Republic of Kazakhstan;
✉ zhanarkalybekova@mail.ru

Яровая мягкая пшеница – важнейшая зерновая культура, возделываемая в различных климатических условиях и широтах. Современные молекулярно-генетические исследования пшеницы направлены на изучение генетического потенциала данной культуры. В настоящее время разработаны молекулярные маркеры для определения аллелей генов *Vrn* (*vernalization response*) и *Ppd* (*photoperiod response*). Гены *Vrn* ответственны за регуляцию скорости развития и структуру урожая. Гены *Ppd* определяют реакцию растений на длину дня, то есть на сроки зацветания и начала колошения растений в разных условиях возделывания. Использование диагностических ДНК-маркеров позволило проанализировать присутствие аллельных комбинаций генов *Vrn* и *Ppd* в местных и коммерческих сортах пшеницы стран Европы, Азии, Северной и Южной Америки, Африки и Австралии.

Настоящий обзор обобщает результаты исследований о распределении аллелей генов *Vrn* и *Ppd* в селекционном материале пшеницы в различных географических районах ее возделывания. Например, доминантный аллель *Vrn-A1a* обнаружен у 62% европейских сортов; 52% изученных сортов турецкой пшеницы несли доминантные аллели *Vrn-B1*. Доминантный *Vrn-D1* обнаружен у 61% изученных пакистанских образцов. *Vrn-D1* присутствует у 41,9% изученных сортов китайской пшеницы. Более высокая частота встречаемости *Ppd-D1a* характерна для сортов Западной Европы. Аллель *Ppd-D1a* был обнаружен в 58,6% сортов в коллекции пшеницы Турции, причем в коммерческих сортах частота этого аллеля составила 60%. 97% местных афганских сортов являются фотопериодически чувствительными (носителями *Ppd-D1b*) и распределены по всей территории страны без особой зависимости от агроэкологических зон. Все пакистанские сорта являются фотопериодически нечувствительными (носителями *Ppd-D1a*). В Китае наибольшая частота встречаемости аллеля *Ppd-D1a* отмечена в зоне VII агроэкологической (87,5% сортов).

Ключевые слова: гены *Vrn* и *Ppd*, вегетационный период, районы возделывания сортов, аллель-специфичные праймеры, местный сорт.

Spring bread wheat is the most important cereal crop, cultivated under various climatic conditions and on different latitudes. Modern molecular genetic studies of wheat are aimed at investigating the crop's genetic potential. By now, molecular markers have been developed to identify alleles of the *Vrn* (*vernalization response*) and *Ppd* (*photoperiod response*) genes. *Vrn* genes are responsible for crop development rate regulation and crop yield structure. *Ppd* genes determine the response of plants to the length of the day, that is, the timing of flowering and the beginning of heading in plants under different cultivation conditions. The use of diagnostic DNA markers made it possible to analyze the presence of allelic combinations of the *Vrn* and *Ppd* genes in local and commercial wheat varieties from Europe, Asia, North and South Americas, Africa and Australia.

This review summarizes the results of studies on the distribution of alleles of *Vrn* and *Ppd* genes in wheat breeding material over different geographical areas of its cultivation. For example, the dominant *Vrn-A1a* allele was found in 62% of European varieties; 52% of the studied Turkish wheat varieties carried dominant *Vrn-B1* alleles. A dominant *Vrn-D1* was found in 61% of Pakistani wheat accessions. *Vrn-D1* is present in 41.9% of the studied varieties of Chinese wheat. Higher incidence of *Ppd-D1A* is typical for West European varieties. A *Ppd-D1a* allele was found in 58.6% of varieties preserved in the Turkish wheat collection, with a 60% frequency of this allele in commercial cultivars. Among local Afghan varieties, 97% are sensitive to photoperiod (carriers of *Ppd-D1b*); they are distributed throughout the country without much dependence on agroecological zones. All Pakistani varieties are insensitive to photoperiod (carriers of *Ppd-D1a*). In China, the highest incidence of the *Ppd-D1a* allele was observed in zone VII (87.5% of varieties).

Key words: *Vrn* and *Ppd* genes, growing season, cultivation areas, allele-specific primers, local variety.

Введение

Пшеница занимает около 17% всех мировых посевных площадей, являясь основным продуктом питания населения Земли (Goncharov, 2012). Среди сортимента мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) присутствуют яро-

вые и озимые формы. Длительная domestикация пшеницы позволила приспособить данную культуру к возделыванию в широком диапазоне климатических условий, высотности и плодородия почвы (Bushuk, 1998). Засуха – самый сложный и разрушительный абиотический стрессор, сопровождающий всю историю земледелия. Ущерб

от нее превышает ущерб от любого другого стрессора (Крупнов, 2013).

В настоящее время обнаружены и изучены гены, которые не только контролируют элементы продуктивности, но и обеспечивают устойчивость к различным неблагоприятным абиотическим и биотическим стрессорам. Адаптивность пшеницы к определенным условиям окружающей среды требует формирования жизненного цикла растения таким образом, чтобы цветение и созревание происходили в наиболее подходящее время (Cockram et al., 2007).

Понимание генетических механизмов, лежащих в основе этих процессов, необходимо для создания сортов пшеницы, специально адаптированных к различным условиям, обеспечивая тем самым максимальное производство этой важнейшей сельскохозяйственной культуры (Ortiz-Ferraga et al., 1995).

Способность к произрастанию в различных климатических условиях, жизненный цикл, тип развития и продолжительность вегетационного периода пшеницы определяются главным образом аллельным составом генов, регулирующих потребность в яровизации (гены *Vrn*) и чувствительность к фотопериоду (гены *Ppd*) (Worland, 1996; Snape et al., 2001; Distelfeld et al., 2009; Kamran et al., 2014; Bentley et al., 2013). Сообщается, что аллели, гаплотипы и вариации числа копий генов, определяющих потребность в яровизации (*Vrn*) и фотопериодическую реакцию (*Ppd*), влияют на адаптивность сортов пшеницы в различных климатических условиях, изменяя не только сроки прохождения ключевых фаз развития, но и урожайность (Dowla et al., 2018). Так, например, снижение фертильности пыльцы у пшеницы вследствие засухи является основной причиной потери зерна в условиях дефицита влаги (Khalid et al., 2014). Гены *Vrn* и *Ppd* клонированы в последние годы для пшеницы и ячменя, описано несколько их аллельных вариантов (Yan et al., 2003, 2004, 2006; Fu et al., 2005; Turner et al., 2005; Beales et al., 2007; Milec et al., 2011; Shcherban et al., 2011).

Цель настоящего обзора – обобщение результатов исследований о распределении аллелей генов *Vrn* и *Ppd* в селекционном материале пшеницы в различных географических районах ее возделывания.

Аллельное разнообразие генов *Vrn* пшеницы

Аллели генов *Vrn* определяют разделение пшеницы на озимые и яровые формы. Озимые сорта в основном адаптированы к районам со средней температурой января от -7 до $+4^{\circ}\text{C}$, в то время как яровые приспособлены к районам с температурой ниже или выше этого диапазона (Iwaki et al., 2000, 2001).

Различные частоты аллелей *Vrn*, выявленные среди сортов пшеницы в различных регионах возделывания, свидетельствуют о том, что эти комбинации аллелей имеют адаптивное значение (Gotoh, 1979; Goncharov, 1998; Stelmakh, 1990, 1997; Iwaki et al., 2000, 2001).

У пшеницы описаны гены *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* (ранее *Vrn1*, *Vrn2*, *Vrn3*; совместно их обозначают как локусы *Vrn-1*), локализованные в хромосомах 5AL, 5BL и 5DL соответственно (Law et al., 1976; Maystrenko, 1992). Кроме того, описан ген *Vrn-D4* (ранее *Vrn4*), расположенный на хромосоме 5D (Kato et al., 1993), а также *Vrn-B3* (ранее *Vrn5*) на хромосоме 7BS (Law, Wolfe, 1966).

Присутствие доминантного аллеля одного из генов *Vrn* определяет яровой тип развития пшеницы. Доми-

нантный ген *Vrn-A1* эпистатичен по отношению к остальным генам *Vrn* и считается, что носители доминантного аллеля этого гена полностью нечувствительны к яровизации. Доминантные аллели генов *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Vrn-D4* определяют менее выраженную нечувствительность к яровизации (Pugsley, 1971, 1972).

Гены *Vrn* по-разному влияют на длину вегетационного периода. Самыми раннеспелыми являются сорта, несущие доминантный аллель гена *Vrn-A1*, тогда как сорта только с доминантным аллелем гена *Vrn-B1* – самые позднеспелые. Сорта, несущие доминантный аллель гена *Vrn-D1*, занимают по срокам начала колошения промежуточное положение между двумя указанными группами, но ближе скорее к растениям с *Vrn-A1*, чем с *Vrn-B1* (Pugsley, 1972; (Košner, Pánková, 2004). Наиболее скороспелыми являются сорта с доминантными аллелями всех трех генов – *Vrn-A1 / Vrn-B1 / Vrn-D1*, но они отличаются наименьшей продуктивностью, у них снижены показатели компонентов урожайности и практически такая комбинация аллелей не встречается среди существующих сортов (Stelmakh, 1986).

На сроки перехода к колошению, а также на связанные с ним компоненты урожайности гены *Vrn* влияют не только по отдельности, но и в комбинации друг с другом (Stelmakh, 1992). Самыми высокоурожайными являются сорта с одним геном *Vrn-A1* или двумя генами *Vrn-A1* и *Vrn-B1*: они отличаются хорошими показателями продуктивности, а раннеспелость позволяет им в полной мере пройти налив зерна. Сорта с доминантным геном *Vrn-B1* или комбинацией *Vrn-B1 / Vrn-D1* имеют высокие показатели признаков продуктивности, но из-за позднеспелости нарушается нормальный налив зерна, поэтому по продуктивности они уступают сортам с геном *Vrn-A1* и двумя генами *Vrn-A1* и *Vrn-B1*. Носители доминантного гена *Vrn-D1* – одного или в комбинации с генами *Vrn-A1* или *Vrn-B1* – по продуктивности не превосходят другие сорта, но имеют преимущество при возделывании пшеницы в зонах со стрессовыми условиями во время налива зерна, такими как засуха и высокая температура (Redmon et al., 1996).

Ген *Vrn-1* – член семейства MADS-box-содержащих генов, кодирующих транскрипционные факторы (Trevaskis et al., 2003; Murai et al., 2003). Вставки и/или делеции в промоторе или первом интроне гена *Vrn-A1* обуславливают яровой тип развития. Они обозначены как аллели *Vrn-A1a*, *Vrn-A1b* и *Vrn-A1c* (Yan et al., 2004; Fu et al., 2005; Golovnina et al., 2010). Яровые пшеницы отличаются от озимых нуклеотидной последовательностью промотора или первого интрона гена *Vrn-A1*, исключая воздействие репрессоров.

L. Yan et al. (2004) разработали аллель-специфичные праймеры, которые позволяют амплифицировать последовательность, включающую 5'-нетранскрибируемый участок гена, первый экзон и участок первого интрона. С использованием этих праймеров ожидаемый размер амплифицированного фрагмента ПЦР для «не нарушенного» делециями или вставками рецессивного аллеля *vrn-A1* составляет 734 пн. Наиболее распространенный доминантный аллель *Vrn-A1a* характеризуются вставками повторяющихся последовательностей в участке промотора, в результате чего продукт ПЦР представлен двумя фрагментами 965 и 876 пн. Доминантный аллель *Vrn-A1b* отличается от рецессивного аллеля *vrn-A1* делецией размером 20 пн в промоторном участке гена, соответственно, ожидаемый размер ПЦР-фрагмента – 714 пн (Potokina et al., 2014).

Аллельное разнообразие генов *Ppd* у пшеницы

У пшеницы чувствительность к продолжительности светового периода суток (фотопериод) обусловлена преимущественно аллельным составом гомеологической серии генов Photoperiod-1 (*Ppd-1*) (Snape et al., 2001), которые относятся к семейству генов *Pseudo response regulator*, известных регуляторов суточных ритмов у *Arabidopsis* (Turner et al., 2005). В соответствии с рекомендациями новой номенклатуры (McIntosh et al., 2003), гены, детерминирующие фотопериодическую чувствительность, обозначаются как *Ppd-A1* (хромосома 2A), *Ppd-B1* (хромосома 2B), *Ppd-D1* (хромосома 2D). Полная нуклеотидная последовательность определена для всех трех генов у мягкой пшеницы (Beales et al., 2007).

Гомозиготы по рецессивным аллелям *ppd-1* (дикий тип) характеризуются задержкой колошения на коротком дне (< 10 ч) и обладают высокой чувствительностью к удлинению фотопериода (~16 ч). Носители доминантных аллелей *Ppd1* (мутантный тип) нечувствительны к продолжительности фотопериода и имеют одинаковое колошение как на длинном, так и на коротком дне. Гены *Ppd-1* являются важным регулятором цветения у злаков. Так, раннее цветение сортов пшеницы с доминантным геном *Ppd1* является важной региональной адаптацией, позволяющей избежать неблагоприятных климатических условий, в частности высоких температур летнего периода (Kato, Yokoyama, 1992; Law, Worland, 1997; Worland et al., 1998).

