

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

ТРУДЫ
ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, том 181
выпуск 4

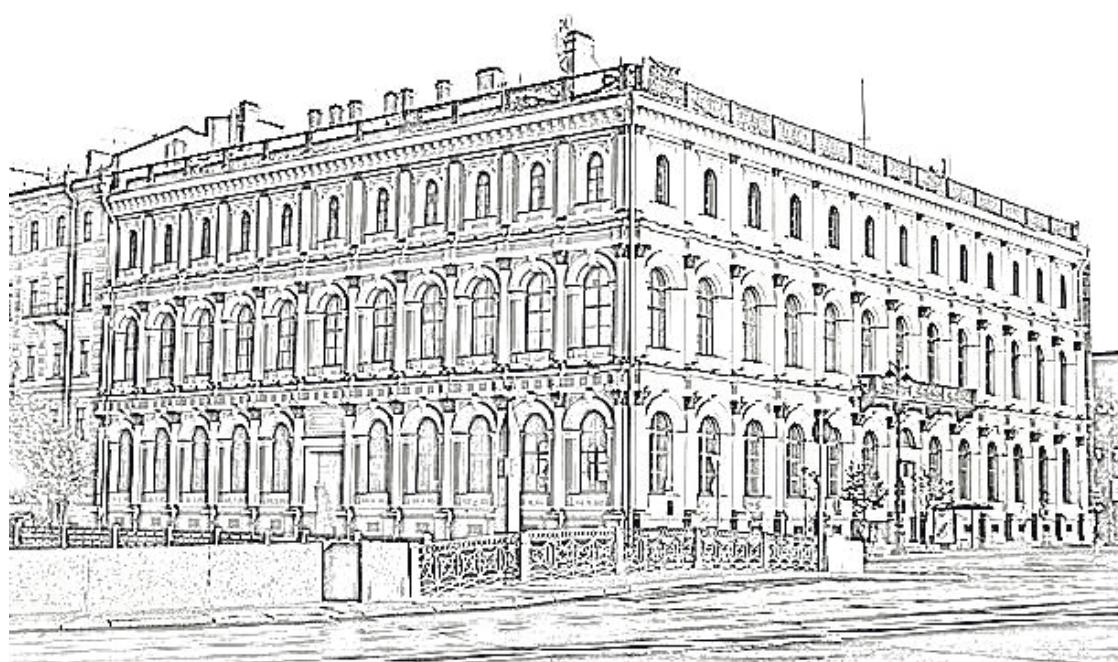
(основаны Р. Э. Регелем в 1908 г.)

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2020

PROCEEDINGS
ON APPLIED BOTANY, GENETICS
AND BREEDING, vol. 181
issue 4

(founded by Robert Regel in 1908)

ST. PETERSBURG
2020



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

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

volume 181
issue 4



EDITOR-IN-CHIEF
E. K. Khlestkina

EDITORIAL BOARD

M. A. Vishnyakova (Deputy Editor-in-Chief), I. G. Loskutov (Deputy Editor-in-Chief), O. P. Mitrofanova (Deputy Editor-in-Chief), L. Yu. Schipilina (Executive Secretary), I. N. Anisimova, N. B. Brutch, I. G. Chukhina, O. B. Dobrovolskaya, V. I. Dorofeev, G. I. Filipenko, T. A. Gavrilenko, K. S. Golokhvast, V. M. Gorina, E. B. Hatefov, V. N. Korzun, T. V. Matveeva, S. S. Medvedev, N. V. Mironenko, I. V. Mitrofanova, E. E. Radchenko, I. D. Rashal, A. V. Rodionov, M. M. Silantyeva, O. V. Soloduhina, E. K. Turuspekov, Yu. V. Ukhatova, N. M. Zoteeva

EDITORIAL COUNCIL

O. S. Afanasenko, G. A. Batalova, A. Berville, L. A. Bespalova, A. Börner, A. Diederichsen, M. V. Duka, G. V. Eremin, N. Friesen, N. P. Goncharov, K. Hammer, V. Holubec, A. V. Kilchevsky, M. M. Levitin, A. I. Morgunov, H. A. Muminjanov, I. A. Tikhonovich