Ген *Ppd-D1*, локализованный в хромосоме 2D, рассматривается в качестве ключевого локуса, определяющего фотопериодическую чувствительность гексаплоидных пшениц (Beales et al., 2007). Доминантный аллель этого гена (*Ppd-D1a*), обеспечивающий нейтральную реакцию на фотопериод, отличается от рецессивного аллеля (*Ppd-D1b*) делецией размером 2089 пн, выявляемой с помощью полимеразной цепной реакции с аллель-специфичными праймерами (Beales et al., 2007).

Генотипирование по генам *Vrn* и *Ppd* сортов яровой мягкой пшеницы стран Европы коллекции генбанка IPK (Гатерслебен, Германия)

Исследования с использованием диагностических ДНК-маркеров позволили определить аллельный состав *VRN-1* и *Ppd* в коллекциях пшеницы крупнейших генных банков Европы, таких как ВИР и IPK (Gatersleben) (Lysenko et al., 2014; Shcherban et al., 2015).

А. В. Shcherban et al. (2015) изучили разнообразие 245 яровых сортов пшеницы коллекции генбанка IPK из основных эколого-географических регионов Европы. С помощью диагностических молекулярных маркеров для выявления аллелей *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* было обнаружено, что доминантный аллель *Vrn-A1a* присутствовал у 62% европейских сортов, представленных на большой территории, включая Северную, Западную и Центральную Европу. Для рецессивного аллеля *vrn-A1* наблюдалась противоположная тенденция, а именно его частота значительно возрастает в южных регионах Европы. Частота доминантного аллеля *Vrn-A1b* также самая высокая в Южной Европе (20% против 1,2% в остальной части Европы). Интересно, что более половины сортов пшеницы из Португалии содержат аллель *Vrn-A1b*.

А. В. Shcherban et al. (2015) сообщали, что сходная высокая представленность *Vrn-B1a* характерна для сортов пшеницы Северной, Западной и Центральной Европы (56–72%), в то время как частота встречаемости аллеля *Vrn-B1c* в этих регионах варьирует в пределах 3,6–7,7%.

Vrn-B1c встречается преимущественно в странах Восточной Европы, таких как Болгария, Румыния и т. д. Частота встречаемости рецессивного аллеля *vrn-B1* примерно одинакова в Северной и Южной Европе. Показано, что в отличие от аллелей *Vrn-A1a* и *Vrn-A1*, аллели *Vrn-B1a* и *vrn-B1* не претерпевают резких изменений по встречаемости у сортов в зависимости от географической широты их возделывания.

Vrn-D1a является преобладающим аллелем в генотипах яровой пшеницы, адаптированных к тропическим и субтропическим регионам (Iwaki et al., 2001; Zhang et al., 2008; Eagles et al., 2010), и практически отсутствует у яровых сортов пшеницы, произрастающих в Западной Европе и Сибири (Stelmakh, 1990; Moiseyeva, Goncharov, 2007; Shcherban et al., 2012).

В странах Европы *Vrn-A1a* был обнаружен в сочетании с доминантным аллелем *Vrn-B1* и рецессивным *vrn-D1* у 62,5% сортов. Такая же комбинация имеет аналогичную долю (59,5% сортов) среди российских сортов яровой пшеницы (Shcherban et al., 2012). Следует подчеркнуть, что генотипы яровой пшеницы, имеющие *Vrn-B1* в сочетании с *Vrn-A1*, проявляют нечувствительный к яровизации фенотип из-за эпистатической природы *Vrn-A1* (Pugsley, 1971). Ранее было показано, что частоты генотипов с моногенным *Vrn-B1* (*Vrn-D1*) контролем яровизации выше в южных регионах (Zhang et al., 2008). Такие генотипы могут иметь преимущество в урожайности в регионах с более длительным вегетационным периодом из-за их относительного позднего созревания в результате их потребности в яровизации (Pugsley, 1971; Stelmakh, 1992).

Для изучения разнообразия аллелей *Ppd-D1* среди сортов в исследованиях А. В. Shcherban et al. (2015) использована специфическая комбинация праймеров, позволяющая различать два разных аллеля: рецессивный *ppd-D1b* и доминантный *Ppd-D1a* (Beales et al., 2007). Среди 245 сортов 224 (91,5%) сорта имели аллель *Ppd-D1b*, определяющий чувствительность к фотопериоду, тогда как 21 сорт (8,5%) имели аллель *Ppd-D1a*, контролирующей нечувствительность к этому фактору. Последний ген был обнаружен в основном в сортах пшеницы из Южной Европы (18 из 55 сортов), тогда как в других регионах Европы он встречается редко (3 сорта). Наибольшая частота встречаемости *Ppd-D1a* наблюдалась в сортах итальянской пшеницы (12 из 23 сортов).

Таким образом, сочетание аллеля *Ppd-D1b* с двумя доминантными аллелями *Vrn-A1* и *Vrn-B1* представляет собой наиболее распространенный генотип яровой пшеницы для большей части Европы, за исключением южного региона, где отсутствие потребности в яровизации моногенно контролируется *Vrn-B1* (или *Vrn-D1*).

Генотипирование по генам *Vrn* и *Ppd* сортов пшеницы коллекции генбанка генетических ресурсов пшеницы (MTA ATK, Martonvásár, Hungary)

Т. Kiss et al. (2014) с помощью диагностических молекулярных маркеров определили аллельный состав генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Ppd-B1* и *Ppd-D1* у 683 образцов пшеницы, хранящихся в генбанке генетических ресурсов пшеницы Венгрии (MTA ATK, Martonvásár, Hungary). В их числе: 521 – из Европы, 62 – из Азии, 6 – из Африки, 90 – из Америки и 4 сорта из Австралии. Среди проанализированных генотипов были как стародавние сорта, так и новый селекционный материал. Частота встречаемости доминантного аллеля *Vrn-A1* оказалась невысокой – 6%, *Vrn-B1* обнаружен у 7% образцов, а аллель *Vrn-D1* был выявлен у 6% образцов. Доминан-

тные аллели *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* встречались наименее часто в европейских образцах (2, 3 и 3% соответственно), в Азии это соотношение составляло 10, 11 и 24%, а среди американских образцов – 14, 18 и 8%. Доминантные аллели *Vrn-A1* и *Vrn-B1* обнаружены чаще у американских сортов, в то время как присутствие аллеля *Vrn-D1* было более характерно для образцов пшеницы из Азии.

В исследованиях М. Iqbal et al. (2007) самая высокая частота встречаемости (85%) *Vrn-A1a* обнаружена у канадской яровой пшеницы, у 69% яровой мягкой пшеницы из Тихоокеанского Северо-Западного региона США (Santra et al., 2009) и у 50% в сортах яровой пшеницы США и Аргентины (Yan et al., 2004).

В исследованиях Т. Kiss et al. (2014) доминантный аллель *Ppd-D1a* присутствовал у 57% проанализиро-

ванных генотипов, преимущественно из Европы и Азии. В Европе аллель *Ppd-D1a* встречался в сортах восточных, южных и юго-восточных регионов, но более высокая частота встречаемости этого аллеля была обнаружена в сортах Западной Европы (Worland et al., 1998).

Доминантный аллель *Ppd-B1a* был обнаружен у 151 образца (22%) из Азии, Америки и Европы (Kiss et al., 2014). В случае гена *Ppd-B1* имеется гораздо меньше информации о встречаемости, типе и распределении нечувствительного аллеля у сортов пшеницы различного географического происхождения.

Т. Kiss et al. (2014) сообщали о том, что частотное распределение групп аллелей различалось не только между континентами, но и между географическими регионами Европы (таблица).

Таблица. Частотное распределение комбинаций аллелей генов *Vrn* и *Ppd* в образцах пшеницы из различных регионов (по Т. Kiss et al., 2014)

Table. Frequency distribution of allele combinations for *Vrn* and *Ppd* genes in wheat accessions from different regions (by T. Kiss et al., 2014)

Комбинация аллелей <i>Vrn</i> и <i>Ppd</i>	Номер вариантов комбинация	Регион	Частота встречаемости (%)
<i>vrn-A1, vrn-B1, vrn-D1, ppd-B1, Ppd-D1</i>	1	Европа, в том числе: А. Западная Европа В. Центральная Европа С. Восточная Европа D. Юго-Восточная Европа E. Южная Европа	44 25 47 80 52 38
		Азия	19
		Америка	18
<i>vrn-A1, vrn-B1, vrn-D1, ppd-D1</i>	2	Америка	28
		Европа, в том числе: А. Западная Европа В. Центральная Европа С. Восточная Европа D. Юго-Восточная Европа	33 43 38 7 5
<i>vrn-A1, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1, Ppd-D1</i>	3	Азия	35
		Европа, в том числе: А. Восточная Европа В. Юго-Восточная Европа	11 12 40
<i>vrn-A1, vrn-B1, vrn-D1, Ppd-B1, ppd-D1</i>	4	Америка	13
<i>vrn-A1, vrn-B1, Vrn-D1, Ppd-B1, Ppd-D1</i>	7	Азия	18
		Южная Европа	15

Генотипирование по генам *Vrn* сортов пшеницы Южной Америки

Яровая мягкая пшеница – наиболее распространенная культура в условиях Аргентины, что подтверждено исследованиями многих авторов (Appendino et al., 2003; Fu et al., 2005; Vanzetti et al., 2013).

M. L. Appendino et al., (2003) провели изучение 68 сортов, возделываемых с 1930 по 1990 г., и обнаружили, что около 60% образцов нечувствительны к яровизации.

D. Fu et al. (2005) с использованием аллель-специфичных праймеров изучили 67 сортов, которые возделывались в Аргентине с 1930 по 2004 г.; из них 92,5% (62 сорта) характеризовались присутствием доминантного аллеля одного из генов *Vrn-1* и только 5 сортов (7,5%) отличились комбинацией доминантных аллелей всех трех генов *Vrn-A1 / Vrn-B1 / Vrn-D1*. Помимо этого, D. Fu et al. (2005) сообщили, что аргентинские и калифорнийские сорта отличались более низкой частотой встречаемости доминантного аллеля *Vrn-A1* и более высокой частотой доминантного аллеля *Vrn-D1* относительно мирового генетического разнообразия пшеницы в целом. Этот результат согласуется с общей тенденцией, о которой сообщает A. F. Stelmakh (1997): уменьшение встречаемости аллелей *Vrn-A1* и *Vrn-B1* и увеличение частоты встречаемости аллеля *Vrn-D1* в регионах, более близких к экватору.

L. S. Vanzetti et al. (2013) провели биохимические и молекулярные исследования 102 сортов пшеницы коллекции генбанка Аргентины (INTA Marcos Juarez Wheat Germplasm Bank), которые возделывались с 1999 по 2010 г. В результате было установлено, что встречаемость доминантных аллелей *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* составила 91% и только 11 сортов выделились присутствием рецессивных аллелей всех генов *Vrn*. При этом 89% изученных сортов являются наиболее приспособленными к условиям Аргентины. В этих исследованиях также была отмечена высокая встречаемость нечувствительных к фотопериоду аллелей *Ppd-D1a* и/или *Ppd-B1a* (72%), по сравнению с комбинацией аллелей *Ppd-D1b / Ppd-B1b*, ассоциированной с чувствительностью к фотопериоду (28%). Исходя из этих данных, у сортов пшеницы из Аргентины было обнаружено следующее соотношение по частоте встречаемости: яровые нечувствительные (62%) > яровые чувствительные (27%) > озимые нечувствительные (10%) > озимые чувствительные (1%).

Генотипирование по генам *Vrn* и *Ppd* сортов пшеницы Турции

Современная селекция пшеницы в Турции началась в 1925 г. с целью отбора адаптированных линий местных сортов. Начиная с 1967 г., при содействии международных организаций, в рамках национального проекта по созданию и изучению пшеницы было создано 100 сортов пшеницы (Braun et al., 2001). В исследованиях E. E. Andeden et al. (2011) сорта турецкой пшеницы, созданные в более ранний период (с 1935 года), были подвергнуты систематическому скринингу на наличие аллелей, контролирующих яровизацию и фотопериодическую чувствительность. С использованием диагностических маркеров проанализированы 70 сортов пшеницы (из них 6 – стародавние сорта). Результаты показали, что 14% изученных сортов турецкой пшеницы несли доминантные аллели *Vrn-A1*, 52% – *Vrn-B1* и 27% – *Vrn-D1*. Доминантный аллель *Vrn-A1a* был обнаружен у 8 сортов, тогда как доминантный аллель *Vrn-A1b* – только в 2 сортах, аллель *Vrn-A1c* не обнаружен. Частота *Vrn-A1a* в изученной коллекции пшеницы была намного ниже по сравнению с такими регионами, как Аргентина (Yan et al., 2004), Калифорния (Fu et al., 2005), Канада (Iqbal et al., 2007).

Генотипы, несущие *Vrn-B1* отдельно или в комбинации с *Vrn-A1*, выделились ранним цветением и созреванием по сравнению с другими комбинациями (Iqbal et al. 2007).

Аллель *Ppd-D1a* был обнаружен в 58,6% сортов в коллекции пшеницы Турции. Частота этого аллеля была выше у новых сортов (60%), чем у стародавних – 40% (Andeden et al., 2011).

E. E. Andeden et al., (2011) отмечают, что сорта яровой пшеницы с доминантными аллелями генов *Vrn* дают возможность получения высокого урожая зерна в Турции.

Генотипирование по генам *Vrn* и *Ppd* местных сортов Афганистана

Пшеница является наиболее важной культурой в Афганистане и составляет 77% от общего производства зерновых в этой стране (Poverty and Food Security..., 2012). Однако производство пшеницы является нестабильным из-за различных абиотических и биотических стрессов, таких как засуха, желтая ржавчина и клопа – вредная черепашка (*Eurygaster integriceps*). Местные сорта пшеницы Афганистана, собранные проф. Хитоши Кихара (Prof. Hitoshi Kihara) в 1955 году и экспедициями других ученых в 1965–1978 гг., являются генетическим ресурсом для изучения аллелей генов *Vrn*, *Ppd*, *R*, *Lr*, *Yr*, *Sr* и *Fhb* (Manickavelu et al., 2014).

В настоящее время коллекция хранится в Институте биологических исследований Кихары, Япония (Manickavelu et al., 2014).

A. Manickavelu et al. (2014) изучили 446 местных сортов пшеницы из семи агроэкологических зон Афганистана с целью обнаружения аллелей генов, контролирующих яровизацию (*Vrn*), реакцию на фотопериод (*Ppd*), а также цвет зерна (*R*), устойчивость к листовому (*Lr*), желтой (*Yr*), стеблевой (*Sr*) ржавчине и фузариозу колоса. По результатам молекулярного анализа аллелей генов *Vrn*, среди исследуемых образцов 53% были озимыми, 43% – яровыми/двуручками. Остальные 4% образцов не определены, либо имели *Vrn-A1c* – редкий аллель, который должен быть подтвержден дополнительным генотипированием и фенотипированием. Большинство (97%) местных афганских сортов являются фотопериодически чувствительными (носителями *Ppd-D1b*) и распределены по всей территории страны без особой зависимости от агроэкологических зон. Аналогичное распределение было зарегистрировано в китайских местных сортах (Zhang et al., 2008). Низкая частота доминантных аллелей *Vrn-A1* позволяет предположить, что даже местные яровые сорта нуждаются в средне-умеренной яровизации.

Генотипирование по генам *Vrn* и *Ppd* сортов пшеницы Пакистана

Исследование M. Iqbal et al. (2011) было проведено для определения аллельного состава генов *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* и *Ppd-D1a* для 59 пакистанских сортов яровой пшеницы, возделываемых с 1970 по 2008 г., из коллекции национального исследовательского центра

(National Agricultural Research Center [NARC], Исламабад, Пакистан).

По результатам исследования M. Iqbal et al. (2011) с помощью аллель-специфичных праймеров, *Vrn-A1a* был обнаружен у 36% изученных сортов пакистанской пшеницы. Однако только 9% яровых сортов имели *Vrn-A1a* в качестве единственного доминантного аллеля генов *Vrn*. Доминантный аллель *Vrn-A1c* был обнаружен только у двух селекционных линий: NR-287 и Ravon-76. Аллель *Vrn-A1b* не был обнаружен ни в одном образце пакистанских яровых пшениц.

Vrn-B1 в качестве единственного доминантного аллеля обнаружен в 4 сортах, но в комбинациях с *Vrn-A1a* либо с *Vrn-D1* частота его встречаемости составила 24% и 29% соответственно. Доминантный *Vrn-D1* обнаружен у 61% изученных образцов. При этом он был единственным доминантным аллелем *Vrn* у 25% яровых сортов и линий пшеницы, а в комбинации с аллелем *Vrn-B1* – у 29% протестированной пакистанской пшеницы. Высокая частота встречаемости доминантного *Vrn-D1* среди пшениц Пакистана, вероятно, связана с широким использованием материала CIMMYT в качестве родительских линий при создании новых сортов пшеницы (Iqbal et al., 2011).

Все пакистанские сорта, кроме одного, являются фотопериодически нечувствительными (носителями *Ppd-D1a*).

M. Iqbal et al. (2011) не обнаружили связи между сроками перехода к колошению и аллельным составом генов *Vrn* у изученных сортов.

Генотипирование по генам *Vrn* и *Ppd* сортов мягкой пшеницы Китая

Китай является крупнейшим производителем пшеницы в мире. В этой стране выделяют 10 основных агроэкологических зон возделывания пшеницы, дифференцированных на основе различий по типам развития пшеницы, вегетационного периода, наличия основных биотических и абиотических стрессов и реакции сортов на температуру и фотопериод (Zhuang, 2003). Яровая пшеница составляет 7% посевных площадей пшеницы в Китае и выращивается в зонах VI (пшеница отличается самым коротким периодом вегетации), VII и VIII.

Большинство яровых пшениц несут единственный доминантный аллель *Vrn-D1* в зонах III и IV (Stelmakh, 1990; Zhuang, 2003). Аллель *Vrn-D1* является самым слабым из доминантных аллелей *Vrn-1* и обуславливает лишь незначительную потребность в яровизации, которая хорошо подходит для озимой пшеницы в регионах с мягкой зимой.

X. K. Zhang et al. (2008) сообщали, что продолжительность периода вегетации в посевных районах VI, VII и VIII короче, чем в районах I, II и III. Это объясняет высокую частоту встречаемости доминантного аллеля *Vrn-A1* в сортах, так как этот аллель обладает наибольшей нечувствительностью к яровизации, что необходимо для адаптации к коротким вегетационным периодам.

Использование аллель-специфичных праймеров в исследованиях показало, что *Vrn-D1* присутствует у 37,8% изученных сортов китайской пшеницы, затем следуют сорта с аллелями *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-B3*. В трех зонах выращивания яровой пшеницы все сорта были раннеспелыми и большинство характеризовалось комбинацией *Vrn-A1a* с доминантными аллелями других генов *Vrn*.

X. K. Zhang et al. (2008) обнаружили различные комбинации аллелей генов *Vrn* у 172 раннеспелых сортов яровой пшеницы. Одиночные доминантные аллели *Vrn-A1* наблюдались у 11% сортов, *Vrn-B1* – у 6,4% и *Vrn-D1* – у 41,9%. Также отмечены две комбинации доминантных аллелей генов *Vrn-A1 / Vrn-B1* (20,9% сортов), *Vrn-A1 / Vrn-D1* – у 4,6% и *Vrn-B1 / Vrn-D1* – у 7,6%. Комбинации трех доминантных аллелей *Vrn-A1 / Vrn-B1 / Vrn-D1* встречались у 6,4% сортов и *Vrn-A1 / Vrn-B1 / Vrn-B3* – у 0,6%. Кроме того, один сорт ('Liaochun 10') отличился наличием доминантных аллелей четырех генов – *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1* и *Vrn-B3*. Различия в частотах доминантных аллелей *Vrn*, наблюдаемых в разных агроэкологических зонах, позволяют предположить, что они в значительной степени определяются факторами окружающей среды. Сорта с наиболее подходящими комбинациями аллелей *Vrn* поддерживаются путем длительного естественного отбора и селекции пшеницы (Zhang et al., 2008).

E. P. Yang et al., (2009) изучил 926 сортов китайской пшеницы, собранных из девяти основных зон возделывания этой культуры, для выявления аллелей *Ppd-D1* с использованием аллель-специфических праймеров. Выборка включала 438 местных сортов, 475 коммерческих и 13 интродуцированных сортов, которые оказали значительное влияние на возделывание пшеницы в Китае после 1940-х годов.

Из 926 сортов 315 отличались наличием рецессивного аллеля *ppd-D1b*, а 611 образцов характеризовались присутствием доминантного аллеля *Ppd-D1a*. Общая частота встречаемости аллеля *Ppd-D1a* у пшеницы составила 66,0% при частотах встречаемости 38,6% и 90,6% у местных и улучшенных сортов соответственно. Наибольшая частота встречаемости аллеля *Ppd-D1a* отмечена в Юго-Западной зоне возделывания пшеницы с осенним посевом (зона IV, 87,8% сортов) и Северной зоне возделывания яровой пшеницы (зона VII, 87,5%), а наименьшая – в Северо-Восточной зоне посева яровой пшеницы (зона VI, 36,0%) (Yang et al., 2009). Встречаемость аллеля *Ppd-D1a* в местных и улучшенных сортах постепенно увеличивалась с севера на юг, иллюстрируя взаимосвязь между реакцией растений на фотопериод и условиями окружающей среды.

Заключение

В последнее время среди ученых, работающих с генетическими ресурсами растений, наблюдается повышенный интерес к местным сортам, а мировые генбанки организуют экспедиции по поиску стародавних сортов яровой пшеницы. Используя данные ГИС-технологий, установив критерии отбора, можно выделить образцы, потенциально устойчивые к абиотическим факторам (Zuev et al., 2019).

Подводя итог обзора аллельного разнообразия генов, контролирующих реакцию на яровизацию и чувствительность к фотопериоду яровой мягкой пшеницы, можно подтвердить, что рецессивный аллель *ppd-D1b* в комбинации с тремя доминантными аллелями *Vrn-A1a*, *Vrn-B1a* и *Vrn-D1a* сильнее сокращает период колошения, чем его комбинация только с одним доминантным аллелем *Vrn-B1a*, в то время как носители доминантного аллеля *Ppd-D1a* переходят к колошению без задержек, причем тем быстрее, чем больше доминантных аллелей гомеологичных генов *Vrn1* имеет данный генотип (Cane et al., 2013). Для выявления алле-

лей генов в исследованиях используются геноспецифичные праймеры (Beales et al., 2007; Wilhelm et al., 2009; Nishida et al., 2013).

Исследования А. Ф. Стелмаха (1997) были подтверждены работами ученых из стран Европы, Канады, Аргентины, Турции, Пакистана, Афганистана, США, Австралии: при продвижении экватору наблюдается уменьшение частоты встречаемости доминантных аллелей *Vrn-A1* и *Vrn-B1* и увеличение частоты встречаемости доминантного аллеля *Vrn-D1*.

Vrn-D1a обнаруживается в генотипах яровой пшеницы, возделываемых в тропических и субтропических регионах (Iwaki et al., 2001; Zhang et al., 2008; Eagles et al., 2010), и практически отсутствует у яровых сортов пшеницы, произрастающих в Западной Европе и Сибири (Stelmakh, 1990; Moiseyeva, Goncharov, 2007; Shcherban et al., 2012).

Частота встречаемости аллеля *Ppd-D1a* в сортах яровой мягкой пшеницы постепенно увеличивается с севера на юг, что указывает на взаимосвязь между реакцией на фотопериод и условиями окружающей среды.

В настоящее время возможен прогноз продолжительности вегетационного периода, сроков начала цветения, структуры урожая яровой мягкой пшеницы в разных климатических регионах возделывания при наличии полной информации о разнообразии комбинации аллелей генов развития – реакции на яровизацию (*Vrn*) и фотопериод (*Ppd*).