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

ST. PETERSBURG

2020

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

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

**том 181
выпуск 4**



ГЛАВНЫЙ РЕДАКТОР
Е. К. Хлесткина

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

*М. А. Вишнякова (зам. главного редактора), И. Г. Лоскутов (зам. главного редактора),
О. П. Митрофанова (зам. главного редактора), Л. Ю. Шипилина (ответственный секретарь),
И. Н. Анисимова, Н. Б. Брач, Т. А. Гавриленко, К. С. Голохваст, В. М. Горина, О. Б. Добровольская,
В. И. Дорофеев, Н. М. Зотеева, В. Н. Корзун, Т. В. Матвеева, С. С. Медведев, Н. В. Мироненко,
И. В. Митрофанова, Е. Е. Радченко, И. Д. Рашаль, А. В. Родионов, М. М. Силантьева,
О. В. Солодухина, Е. К. Турусеков, Ю. В. Ухатова, Г. И. Филипенко, Э. Б. Хатефов, И. Г. Чухина*

РЕДАКЦИОННЫЙ СОВЕТ

*О. С. Афанасенко, Г. А. Баталова, А. Бервилле, А. Бёрнер, Л. А. Беспалова, В. Голубец,
Н. П. Гончаров, А. Дидериксен, М. В. Дука, Г. В. Еремин, А. В. Кильчевский, М. М. Левитин,
А. И. Моргунов, Х. А. Муминджанов, И. А. Тихонович, Н. В. Фризен, К. Хаммер*

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

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

2020

Дана характеристика стрессоустойчивости сортов ячменя различного агроэкологического происхождения для условий резко континентального климата. В условиях Азербайджана исследован адаптивный потенциал сортов пшеницы твердой (*Triticum durum* Desf.). Изучены биологически активные вещества надземной части гемизфемероидных луков (*Allium* L.), а также хозяйственно ценные признаки и технологические свойства коллекции *Zea mays* L. ВИР. Проведена классификация сред на основе коэффициентов корреляции урожайности сортов мягкой яровой пшеницы. Рекомендован исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на севере Среднего Поволжья. Изложены результаты сравнительной оценки генофонда моркови коллекции ВИР по урожайности и качеству в условиях Волго-Ахтубинской поймы, а также генетической и биологической характеристики образцов батата в коллекции УдмФИЦ УрО РАН. Проиллюстрирован сортимент черной смородины для Южного Урала. Рассмотрены морфобиологические и хозяйственно ценные признаки озимой гексаплоидной тритикале сорта 'Билинда', районированного по Северо-Западному региону РФ. Выявлены «узкие места» в системах адаптивности сортов персика к конкретным абиотическим факторам на отдельных фазах онтогенеза для создания оптимальных алгоритмов дальнейшей селекции. Представлен адаптивный сорт яровой мягкой пшеницы для Сибирского региона. Сделан сравнительный анализ электрофоретических спектров глиадина как маркеров генотипов староместного сорта твердой пшеницы Кубанка. Изложены преимущества ультраскороспелых доноров ячменя, полученных на основе гибридной комбинации Белогорский × к-15881 методом индивидуального отбора, для создания скороспелых, адаптированных к условиям зоны возделывания коммерческих сортов. Рекомендованы апомиктические линии сахарной свеклы по итогам тестирования на сахаристость и урожайность корнеплодов по сравнению с исходными родительскими образцами. Проанализированы: роль алычи в происхождении, эволюции и совершенствовании сортимента косточковых плодовых растений; распространение крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.) и к. жгучей (*U. urens* L.) на территории Российской Федерации; гетеромерикарпия вида *Heracleum sosnowskyi* Manden. Обсуждаются вопросы оздоровления сортов картофеля из коллекции ВИР от вирусов. Рассмотрены дикие родичи и межвидовые гибриды картофеля с целью выявления исходного материала для селекции на устойчивость к золотистой нематоде. Определены устойчивость клоновых подвоев яблони к бактериальному ожогу с использованием молекулярных маркеров и эффекты неспецифической устойчивости генотипов ячменя, полученных путем клеточной селекции. Приведены обзоры механизмов адаптации льна-долгунца к повышенной кислотности почвы и физиологического-биохимических и генетических основ селекции амаранта (*Amaranthus* L.) для пищевых и кормовых целей. Изложена история личных контактов и переписки выдающегося биохимика В. И. Нилова с Максимом Горьким в связи с посредничеством писателя в передаче И. В. Сталину предложений по синтезу витамина С, селекции растений на химический состав и выделению опиатов из мака.

Табл. 73, рис. 39, библиогр. 729 назв.

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

PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY, GENETICS AND BREEDING. Vol. 181, iss. 4. SPb., 2020. 228 p.