References/Литература

- Andeden E.E., Yediay F.E., Baloch F.S., Shaaf S., Kilian B., Nacht M., Özkan H. Distribution of vernalization and photoperiod genes (*Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3*, *Ppd-D1*) in Turkish bread wheat cultivars and landraces. *Cereal Res. Commun.* 2011;39(3):352-364. DOI: 10.1556/CRC.39.2011.3.5
- Appendino M.L., Bartoloni N., Slafer G.A. Vernalization response and earliness *per se* in cultivars representing different eras of wheat breeding in Argentina. *Euphytica*. 2003;130(1):61-69. DOI: 10.1023/A:1022376711850
- Beales J., Turner A., Griffiths S., Snape L.W., Laurie D.A. A pseudo-response regulator is misexpressed in the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* mutant of wheat (*Triticum aestivum* L.). *Theor Appl Genet.* 2007;115(5):721-733. DOI: 10.1007/s00122-007-0603-4
- Bentley A.R., Jensen E.F., Mackay I.J., Hönicka H., Fladung M., Hori K., Yano M., Mullet J.E., Armstead I.P., Hayes C., Thorogood D., Lovatt A., Morris R., Pullen N., Mutasa-Göttgens E., Cockram J. Flowering time. In: C. Kole (ed.) *Genomics and Breeding for Climate-Resilient Crops. Vol. 2. Target Traits*. Berlin; Heidelberg: Springer; 2013. p.1-66. DOI: 10.1007/978-3-642-37048-9_1
- Braun H.J., Zencirci N., Altay F., Atli A., Muzaffer A., Esser V., Kambertay M., Payne T.S. Turkish wheat pool. In: A.P. Bonjean, W.J. Angus (eds). *The world wheat book: A history of wheat breeding*. Lavoisier Press; 2001. p.851-879.
- Bushuk W. Wheat breeding for end product use. *Euphytica*. 1998;100(1-3):137-145. DOI: 10.1023/A:1018368316547
- Cane K, Eagles H.A., Laurie D.A., Trevaskis B., Vallance N., Eastwood R.F., Gororo N.N., Kuchel H., Martin P.J. *Ppd-B1* and *Ppd-D1* and their effects in southern Australian wheat. *Crop Pasture Sci.* 2013;64(2):100-114. DOI: 10.1071/CP13086
- Cockram J., Jones H., Leigh F.J., O'Sullivan D., Powell W., Laurie D.A., Greenland A.J. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity. *J Exp Bot.* 2007;58(6):1231-1244. DOI: 10.1093/jxb/erm042
- Distelfeld A, Tranquilli G, Li C, Yan L, Dubcovsky J. Genetic and molecular characterization of the *VRN2* loci in tetraploid wheat. *Plant Physiol.* 2009;149(1):245-257. DOI: 10.1104/pp.108.129353
- Dowla M.A.N.N.U., Edwards I., O'Hara G., Islam S., Ma W. Developing wheat for improved yield and adaption under a changing climate: Optimization of a few key-genes. *Engineering.* 2018;4(4):514-522. DOI: 10.1016/j.eng.2018.06.005
- Eagles H.A., Cane K., Kuchel H., Hollamby G.J., Vallance N., Eastwood R.F., Gororo N.N., Martin P.J. Photoperiod and vernalization gene effects in southern Australian wheat. *Crop Pasture Sci.* 2010;61(9):721-730. DOI: 10.1071/CP10121
- Fu D., Szücs P., Yan L., Helguera M., Skinner J.S., von Zitzewitz J., Hayes P.M., Dubcovsky J. Large deletions within the first intron in *VRN1* are associated with spring growth habit in barley and wheat. *Mol Genet Genomics.* 2005;273(1):54-65. DOI: 10.1007/s00438-004-1095-4
- Golovnina K.A., Kondratenko E.Y., Blinov A.G., Goncharov N.P. Molecular characterization of vernalization loci *Vrn1* in wild and cultivated wheats. *BMC Plant Biol.* 2010;10:168. DOI: 10.1186/1471-2229-10-168
- Goncharov N.P. Comparative genetics of wheats and their related species. 2nd ed. Novosibirsk: Institute of Cytology and Genetics; 2012. [in Russian] [Гончаров Н.П. Сравнительная генетика пшениц и ее сородичей. Новосибирск: Институт цитологии и генетики; 2012].
- Goncharov N.P. Genetic resources of wheat related species: The *Vrn* genes controlling growth habit (spring vs. winter). *Euphytica.* 1998;100(1-3):371-376. DOI: 10.1023/A:1018323600077
- Gotoh T. Genetic studies on growth habit of some important spring wheat cultivars in Japan, with special reference to the identification of the spring genes involved. *Japanese Journal of Breeding.* 1979;29(2):133-145. DOI: 10.1270/jsbbs1951.29.133
- Iqbal M., Navabi A., Yang R.C., Salmon D.F., Spaner D. Molecular characterization of vernalization response gene in Canadian spring wheat. *Genome.* 2007;50(5):511-516. DOI: 10.1139/G07-028
- Iqbal M., Shahzad A., Ahmed I. Allelic variation at the *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, *Vrn-B3* and *Ppd-D1a* loci of Pakistani spring wheat cultivars. *Electronic Journal of Biotechnology.* 2011;14(1). DOI: 10.2225/vol14-issue1-fulltext-6
- Iwaki K., Haruna S., Niwa T., Kato K. Adaptation and ecological differentiation in wheat with special reference to geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. *Plant Breeding.* 2001;120(2):107-114. DOI: 10.1046/j.1439-0523.2001.00574.x
- Iwaki K., Nakagawa K., Kuno H., Kato K. Ecogeographical differentiation in East Asian wheat, revealed from the geographical variation of growth habit and *Vrn* genotype. *Euphytica.* 2000;111(2):137-143. DOI: 10.1023/A:1003862401570
- Kamran A, Iqbal M, Spaner D. Flowering time in wheat (*Triticum aestivum* L.): a key factor for global adaptability. *Euphytica.* 2014;197(2):1-26. DOI: 10.1007/s10681-014-1075-7
- Kato K., Nacagawa K., Kuno H. Chromosomal location of genes for vernalization response, *Vrn2* and *Vrn4*, in common wheat, *Triticum aestivum* L. *Wheat Inform Serv.* 1993;76:53.
- Kato K., Yokoyama H. Geographical variation in heading characters among wheat landraces, *Triticum aestivum* L., and its implication for their adaptability. *Theor Appl Genet.* 1992;84(3-4):259-265. DOI: 10.1007/BF00229480
- Khalid A.A., Tuffour H.O., Bonsu M. Influence of poultry manure

- and NPK fertilizer on hydraulic properties of a sandy soil in Ghana. *International Journal of Scientific Research in Agricultural Sciences*. 2014;1(2):16-22. DOI: 10.12983/ijrs-2014-p0016-0022
- Kiss T., Balla K., Veisz O., Lang L., Bedo Z., Griffiths S., Isaac P., Karsai I. Allele frequencies in the *VRN-A1*, *VRN-B1* and *VRN-D1* vernalization response and *PPD-B1* and *PPD-D1* photoperiod sensitivity genes, and their effects on heading in a diverse set of wheat cultivars (*Triticum aestivum* L.). *Mol. Breeding*. 2014;34(2):297-310. DOI: 10.1007/s11032-014-0034-2
- Košner J., Pánková K. Chromosome substitutions with dominant loci *Vrn-1* and their effect on developmental stages of wheat. *Czech J. Genet. Plant Breed.* 2004;40(2):37-44.
- Krupnov V.A. Drought and wheat breeding: system approach. *Agricultural Biology*. 2011;1:12-23. [in Russian] (Крупнов В.А. Засуха и селекция пшеницы: системный подход. *Сельскохозяйственная биология*. 2011;1:12-23).
- Law C.N., Wolfe M.S. Location of genetic factors for mildew resistance and ear emergence time on chromosome 7B of wheat. *Can J Genet Cytol.* 1966;8(3):462-470. DOI: 10.1139/g66-056
- Law C.N., Worland A.J. Genetic analysis of some flowering time and adaptive traits in wheat. *New Phytol.* 1997;137(1):19-28. DOI: 10.1046/j.1469-8137.1997.00814.x
- Law C.N., Worland A.J., Giorgi B. The genetic control of ear-emergence time by chromosomes 5A and 5D of wheat. *Heredity*. 1976;36(1): 49-58. DOI: 10.1038/hdy.1976.5
- Lysenko N.S., Kiseleva A.A., Mitrofanova O.P., Potokina E.K. Catalogue of the VIR global collection. Issue 815. Bread wheat. Molecular testing of alleles of *Vrn* and *Ppd* genes in breeding varieties approved for use in the Russian Federation [Katalog. St. Petersburg: VIR; 2014. [in Russian] (Лысенко Н.С., Киселева А.А., Митрофанова О.П., Потокина Е.К. Каталог мировой коллекции ВИР. Выпуск 815. Мягкая пшеница. Молекулярное тестирование аллелей *Vrn*- и *Ppd*-генов у допущенных к использованию в Российской Федерации селекционных сортов. Санкт-Петербург: ВИР; 2014).
- Manickavelu A., Niwa S., Ayumi K., Komatsu K., Naruoka Y., Ban T. Molecular evaluation of Afghan wheat landraces. *Plant Genetic Resources*. 2014;12(S1):S31-S35. DOI: 10.1017/S1479262114000203
- Maystrenko O.I. The use of cytogenetic methods in the study of bread wheat ontogenesis (Ispolzovaniye tsiyogeneticheskikh metodov v issledovanii ontogeneza myagkoj pshenitsy). In: *Ontogenesis of higher plants. Collection of scientific works (Ontogenez vysshikh rasteniy. Sbornik nauchnykh trudov)*. Kishinev: Stiinta; 1992. p.98-114. [in Russian] (Майстренко О.И. Использование цитогенетических методов в исследовании онтогенеза мягкой пшеницы. В кн.: *Онтогенез высших растений: Сборник научных трудов*. Кишинев: Штиинца; 1992. С.98-114).
- McIntosh R.A., Yamazaki Y., Devos K.M. Catalogue of gene symbols in wheat. 2003. Available from: <http://wheat.pw.usda.gov/ggpages/wgc/2003> [accessed Apr. 12, 2019].
- Milec Z., Tomková L., Sumíková T., Pánková K.A. A new multiplex PCR test for the determination of *Vrn-B1* alleles in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Mol Breeding*. 2011;30(1):317-323. DOI: 10.1007/s11032-011-9621-7
- Moiseyeva E.A., Goncharov N.P. Genetic control of spring type of development in ancient and local varieties of wheat of Siberia. *Russian Journal of Genetics*. 2007;43(4):469-476. [in Russian] (Моисеева Е.А., Гончаров Н.П. Генетический контроль ярового типа развития у стародавних и местных сортов мягкой пшеницы Сибири. *Генетика*. 2007;43(4):469-476).
- Murai K., Miyamae M., Kato H., Takumi S., Ogihara Y. WAP1, a wheat APETALA1 homolog, plays a central role in the phase transition from vegetative to reproductive growth. *Plant Cell Physiol.* 2003;44(12):1255-1265. DOI: 10.1093/pcp/pcg171
- Nishida H., Yoshida T., Kawakami K., Fujita M., Long B., Akashi Y., Laurie D.A., Kato K. Structural variation in the 5' upstream region of photoperiod-insensitive alleles *Ppd-A1a* and *Ppd-B1a* identified in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.), and their effect on heading time. *Mol Breeding*. 2013;31(1):27-37. DOI: 10.1007/s11032-012-9765-0
- Ortiz-Ferrara G., Mossad M.G., Mahalakshmi V., Fischer R.A. Photoperiod and vernalization response of wheat under controlled environment and field conditions. *Plant Breeding*. 1995;114(6):505-509. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1995.tb00845.x
- Potokina E.K., Koshkin V.A., Alekseeva E.A., Matvienko I.I., Bepalova L.A., Filobok V.A. Combinations of alleles of the *Ppd* and *Vrn* genes determine the heading time in common wheat varieties. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2012;16(1):77-86. [in Russian] (Потокина Е.К., Кошкин В.А., Алексеева Е.А., Матвиенко И.И., Филобок В.А., Беспалова Л.А. Комбинация аллелей генов *Ppd* и *Vrn* определяет сроки колошения у сортов мягкой пшеницы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2012;16(1):77-86).
- Poverty and food security in Afghanistan: analysis based on the national risk and vulnerability assessment of 2007/08 (English). Washington DC: World Bank; 2012. Available from: <http://documents.worldbank.org/curated/en/819851467989985754/Poverty-and-food-security-in-Afghanistan-analysis-based-on-the-national-risk-and-vulnerability-assessment-of-2007-08> [accessed Sept. 17, 2019].
- Pugsley A.T. A genetic analysis of the spring-winter habit of growth in wheat. *Aust. J. Agric. Res.* 1971;22(1):21-31. DOI: 10.1071/AR9710021
- Pugsley A.T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat. *Euphytica*. 1972;21(3):547-552. DOI: 10.1007/BF00039355
- Redmon L.A., Kreazer Jr. E.G., Bernardo D.J., Horn G.W. Effect of wheat morphological stage at grazing termination on economic return. *Agron J.* 1996;88(1):94-97. DOI: 10.2134/agronj1996.00021962008800010020x
- Santra D.K., Santra M., Allan R.E., Campbell K.G., Kidwell K.K. Genetic and molecular characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from the Pacific Northwest region of the U.S.A. *Plant Breeding*. 2009;128(6):576-584. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2009.01681.x
- Shcherban A.B., Börner A., Salina E.A. Effect of *VRN-1* and *PPD-D1* genes on heading time in European bread wheat cultivars. *Plant Breeding*. 2015;134(1):49-55. DOI: 10.1111/pbr.12223
- Shcherban A.B., Efremova T.T., Salina E.A. Identification of a new *Vrn-B1* allele using two near-isogenic wheat lines with difference in heading time. *Mol Breeding*. 2011;29(3):675-685. DOI:10.1007/s11032-011-9581-y
- Shcherban A.B., Emtseva M.V., Efremova T.T. Molecular genetic characterization of vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1* and *Vrn-D1* in spring wheat germplasm from Russia and adjacent regions. *Cereal Res. Commun.* 2012;40(3):351-361. DOI: 10.1556/CRC.40.2012.3.4
- Snape J.W., Butterworth K., Whitechurch E., Worland A.J. Waiting for fine times: Genetics of flower-

- ing time in wheat. *Euphytica*. 2001;119(1-2):185-190. DOI: 10.1023/A:1017594422176
- Stelmakh A.F. Genetic effects of *Vrn* genes on heading date and agronomic traits in bread wheat. *Euphytica*. 1992;65(1):53-60. DOI: 10.1007/BF00022199
- Stelmakh A.F. Genetic systems regulating flowering response in wheat. In: H.J. Braun, F. Altay, W.E. Kronstad, S.P.S. Beniwal, A. McNab (eds). *Wheat: Prospects for Global Improvement. Developments in Plant Breeding. Vol. 6*. Dordrecht: Springer; 1997. p.491-501. DOI: 10.1007/978-94-011-4896-2_64
- Stelmakh A.F. Geographic distribution of *Vrn*-genes in landraces and improved varieties of spring bread wheat. *Euphytica*. 1990;45(2):113-118. DOI: 10.1007/BF00033278
- Stelmakh A.F. Typical alternate soft wheat varieties and their genetic nature (O geneticheskoy prirode tipichnykh dvuruchek myagkoy pshenitsy). *Agricultural Biology*. 1986;2:22-29. [in Russian] (Стельмах А.Ф. О генетической природе типичных двуручек мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. 1986;2:22-29).
- Trevaskis B., Bagnall D.J., Ellis M.H., Peacock W.J., Dennis E.S. MADS box genes control vernalization-induced flowering in cereals. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2003;100(22):13099-13104. DOI: 10.1073/pnas.1635053100
- Turner A., Beales J., Faure S., Dunford R.P., Laurie D.A. The pseudo-response regulator *Ppd-H1* provides adaptation to photoperiod in barley. *Science*. 2005;310(5750):1031-1034. DOI: 10.1126/science.1117619
- Vanzetti L.S., Yerkovich N., Chialvo E., Lombardo L., Vaschetto L., Helguera M. Genetic structure of Argentinean hexaploid wheat germplasm. *Genet Mol Biol*. 2013;36(3):391-399. DOI: 10.1590/S1415-47572013000300014
- Wilhelm E.P., Turner A.S., Laurie D.A. Photoperiod insensitive *Ppd-A1a* mutations in tetraploid wheat (*Triticum durum* Desf.). *Theor Appl Genet*. 2009;118(2):285-294. DOI: 10.1007/s00122-008-0898-9
- Worland A.J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*. 1996;89(1):49-57. DOI: 10.1007/BF00015718
- Worland A.J., Börner A., Korzun V., Li W.M., Petrovic S., Sayers E.J. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats. *Euphytica*. 1998;100(1-3):385-394. DOI: 10.1023/A:1018327700985
- Yan L., Fu D., Li C. et al. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT*. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2006;103(51):19581-19586. DOI: 10.1073/pnas.0607142103
- Yan L., Helguera M., Kato K., Fukuyama S., Sherman J., Dubcovsky J. Allelic variation at the *VRN-1* promoter region in polyploid wheat. *Theor Appl Genet*. 2004;109(8):1677-1686. DOI: 10.1007/s00122-004-1796-4
- Yan L., Loukoianov A., Tranquilli G., Helguera M., Fahima T., Dubcovsky J. Positional cloning of the wheat vernalization gene *VRN1*. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2003;100(10):6263-6268. DOI: 10.1073/pnas.0937399100
- Yang E.P., Zhang X.K., Xia X.C., Laurie D.A., Yang W.X., He Z.H. Distribution of the photoperiod insensitive *Ppd-D1a* allele in Chinese wheat cultivars. *Euphytica*. 2009;165(3):445-452. DOI: 10.1007/s10681-008-9745-y
- Zhang X.K., Xiao Y.G., Zhang Y., Xia X.C., Dubcovsky J., He Z.H. Allelic variation at the vernalization genes *Vrn-A1*, *Vrn-B1*, *Vrn-D1*, and *Vrn-B3* in Chinese wheat cultivars and their association with growth habit. *Crop Sci*. 2008;48(2):458-470. DOI: 10.2135/cropsci2007.06.0355
- Zhuang Q.S. (ed.). Chinese wheat improvement and pedigree analysis. Beijing: China Agricultural Press; 2003. [in Chinese]
- Zuev E.V., Brykova A.N., Kudryavtseva E.Y. Results of analyzing the passport database 'Spring bread wheat landraces in the VIR collection'. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(1):7-11. [in Russian] (Зуев Е. В., Брыкова А. Н., Кудрявцева Е. Ю. Результаты анализа паспортной базы данных «Местные сорта яровой мягкой пшеницы в коллекции ВИР». *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):7-11). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-7-11

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Калыбекова Ж.Т. Аллельное разнообразие генов, контролирующей реакцию на яровизацию и чувствительность к фотопериоду среди сортов яровой мягкой пшеницы различного географического происхождения (обзор). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):177-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-177-185

Kalybekova Zh.T. Allelic diversity of genes controlling responses to vernalization and photoperiod among spring bread wheat varieties of diverse geographic origin (a review). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):177-185. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-177-185

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-177-185>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись/Author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

МЕЛАНОЗ КАК ФАКТОР НИЗКОГО КАЧЕСТВА ЗЕРНА ПРОСА ПОСЕВНОГО (*PANICUM MILIACEUM* L.) (ОБЗОР)

DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-186-192

УДК 633.171:631.524.86

Поступление/Received: 31.05.2019

Принято/Accepted: 29.11.2019

Т. В. КУЛЕМИНА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова (ВИР),
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44;
✉ kkku@ya.ru

MELANOSIS AS A FACTOR REDUCING GRAIN
QUALITY IN PROSO MILLET (*PANICUM MILIACEUM* L.)
(A REVIEW)

Т. В. КУЛЕМИНА

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources (VIR),
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia;
✉ kkku@ya.ru

В течение длительного времени исследуются причины заболевания проса меланозом, осуществляется селекция устойчивых сортов к отдельным патогенам, обуславливающим меланоз, но так и не созданы источники высокой устойчивости к этой болезни. Цель данной статьи – обзор наиболее значимых результатов исследований природы меланоза проса, внешне не проявляющегося на растениях и зерне, и определение способов снижения его вредности. Инфекционный характер болезни подтверждается всеми исследователями, однако возбудитель заболевания все еще не установлен. Предполагается, что источником меланоза могут быть как бактерии, так и грибы, а также их комплексное воздействие на растение. Не определены и погодные условия, способствующие распространению инфекции. По одним данным, сухая и теплая погода повышает риск инфицирования и распространения болезни, по другим – более влажная и теплая. Четко не выяснено возможное влияние формы зерна проса на степень проявления болезни, однако установлено, что степень плотности смыкания цветковых пленок и их толщина, а также размер зерна оказывают влияние на механическую защиту семени от инфекции. При плотном смыкании пленок грубопленчатые мелкие зерна максимально защищены от инфицирования, что, возможно, обеспечивает защиту растения от инфекции. Отбор растений с более развитыми, хорошо закрывающими зерно пленками позволит создавать сорта проса, устойчивые к меланозу. Инфекция может переноситься как насекомыми, так и ветром, дождем с посевов любых сельскохозяйственных культур, пораженных микрофлорой, вызывающей данное заболевание. Возбудители болезни специфичны для конкретной зоны возделывания проса, что определяется температурным режимом и косвенно подтверждается противоречивыми данными о влиянии температуры воздуха и количества осадков на развитие меланоза. Длительность вегетационного периода растения, в свою очередь, тоже может сказаться на развитии подпленочного поражения зерна проса. Скороспелые образцы наиболее устойчивы к болезни.

Ключевые слова: инфекция, болезнь, возбудитель, *Panicum miliaceum* L., подпленочное поражение зерна, устойчивость.

Possible causes of melanosis in millet have been studied for a long time, and numerous efforts have been made to breed resistant cultivars, but still there are no sources of high resistance to this disease. The purpose of this article is to provide an overview of the most important results of research into the nature of melanosis in millet, a disease without outward manifestation on plants or seeds, and search for ways to reduce its harmfulness. Although the disease's infectious nature has been confirmed by all researchers, no one has succeeded in identifying the causative agent of melanosis. It is assumed that melanosis may be provoked by both bacteria and fungi as well as through their complex effect on a plant. Weather conditions conducive to a spread of infection have not been identified either. According to some reports, dry and warm weather increases the risk of infection and spreading of the disease; according to others, more humid and warm conditions are to blame. A possible effect of millet grain shape on the level of disease manifestation has not been clearly explained, but there is evidence that the degree of floral scale closeness and thickness as well as the grain size do enhance mechanical protection of seed from infection. When floral scales are tightly closed, coarse-hulled fine grains are as much protected from exposures as possible, which may add to the plant's defense against the infection. Selecting plants with better developed grain-enclosing scales would help to breed proso millet cultivars resistant to melanosis. The infection can be transmitted by insects, wind or rain from any crop fields infested with the microflora that causes the disease. Its causative agents are specific to a definite area of millet cultivation, which is determined by the temperature regime and indirectly confirmed by conflicting data concerning the effect of air temperature and precipitation on the development of melanosis. The duration of the growing season, in its turn, can also have an impact on the development of damage under the husk of millet grain. Early-ripening millet forms are more resistant to the disease.

Key words: infection, disease, pathogen, *Panicum miliaceum* L., blackening of the grain under the husk, resistance.

Просо обыкновенное, или посевное (*Panicum miliaceum* L.), используют в пищевой промышленности, животноводстве, птицеводстве, а также в ряде технических производств. Просо, по сравнению с другими зерновыми культурами, в меньшей степени подвержено различным заболеваниям, но существует проблема подпленочного поражения ядра (зерна) – меланоз, или подпленочный некроз, некротический меланоз (рис. 1 и 2). Меланоз значительно снижает урожайность, сортность зерна, качество и товарный вид крупы, что в свою очередь негативно сказывается на потребительской и пищевой ценности культуры. Это наиболее распространенное инфекционное заболевание проса, вторая по экономической значимости болезнь (Тихонов, 2014) после пыльной головни. Единственной эффективной защитой от болезней является применение комплекса мероприятий, направленных на соблюдение

севооборота и пространственной изоляции между полями проса и других культур, уничтожение сорняков, своевременную уборку урожая, тщательную очистку, просушку и протравливание семян, глубокую заделку пожнивных остатков в почву. Эти мероприятия ведут к дополнительным экономическим затратам, так что оптимальным решением данной проблемы, как и для всех полевых культур, будет ведение селекции проса на устойчивость к отдельным патогенам, обуславливающим заболевание. Поэтому в настоящее время большую актуальность имеет поиск образцов и создание сортов проса с высокой устойчивостью к отдельным патогенам, вызывающих меланоз.

Цель данной статьи – обзор наиболее значимых результатов исследований природы меланоза проса, внешне не проявляющегося на растениях и зерне, и определение методов снижения его вредности.

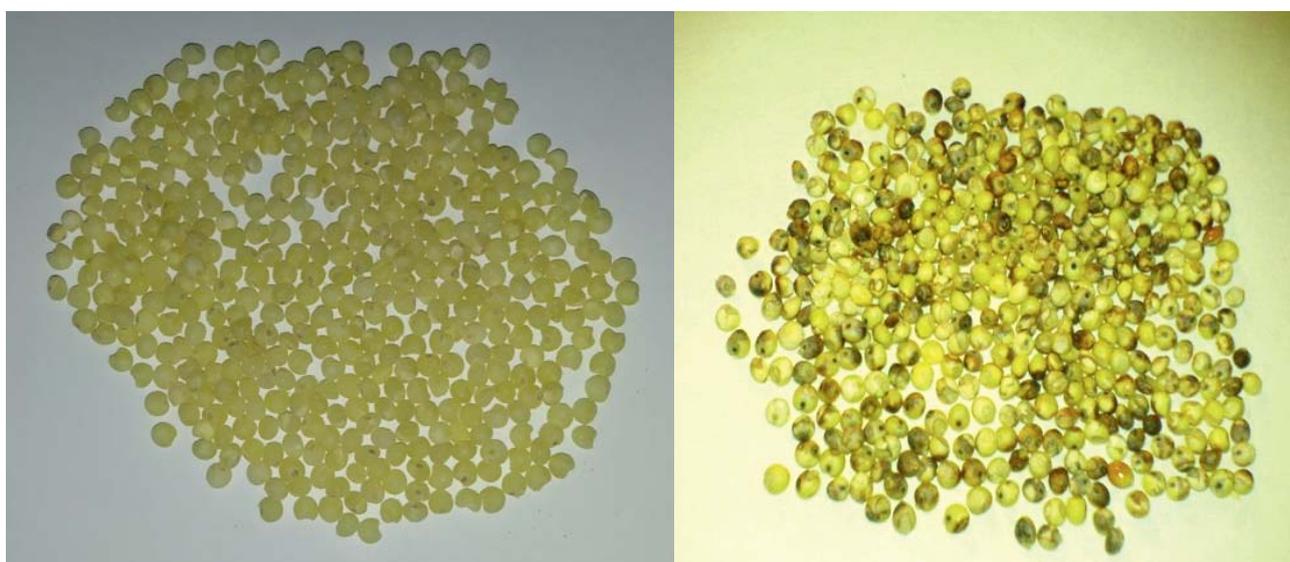


Рис. 1. Здоровое зерно (обрушенное) проса обыкновенного (*Panicum miliaceum* L.) (слева) и пораженное меланозом (справа)

Fig. 1. Healthy (dehulled) grain of proso millet (*Panicum miliaceum* L.) (left), and grain affected by melanosis (right)

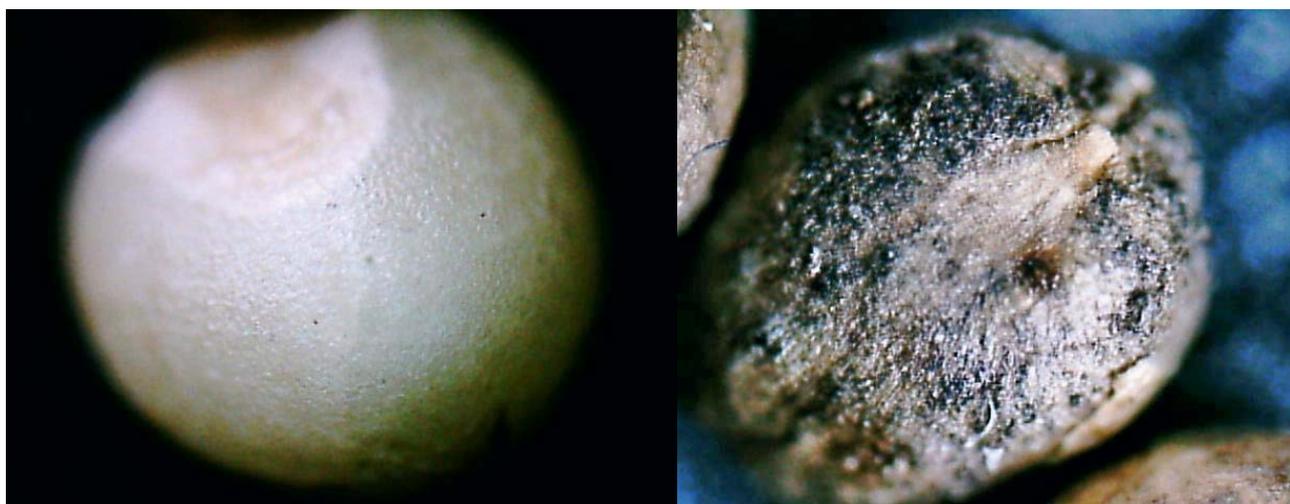


Рис. 2. Поверхность зерновки проса без поражения (слева) и пораженная (справа) меланозом. Увеличено в 600 раз

Fig. 2. The surface of a millet kernel not affected (left) and affected (right) by melanosis. Magnified $\times 600$

На потребительском рынке товаров предпочтительнее высококачественное зерно проса с высоким выходом крупы (пшена) и высокими органолептическими свойствами при минимальном содержании или отсутствии пораженных меланозом зерен (Zolotukhin et al., 2004); по ГОСТ 22983-2016, содержание сильно пораженных ядер не должно превышать 0,5%. По данным «Широкого унифицированного классификатора СЭВ вида *Panicum miliaceum* L.» (Agafonov et al., 1982), различают пять степеней поражения зерна проса посевного: 1) очень слабое – менее 0,5%, 2) слабое – 0,6–1,0%, 3) среднее – 1,1–5,0%, 4) сильное – 5,1–10,0%, 5) очень сильное – более 10%. По данным ряда крупозаводов, пшено первого сорта с высоким выходом крупы можно получать при содержании некондиционных зерен до 1,0%, а третьего сорта – до 1,5%. Каша, сваренная из пшена, содержащего более 1,5% пораженных зерен, горькая на вкус и внешне «грязная». При наличии в пшенице более 2–3% поврежденных меланозом ядер цвет пшенной каши становится сероватым, вкус значительно ухудшается, а мука приобретает темный цвет. Все это значительно снижает потребительское качество зерна проса и негативно сказывается на его закупочной цене (Antimonov, 2004; Gagkaeva et al., 2012; Kotlyar et al., 2013, 2014).

Н. П. Тихонов выделяет степени поражения меланозом поверхности зерна проса: а) слабое повреждение ядер – мелкие пятна, точки, не более 1 мм в диаметре, в различных его частях – в верхней (чаще всего) или нижней (в районе зародыша и/или вокруг «плацентного» пятна); б) среднее повреждение – хорошо видимые пятна, чаще бурой окраски, различных размеров от 1 мм и более, но не превышающие 40% поверхности ядра; в) сильно испорченные ядра – существенные дефекты, от частично бурых до полностью поврежденных зерен (включая сморщенные, «обугленные»). При этом ядра со слабым подпленочным поражением по прочности приближаются к неповрежденным, и их наличие в реализуемом «пшенице шлифованном» не наносит существенного урона его качеству и товарному виду (Tikhonov, 2014).

При среднем и сильном поражении ядер меланозом на четверть снижается масса зерна, резко снижается качество продукции, всхожесть падает в 2–3 раза (Koyshibaev, 1998); при сильной степени поражения зерно плесневет и загнивает в почве, а при слабом – всходы появляются, в фазе 2–3 листочков желтеют, засыхают и погибают. Больные семена, оставаясь в почве, являются дальнейшим источником распространения инфекции (Nikitina, Kurtseva, 1984), которая может вызывать корневую гниль и другие заболевания проса (Nikiforova, Kadyrova, 2015).

Любое заболевание растения представляет собой сложный процесс взаимодействия патогена и растения-хозяина. Патологический процесс может развиваться только при наличии следующих условий:

- восприимчивого к определенному патогену растения-хозяина;
- патогенного организма и достаточного количества инфекционного материала;
- факторов, обеспечивающих передачу возбудителей от зараженного организма здоровому;
- соответствующих условий внешней среды.

Просо в основном возделывается и представляет интерес в Китае, РФ и на Украине, поэтому в нашем обзоре представлены литературные данные отечественных ученых, а исследования зарубежных специалистов, в том чи-

сле китайских, по данной проблеме мы, к сожалению, не обнаружили. В отечественной литературе есть информация о различных факторах, вызывающих данное заболевание. По мнению Е. В. Никитиной и А. Ф. Курцевой (Nikitina, Kurtseva, 1984), причиной некротического меланоза является гриб *Helminthosporium panici-miliacei* Y. Nisik. (= *Bipolaris panici-miliacei* (Y. Nisik.) Shoemaker. В условиях высокой влажности на зерне преобладают грибы рода *Fusarium* Link, которые значительно различаются по характеру взаимоотношений с растениями – от слабопатогенных до высоко агрессивных (Bostanova, Spabek, 2013), и грибы рода *Helminthosporium* Link, которые разрушают зародыш и резко снижают всхожесть зерна уже в период его уборки (Gagkaeva et al., 2012). Другие авторы считают, что причиной заболевания являются бактерии из родов *Pseudomonas* Migula и *Xanthomonas* Dowson (Nabiyaremye et al., 2017). Бактерии рода *Pseudomonas* способны вызывать у растений пятнистости, некрозы, опухоли и гнили, которые обусловлены изменением метаболизма растительной клетки под влиянием веществ (ферменты, гормоны, токсины), выделяемых патогенами, а бактерии рода *Xanthomonas*, которые являются строго аэробными грамотрицательными подвижными палочками, характеризуются образованием вязких слизистых колоний на агаризованной среде и продукцией особого желтого пигмента – ксантомонадина, нерастворимого в воде. А. К. Антимонов с соавторами уточняют, что первопричиной меланоза являются бактерии вида *Xanthomonas campestris* pv. *holcicola* Dey. (= *X. holcicola* Elliott), и уже в местах поражения этими бактериями поселяются различные грибы и микроорганизмы, которые вызывают дальнейшее разрушение зерна (Antimonov et al., 2018).

Существует точка зрения, что в качестве основного возбудителя меланоза может преобладать либо бактерия *Pseudomonas holci* Kendrick, либо гриб *Helminthosporium panici-miliacei*, в зависимости от почвенно-климатических зон возделывания проса. Ученые-селекционеры из ВНИИЗБК (Орловская область) считают, что меланоз – комплексное бактериальное и грибное заболевание, где источником инфекции являются бактерии родов *Pseudomonas* и *Xanthomonas*, а также грибы родов *Cladosporium* Link, *Aspergillus* P. Micheli ex Haller и *Alternaria* Nees (относятся к спорообразующим плесневым грибам) (Kotlyar et al., 2013), среди которых преобладают виды *Cladosporium herbarum* (Pers.) Link и *Alternaria alternata* (Fr.) Keissl. В поле вид *A. alternata* способен проявить более агрессивные свойства и может снизить всхожесть семян проса на 5% (Bostanova, Spabek, 2013). Грибы из рода *Aspergillus* не способны заражать растения в поле, но попадая на зерно в период уборки или хранения, при влажности зерна более 12–14% начинают активно размножаться и проникать в зародыш зерна (Gagkaeva et al., 2012). Подобное развитие характерно для многих возбудителей заболеваний, поэтому для предотвращения роста патогенной микрофлоры на зерне и его порчи при хранении необходимо контролировать критическую влажность зерна, не допуская ее превышения.

Есть данные, что меланоз развивается при поражении любым грибным патогеном (фузариум, альтернария, пенициллиум, фомы и др.) и в любую фазу – от начала цветения до созревания зерна (Shumkova, Sagdieva, 1976).

Следует обратить внимание на требования к температуре воздуха у предполагаемых возбудителей меланоза, они различны. Оптимальная температура для развития бактерий – 28–30°C, минимальная – 4°C, максималь-

ная – 36–37°C; для развития грибов рода *Helminthosporium* – 26°C, для *Aspergillus alternata* – 24–26°C (Bostanova, Spabek, 2013).

Есть данные, что в одной и той же метелке имеются как пораженные меланозом зерна, так и здоровые, что, может быть связано с передачей болезни не от большого зерна здоровому, а каким-то иным путем (Shumkova, Sagdieva, 1976). Этот путь, скорее всего, связан с насекомыми-переносчиками, в основном клопиками и цикадками, которые могут переносить патогенную микрофлору от одного растения к другому. Кроме того, во время вегетации проса возбудители могут распространяться с помощью ветра и с каплями дождя (Tikhonov, 2014).

По данным ряда ученых, инфекция способна проникать через неплотно сомкнутые цветочные пленки, при этом с увеличением крупности зерна проса процент зерен с неплотно сомкнутыми пленками возрастает, что приводит к поражению зерен (Dunin, Kan, 1974; Elagin, 1976; Vedeneeva, 1981). Кроме того, есть данные, что у многих растений при закрывании цветка после цветения тычинки защемляются пленками и остаются снаружи, что создает условия для проникновения бактерий и поражения ядра. Изолирование метелок проса в период цветения специальными пакетами позволило почти полностью предотвратить подпленочное заражение зерна (Elagin, 1976).

А. И. Котляр с соавторами считают, что крупность зерна положительно коррелирует с поражением ядра проса возбудителями меланоза и это, по их мнению, указывает на то, что инфекция может попадать в ядро как через повреждения насекомыми, так и через неплотно сомкнутые цветочные пленки (Kotlyar et al., 2013, 2014).

Есть сведения, что просо с шаровидным зерном поражается меланозом в меньшей степени, чем с вытянутым (Antimonov et al., 2004). По другим сведениям, наиболее устойчивыми оказались образцы проса с удлинено-овальной формой зерна, высокой пленчатостью и плотным смыканием цветковых пленок.

Степень поражения меланозом может зависеть и от толщины пленок зерна. При этом белозерные линии (более тонкопленчатые) поражаются в наибольшей степени. Наиболее устойчивыми по этому показателю оказались линии с красным и кремовым зерном (более грубопленчатые) (Kotlyar et al., 2013). В наших исследованиях в Центрально-Нечерноземном регионе (Орловская область) тонкопленчатые (белозерные) образцы поражаются меланозом сильнее, чем грубопленчатые (с более темной окраской зерна). Например, среднее по трем годам поражение тонкопленчатых образцов составило 30,3 (к-10389); 26,1 (к-10407); 24,1 (к-9699) и 13,3% (к-9626), а грубопленчатых – 1,1 (к-59, к-10389) и 1,9% (к-550) (Kulemina, 2009). К сожалению, высокая устойчивость по данным трех лет у образцов не выявлена. При оценке большого числа образцов коллекции проса ВИР выявили различную степень поражения зерен, причем наиболее устойчивыми оказались образцы с высокой пленчатостью и плотным смыканием цветковых пленок, что, по нашему мнению, обеспечивает защиту растения от инфекции.

В литературе встречаются противоречивые мнения и относительно условий, необходимых для развития болезни.

И. Н. Елагин считает, что проявление заболевания зависит от устойчивости сорта и условий произрастания проса, а также от качества питания растения и применения гербицидов (Elagin, 1979). Многие авторы сходятся

во мнении, что степень поражения проса меланозом зависит от осадков, выпадающих в июле и августе, когда проходят цветение, налив зерна и уборка проса (Vesna, 1969; Dunin, Kan, 1974; Elagin, 1979; Lysov, 1979; Kotlyar et al., 2013). Прохладная погода с обильными осадками в период формирования зерна способствует сильному поражению растения, а сухая и жаркая препятствует развитию болезни (Kotlyar et al., 2014). На это указывает и И. Ю. Никифорова, поясняя, что в «критический» период поражение меланозом проса увеличивается с уменьшением среднесуточной температуры и с увеличением относительной влажности воздуха и числа дней с осадками (Nikiforova, 2013). Это подтверждается также и нашими исследованиями, когда в год с более влажным периодом выметывания и созревания зерна проса поражаются меланозом в большей степени, чем в годы с более сухой погодой в указанный период. Длительное пребывание скошенного проса в валиках, особенно во влажную погоду, способствует усилению развития болезни, так как пораженная бактериями ткань зерна проса является благоприятной средой для развития сапрофитных грибов и других микроорганизмов, которые вызывают дальнейшее разрушение зерна.

М. Н. Шумкова, Л. Г. Сагдиева полагают, что развитию болезни способствуют высокие среднесуточные температуры и низкая относительная влажность воздуха в период плодообразования и налива зерна проса. (Shumkova, 1974; Shumkova, Sagdieva, 1976).

Кроме того, И. Ю. Никифорова указывает, что более длительный период «всходы – выметывание» и «всходы – созревание» увеличивает количество пораженных меланозом зерен, а более короткий, соответственно, уменьшает (Nikiforova, 2013; Nikiforova, Kadyrova, 2015). Возможно, это связано с тем, что возбудители болезни за длительный период развития проса успевают размножиться и нанести более существенный ущерб растению, чем при коротком. Меланоз интенсивнее развивается на поздних посевах проса, чем на ранних. Иного мнения придерживаются С. И. Константинов и Л. В. Григорашенко, поясняя, что на степень поражения меланозом не влияет продолжительность межфазного периода «всходы – созревание» (Konstantinov, Grigorashchenko, 1987).

Другие исследователи, не отрицая связи проявления подпленочного поражения зерна с погодными условиями, утверждают, что погодные условия и сроки уборки не являются определяющим фактором: часто заражение зерна происходит задолго до уборки урожая. Поэтому поражение зерна бывает одинаковым как в засушливые годы, так и в условиях обильного выпадения дождей во время уборки (Antimonov, 1979; Khodyrev, 1979; Vedeneeva, 1981 Nikitina, Kurtseva, 1984; и др.).

Селекционеры из НИИСХ Юго-Востока (г. Саратов) указывают, что степень развития заболевания в значительной степени зависит от погодных условий (Zolotukhin et al., 2004). Несмотря на зависимость от погодных условий, меланоз на зерне проявляется ежегодно, однако распространенность и степень его развития часто зависят от зоны возделывания культуры. Более значительное проявление болезни встречается в Центрально-Черноземной и Нечерноземной зонах РФ, менее – в Алтайском, Поволжском регионах РФ, в Западной Сибири. Поражение меланозом зависит и от принадлежности образца к определенной эколого-географической группе проса. Например, образцы, принадлежащие к монголо-бурятской и к дальневосточной группам, поражаются болезнью в меньшей степени, чем образцы степной укра-

инской или степной казахстанской группы (Nikitina, Kurtseva, 1984). Возможно, на это повлияли «входные ворота» неплотно сомкнутых цветочных пленок, способствующих более легкому проникновению инфекции в зерно, у последних двух групп, которые характеризуются более крупным размером зерна, чем первые две.

Исследования, проводимые отечественными и зарубежными учеными, неоспоримо доказывают, что в наибольшей степени самым действенным и экономически выгодным методом защиты растения от инфекционных заболеваний является создание и возделывание сортов сельскохозяйственных культур, высокоустойчивых (Shestakova, 1970) к определенным патогенам, вызывающим заболевание.

Поскольку точный источник поражения семян проса меланозом не установлен, создание инфекционных и провокационных фонов для селекции на устойчивость к возбудителям подпленочного поражения зерна невозможно. Селекционеры включают в гибридизацию максимально устойчивые к предполагаемым возбудителям меланоза образцы и отборы из гибридных популяций наиболее устойчивых генотипов, осуществляют их многократную оценку в ряде поколений на фоне проявления инфекции в естественных неконтролируемых условиях. При этом создание сортов, устойчивых к возбудителям заболевания, путем использования в гибридизации наименее восприимчивых («устойчивых», «наиболее устойчивых») к болезни сортов не является «гарантией» успешной селекции проса на меланозоустойчивость, прежде всего по причине непредсказуемого «поведения» скрещиваемых сортов, что указывает на полигенную (и потому «рассыпающуюся» при рекомбинации) «конструкцию» признака (Tikhonov, 2014).

Заключение

Степень развития меланоза зависит от толщины цветочных пленок: тонкопленчатые (белозерные) образцы сильнее поражаются возбудителями меланоза, чем грубопленчатые (с более темной окраской зерна), но эта связь не абсолютна. Плотное смыкание цветочных пленок, по нашему мнению, обеспечивает защиту растения от инфекции. Отбор растений с более развитыми, хорошо закрывающими зерно пленками позволит создавать сорта проса, устойчивые к патогенам, вызывающим подпленочное поражение зерна. Инфекция может переноситься как насекомыми, так и ветром и дождем с посевов любых сельскохозяйственных культур, пораженных микрофлорой, вызывающей меланоз зерна проса.

Возбудители болезни, по нашему мнению, специфичны для конкретной зоны возделывания проса, что косвенно подтверждается противоречивыми данными по влиянию температуры воздуха и количества выпадающих осадков на развитие меланоза. В Центрально-Черноземном регионе (Орловская область) в год с более влажным периодом выметывания и созревания, зерна проса поражались меланозом в большей степени, чем в годы с более сухой погодой в указанный период. В Средневолжском регионе (Республика Татарстан) развитию болезни способствовали высокие среднесуточные температуры и низкая относительная влажность воздуха.

Длительность вегетационного периода растения, в свою очередь, тоже может сказаться на величине развития подпленочного поражения зерна. Скороспелые образцы проса наиболее устойчивы к патогенам, обуславливающим развитие болезни.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

References/Литература

- Agafonov N.P., Kurtseva A.F., Korneychuk V.A., Banjai L. Broad unified COMECON list of descriptors and international COMECON list of descriptors for *Panicum miliaceum* L. (Shirokiy unifikirovanny klassifikator SEV i mezhdunarodny klassifikator SEV vida *Panicum miliaceum* L.). Leningrad: VIR; 1982. [in Russian] (Агафонов Н.П., Курцева А.Ф., Корнейчук В.А., Баняи Л. Широкий унифицированный классификатор СЭВ и международный классификатор СЭВ вида *Panicum miliaceum* L. Ленинград: ВИР; 1982).
- Antimonov A.K., Antimonova O.N., Syrkina L.F., Kosykh L.A. Introduction new gene sources broomcorn millet under the conditions in the Middle Volga region. *International Journal of Humanities and Natural Sciences*. 2018;(11-1):154-157. [in Russian] (Антимонов А.К., Антимонова О.Н., Сыркина Л.Ф., Косых Л.Н. Интродуцирование новых генисточников проса посевного в условиях среднего Поволжья. *Международный журнал гуманитарных и естественных наук*. 2018;(11-1):154-157). DOI: 10.24411/2500-1000-2018-10174
- Antimonov K.A. Researching under-coat lesions of millet kernels (Issledovaniya podplenochnogo porazheniya yadra prosa). In: *Millet breeding for grain quality and disease resistance (Seleksiya prosa na kachestvo zerna i ustoychivost k boleznyam)*. Moscow; 1979. p.110-114. [in Russian] (Антимонов К.А. Исследования подпленочного поражения ядра проса. В кн.: *Селекция проса на качество зерна и устойчивость к болезням*. Москва; 1979. С.110-114).
- Antimonov K.A., Antimonov A.K., Mikhaylov A.A. Improving the quality of millet by creating disease-resistant millet varieties (Uluchsheniye kachestva pshena sozdaniyem ustoychivyykh k boleznyam sortov prosa). *Food Industry*. 2004;(10):76-77. [in Russian] (Антимонов К.А., Антимонов А.К., Михайлов А.А. Улучшение качества пшеницы созданием устойчивых к болезням сортов проса. *Пищевая промышленность*. 2004;(10):76-77).
- Bostanova A., Spabek G.A. Bioecological features of field mushrooms (Bioekologicheskiye osobennosti polevykh gribov). *News of the National Academy of Sciences of the Republic of Kazakhstan. Series of Biological and medical*. 2013;(4):175-183. [in Russian] (Бостанова А., Спабек Г.А. Биоэкологические особенности полевых грибов. *Известия Национальной академии наук Республики Казахстан. Серия биологическая и медицинская*. 2013;(4):175-183).
- Dunin M.S., Kan G.V. Etiology of necrotic melanosis of millet seeds (Etiologiya nekroticheskogo melanoza semyan prosa). *Selskokhozyajstvennaya biologiya = Agricultural Biology*. 1974;9(3):411-416. [in Russian] (Дунин М.С., Кан Г.В. Этиология некротического меланоза семян проса. *Сельскохозяйственная биология*. 1974;9(3):411-416).
- Dunin M.S., Kan G.V. The role of environmental and agricultural factors in the damage of millet seeds with melanosis (Rol

- ekologicheskikh i agrotekhnicheskikh faktorov v porazhenii semyan prosa melanozom). *Vestnik selskokhozyaystvennoy nauki = Bulletin of Agricultural Science*. 1975;(1):25-30. [in Russian] (Дунин М.С., Кан Г.В. Роль экологических и агротехнических факторов в поражении семян проса меланозом. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1975;(1):25-30).
- Elagin I.N. On improving the effectiveness of breeding work on the development of millet cultivars immune to smut and grain damage under the seed coat (O povyshenii effektivnosti selektsionnykh rabot po sozdaniyu immunnykh k golovne i podplenochnomu porazheniyu zerna sortov prosa). In: *Millet breeding for grain quality and disease resistance (Selektsiya prosa na kachestvo zerna i ustoychivost k bolezniam)*. Moscow; 1979. p.3-10. [in Russian] (Елагин И.Н. О повышении эффективности селекционных работ по созданию иммунных к головне и подпленочному поражению зерна сортов проса. В кн.: *Селекция проса на качество зерна и устойчивость к болезням*. Москва; 1979. С.3-10).
- Gagkaeva T.Yu., Dmitriev A.P., Pavlyushin V.A. Grain microbiota as an indicator of its quality and safety (Mikrobiota zerna – pokazatel yego kachestva i bezopasnosti). *Zashchita i karantin rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2012;(9):14-18. [in Russian] (Гаргаева Т.Ю., Дмитриев А.П., Павлюшин В.А. Микробиота зерна – показатель его качества и безопасности. *Защита и карантин растений*. 2012;(9):14-18).
- Habiyaremye C., Matanguihan J.B., D'Alpoim Guedes J., Ganjyal G.M., Whiteman M.R., Kidwell K.K., Murphy K.M. Proso Millet (*Panicum miliaceum* L.) and Its Potential for Cultivation in the Pacific Northwest, U.S.: A Review. *Front. Plant Sci*. 2017;7:1961. DOI: 10.3389/fpls.2016.01961
- Khodyrev N.T. The resistance of millet cultivars of the undercoat kernel damage (Ustoychivost sortov prosa k podplenochnomu porazheniyu yadra). In: *Millet breeding for grain quality and disease resistance (Selektsiya prosa na kachestvo zerna i ustoychivost k bolezniam)*. Moscow; 1979. p.124-127. [in Russian] (Ходырев Н.Т. Устойчивость сортов проса к подпленочному поражению ядра. В кн.: *Селекция проса на качество зерна и устойчивость к болезням*. Москва; 1979. С.124-127).
- Konstantinov S.I., Grigorashchenko L.V. The variability of valuable traits in millet and their correlation (Izmenchivost tsennykh priznakov u prosa i ikh korrelyatsionnaya zavisimost). *Selektsiya i semenovodstvo = Breeding and Seed Production*. 1987;(4):22-24. [in Russian] (Константинов С.И., Григорашченко Л.В. Изменчивость ценных признаков у проса и их корреляционная зависимость. *Селекция и семеноводство*. 1987;(4):22-24).
- Kotlyar A.I., Sidorenko V.S., Bobkov C.V., Varlakhova L.N. Effect of coloration and size of grain on quality performance of common millet. *Legumes and Groat Crops*. 2013;3(7):26-34. [in Russian] (Котляр А.И., Сидоренко В.С., Бобков С.В., Варлахова Л.Н. Влияние окраски и крупности зерна на показатель качества у проса посевного. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2013;3(7):26-34).
- Kotlyar A.I., Sidorenko V.S., Varlakhova L.N. Change of indicators of quality of grain at varieties of common millet cultivated in the Russian Federation in the course of selection. *Legumes and Groat Crops*. 2014;2(10):51-55. [in Russian] (Котляр А.И., Сидоренко В.С., Варлахова Л.Н. Изменение показателей качества зерна у возделываемых в РФ сортов проса посевного в процессе селекции. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2014;2(10):51-55).
- Koyshibaev M. Diseases of millet (Bolezni prosa). Almaty: RNI Bastau; 1998. [in Russian] (Койшибаев М. Болезни проса. Алматы: РНИ Бастау; 1998).
- Kulemina T.V. Sources and donors for millet breeding for resistance to smut and melanosis (Istochniki i donory dlya selektsii prosa na ustoychivost k golovne i melanozu). *Vestnik zashchity rasteniy = Plant Protection News*. 2009;(1):58-59. [in Russian] (Кулемина Т.В. Источники и доноры для селекции проса на устойчивость к головне и меланозу. *Вестник защиты растений*. 2009;(1):58-59).
- Lysov V.N. The world collection is the source of breeding disease-resistant millet varieties (Mirovaya kolleksiya – istochnik vyvedeniya ustoychivyykh k bolezniam sortov prosa). In: *Millet breeding for grain quality and disease resistance (Selektsiya prosa na kachestvo zerna i ustoychivost k bolezniam)*. Moscow; 1979. p.11-20. [in Russian] (Лысов В.Н. Мировая коллекция – источник выведения устойчивых к болезням сортов проса. В кн.: *Селекция проса на качество и устойчивость к болезням*. Москва; 1979. С.11-20).
- Nikiforova I.Yu. Stability of early and mid-maturing millet samples to melanosis in Predkamskaya area of Tatarstan. *Legumes and Groat Crops*. 2013;1(5):37-43. [in Russian] (Никифорова И.Ю. Устойчивость раннеспелых и среднеранних образцов проса к меланозу в условиях Предкамской зоны Республики Татарстан. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2013;1(5):37-43).
- Nikiforova I.Yu., Kadyrova F.Z. Selection of sown millet to immunity of melanosis at the Kama zone of the Republic of Tatarstan. *Vestnik of Kazan State Agrarian University*. 2015;2(36):136-140. [in Russian] (Никифорова И.Ю., Кадырова Ф.З. Селекция проса посевного на устойчивость к меланозу в условиях Предкамской зоны республики Татарстан. *Вестник Казанского ГАУ*. 2015;2(36):136-140). DOI: 10.12737/12518
- Nikitina E.V., Kurtseva A.F. Assessment of millet for resistance to helminthosporiosis (guidelines). (Otsenka prosa na ustoychivost k gelmintosporiozu [metodicheskiye ukazaniya]). Leningrad; 1984. [in Russian] (Никитина Е.В., Курцева А.Ф. Оценка проса на устойчивость к гельминтоспориозу (методические указания). Ленинград; 1984).
- Shestakova A.P. Phytopathological work in the breeding of spring wheat for disease resistance (Fitopatologicheskaya rabota pri selektsii yarovoy pshenitsy na ustoychivost k bolezniam). *Selektsiya polevykh kultur na Yugo-Vostoke = Breeding of Field Crops in the South-East. Saratov*; 1970;(27):127. [in Russian] (Шестакова А.П. Фитопатологическая работа при селекции яровой пшеницы на устойчивость к болезням. *Селекция полевых культур на Юго-Востоке*. Саратов; 1970;(27):127).
- Shumkova M.N. Ways to create high-yielding millet varieties with grain of high technological qualities (Puti sozdaniya vysokoproduktivnykh sortov prosa s zernom vysokikh tekhnologicheskikh kachestv). *Trudy Tatar. NIISKh = Reports of Tatar Research Institute of Agriculture*. 1974;(4):339-346. [in Russian] (Шумкова М.Н. Пути создания высокопродуктивных сортов проса с зерном высоких технологических качеств. *Труды Татари. НИИСКХ*. 1974;(4):339-346).
- Shumkova M.N., Sagdieva L.G. Breeding of highly productive early-ripening millet varieties in the Tatar ASSR (Selektsiya vysokoproduktivnykh skorospelnykh sortov prosa v Tatarskoy ASSR). In: *Millet breeding and seed production*. Moscow; 1976. p.73-82. [in

- Russian] (Шумкова М.Н., Сагдиева Л.Г. Селекция высокопродуктивных скороспелых сортов проса в Татарской АССР. В кн.: *Селекция и семеноводство проса*. Москва; 1976. С.73-82).
- Smirnova T.A., Kostrova E.I. Microbiology of grain and products of its processing (*Mikrobiologiya zerna i produktov ego pererabotki*). Moscow: VO Agropromizdat; 1989. [in Russian] (Смирнова Т.А., Кострова Е.И. Микробиология зерна и продуктов его переработки. Москва: ВО Агропромиздат; 1989).
- Tikhonov N.P. The peculiarities and results of millet breeding for resistance to melanosis of grain. *Legumes and Groat Crops*. 2014;2(10):60-63. [in Russian] (Тихонов Н.П. Особенности и результаты селекции проса посевного на устойчивость к меланозу зерна. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2014;2(10):60-63).
- Vedeneeva M.L. Resistance of millet to melanosis (Ustoychivost prosa k melanozu). In: *Breeding, seed production and technology of cultivation of millet in the Southeast (Seleksiya, semenovodstvo i tekhnologiya vozdel'nyaniya prosa na Yugo-Vostoke)*. Saratov; 1981. p.57-62. [in Russian] (Веденева М.Л. Устойчивость проса к меланозу. В кн.: *Селекция, семеноводство и технология возделывания проса на Юго-Востоке*. Саратов; 1981. С.57-62).
- Vesna B.A. Formation of technological properties of millet grain and its consumer advantages in millet varieties in the process of maturation (Formirovaniye tekhnologicheskikh svoystv zerna i potrebitelskikh dostoinstv pshena u sortov prosa v protsesse sozrevaniya). In: *Ways to increase the yield of groat crops (Puti povysheniya urozhaynosti krupyanykh kultur)*. Kiev; 1969. p.180-183. [in Russian] (Весна Б.А. Формирование технологических свойств зерна и потребительских достоинств пшеницы у сортов проса в процессе созревания. В кн.: *Пути повышения урожайности крупяных культур*. Киев; 1969. С.180-183).
- Zolotukhin E.I., Tikhonov N.P., Lizneva L.N., Tugusheva H.I., Cherkashina V.K. Millet breeding in the Southeast (Seleksiya prosa na Yugo-Vostoke). In: Zotikov V.I. (ed.). *Scientific support of grain legume and groat crop production (Nauchnoye obespecheniye proizvodstva zernobobovykh i krupyanykh kultur)*. Orel; 2004. p.429-459. [in Russian] (Золотухин Е.И., Тихонов Н.П., Лизнева Л.Н., Тугушева Х.И., Черкашина В.К. Селекция проса на Юго-Востоке. В кн.: *Научное обеспечение производства зернобобовых и крупяных культур* / под ред. В.И. Зотикова. Орел; 2004. С.429-459).

Прозрачность финансовой деятельности/The transparency of financial activities

Автор не имеет финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах.

The author declares the absence of any financial interest in the materials or methods presented.

Для цитирования/How to cite this article

Кулемина Т.В. Меланоз как фактор низкого качества зерна проса посевного (*Panicum miliaceum* L.) (обзор). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2019;180(4):186-192. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-186-192

Kulemina T.V. Melanosis as a factor reducing grain quality in proso millet (*Panicum miliaceum* L.) (a review). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2019;180(4):186-192. DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-186-192

Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы/The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work

Дополнительная информация/Additional information

Полные данные этой статьи доступны/Extended data is available for this paper at <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-4-186-192>

Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы/The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors, and their employer

Автор одобрил рукопись/Author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует/No conflict of interest

ФУРАЖНЫЕ КАЧЕСТВА ГЕТЕРОЗИСНЫХ МЕЖРОДОВЫХ ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ С ГАМАГРАССОМ

УДК 636.085.33

FODDER QUALITIES OF HETEROTIC HYBRIDS FROM INTERGENERIC CROSSES BETWEEN MAIZE AND EASTERN GAMAGRASS

П. А. ПАНИХИН^{1,2*}, В. А. СОКОЛОВ¹P. A. PANIKHIN^{1, 2*}, V. A. SOKOLOV¹

¹ Институт молекулярной и клеточной биологии СО РАН, 630090 Россия, г. Новосибирск, просп. акад. Лаврентьева, 8/2, *✉ panikhin@mcb.nsc.ru ✉ sokolov@mcb.nsc.ru

¹ Institute of Molecular and Cellular Biology, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Acad. Lavrentieva Ave. Novosibirsk 630090, Russia; * ✉ panikhin@mcb.nsc.ru ✉ sokolov@mcb.nsc.ru

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44

² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia

Урожайность зеленой массы и фуражные качества являются отправным моментом в выборе кормовых сельскохозяйственных культур. Кукуруза – растение С4 пути фотосинтеза, в связи с чем она максимально эффективно трансформирует энергию света в энергию химических связей, что в итоге приводит к наивысшей продуктивности с единицы площади посева. Ее зерно и зеленая масса обладают хорошими кормовыми качествами и активно используются в рационах крупного и мелкого рогатого скота, а также птицы. Дикий сородич кукурузы гамаграсс восточный (*Tripsacum dactyloides* L.) широко распространен на равнинах Северной и Южной Америки. К настоящему времени он получил всеобщее признание животноводов как пастбищная и фуражная культура. Так, в США создано и возделывается более 10 коммерческих сортов этого растения. Гамаграсс, также являясь растением С4 пути фотосинтеза, обладает высокой продуктивностью и фуражной ценностью получаемого из него сена. В наших исследованиях мы решили объединить хозяйственно ценные качества этих растений путем создания межродовых гибридов. В данной работе изложены результаты оценки фуражных качеств апомиктичных кукурузно-трипсакумных гибридов, где к 36 хромосомам гамаграсса были добавлены два генома кукурузы от линий, участвующих в гибридной селекции для получения семян F₁.

Полученные формы кукурузно-трипсакумных гибридов в течение нескольких лет постоянно демонстрируют бесполое размножение и гетерозис по урожайности зеленой массы. Результаты зоотехнического анализа образцов показали, что гибриды, где к 36 хромосомам гамаграсса добавлены хромосомы линий, используемых в коммерческом семеноводстве для получения гетерозиса в F₁, превосходят по биохимическим показателям растения с добавлением 20 хромосом от одной из кукурузных линий, использованных в гибридизации. Теоретическая оценка урожайности зеленой массы кукурузно-трипсакумных гибридов в пересчете на гектар площади составляет около 650 ц.

Ключевые слова: *Tripsacum dactyloides*, кукурузно-трипсакумные гибриды, зоотехнический анализ, сахара, крахмал, аминокислоты, урожайность зеленой массы.

Green biomass yield and fodder qualities are the starting point in the choice of forage crops. Maize, as a plant with the C4 pathway of photosynthesis, is highly efficient in transforming the energy of light into chemical bond energies, which ultimately leads to the highest yield per unit area of cultivated land. Its grain and green biomass possess good fodder qualities and are actively used in feed rations for cattle, smaller ruminants, and poultry. Eastern gamagrass (*Tripsacum dactyloides* L.), a wild relative of maize, is widespread over the plains of North and South Americas. To date, it has received universal recognition among breeders as a forage and fodder crop. More than 10 commercial cultivars have already been developed and cultivated in the United States. Eastern gamagrass is a C4 plant as well, characterized by high yield and high feed value of hay. We decided to combine in our research economically valuable qualities of this plant by developing apomictic intergeneric hybrids. This paper presents the results obtained in the process of assessing fodder qualities of apomictic maize × *Tripsacum* hybrids, where two maize genomes from the lines participating in hybrid selection for F₁ seeds were added to the 36 chromosomes of eastern gamagrass. The maize × *Tripsacum* hybrid forms, produced during a number of years, persistently demonstrated an apomictic reproduction pattern and heterosis in green biomass productivity. Zootechnical analysis of plant samples showed that the hybrids, in which chromosomes of the lines used in commercial seed production to obtain heterosis in F₁ had been added to the 36 chromosomes of eastern gamagrass, exceeded in their biochemical indicators the plants, in which 20 chromosomes from one of the maize lines earlier used in hybridization at our laboratory had been added. A theoretical estimate of green biomass yield calculated per hectare for the maize × *Tripsacum* hybrids is about 65 tons.

Key words: *Tripsacum dactyloides*, maize × *Tripsacum* hybrids, zootechnical analysis, sugar, starch, amino acids, green biomass yield.

Научное издание:

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, ТОМ 180, ВЫПУСК 4**

Научный редактор: *Е. А. Соколова*
Корректор: *А. Г. Крылов*
Компьютерная вёрстка: *А. В. Иванов*

Подписано в печать 25.12.2019. Формат бумаги 70×100 ¹/₈

Бумага офсетная. Печать офсетная

Печ. л 24,25. Тираж 300 экз. Зак. 2512/19

Сектор редакционно-издательской деятельности ВИР
190000, Санкт-Петербург, Большая Морская ул., 42, 44

ООО «Р – ПРИНТ»

Санкт-Петербург, пер. Гривцова, 6^б