Stress resistance in barley cultivars of different agroecological origin has been tested under extremely continental climate conditions. The adaptive potential of durum wheat cultivars (*Triticum durum* Desf.) has been studied in the environments of Azerbaijan. Bioactive compounds in the aboveground part of hemiphemeroid onions (*Allium* L.) have been analyzed, and useful agronomic traits and technological properties in VIR's collection of *Zea mays* L. are described. Yield correlation ratios in spring bread wheat cultivars have been used for the classification of environments. Source material of winter bread wheat is recommended for breeding in the north of the Middle Volga region. The results of comparative evaluation of the carrot gene pool for yield and quality in the Volga-Akhtuba floodplain environments, and bioeconomic characteristics of sweet potato accessions from the collection of the Udmurt Federal Research Center, Ural Branch on the RAS, are presented. The assortment of black currant cultivars for the Southern Urals is illustrated. Morphobiological and useful agronomic traits of the hexaploid winter triticale cultivar 'Bilinda' approved for cultivation in the Northwestern Region of Russia are examined. "Bottlenecks" have been identified in the systems of peach cultivar adaptability to specific abiotic factors affecting individual phases of ontogenesis in order to develop optimal algorithms for further breeding. An adaptive spring bread wheat cultivar is presented for the Siberian region. A comparative analysis has been performed to characterize electrophoretic spectra of gliadin as markers of genotypes in the durum wheat landrace Kubanka. The advantages for the development of early-ripening commercial barley cultivars adapted to cultivation environments are shown for the ultra-early donors developed from the hybrid combination Belogorsky × k-15881 using individual selection. Apomictic sugar beet lines are recommended on the basis of their testing for sugar content and root yield and comparison with the parent forms. The role of myrobalan plum in the origin, evolution and improvement of stone fruit plant varieties is analyzed, the distribution of common nettle (*Urtica dioica* L.) and annual nettle (*U. urens* L.) in Russia is described, and heteromericy of *Heracleum sosnowskyi* Manden. is assessed. Elimination of viruses from potato varieties maintained in the VIR collection is discussed. Wild relatives and interspecific hybrids of potato are considered promising for the development of cultivars resistant to golden nematode. Molecular markers have been used to assess fire blight resistance in apple clonal rootstocks, and the effects of non-specific resistance have been studied in barley genotypes obtained by cell selection. The mechanisms of fiber flax adaptation to high soil acidity and the physiological, biochemical and genetic bases of amaranth (*Amaranthus* L.) breeding for food and feed purposes are reviewed. The history of personal contacts and correspondence between the outstanding biochemist V. I. Nilov and Maxim Gorky and the writer's mediation efforts in presenting proposals on vitamin C synthesis, plant breeding for biochemical composition and extraction of opiates from poppy to I. V. Stalin are highlighted.

Табл. 73, фиг. 39, лист. 729.

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

CONTENTS

Foreword by the Editor-in-Chief of the journal *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding* 9

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Lepikhov S.B.

Classification of environments based on correlations of yield in spring bread wheat 14

Rustamov Kh.N. Akparov Z.I. Abbasov M.A.

Adaptive potential of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) varieties of Azerbaijan 22

Fedorov A.V., Zorin D.A., Ardasheva O.A.

Genetic, biological and economic evaluation of sweet potato accessions in the collection of the Plant Introduction and Acclimatization Department, Udmurt FRC, UB RAS 29

Fomina T.I., Kukushkina T.A.

Bioactive compounds in the aboveground part of hemiephemeral onions (*Allium* L.) 37

Yusova O.A., Nikolaev P.N., Bendina Ya.B., Safonova I.V., Aniskov N.I.

Stress resistance in barley cultivars of various agroecological origin under extreme continental climate conditions 44

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

Gonikova M.R., Khoreva V.I., Goldstein V.G., Nosovskaya L.P., Adikaeva L.V., Khatefov E.B.

Study of economically valuable traits and technological properties in maize from the *Zea mays* L. collection of VIR 56

Pryanishnikova V.E., Khmelinskaya T.V.

Evaluation of the carrot gene pool for yield and quality indicators at Volgograd Experiment Station of VIR 65

Fadeeva I.D., Gazizov I.N., Khakimova A.G., Mitrofanova O.P.

Source material for breeding winter bread wheat in the north of the Middle Volga region 71

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Zveinek I.A., Kovaleva O.N.

Developing donors of ultra-early maturity in barley 83

Sokolova D.V.

Apomictic lines of sugar beet: development and studying 93

DOMESTIC PLANT BREEDING AT THE PRESENT STAGE

Bekish L.P., Uspenskaja V.A., Peneva T.I., Chikida N.N.

Biomorphological and useful agronomic traits of the hexaploid winter triticale cultivar 'Bilinda' approved for cultivation in the Northwestern Region of the Russian Federation 102

Dragavtseva I.A., Dragavtsev V.A., Kuznetsova A.P., Klyukina A.V.

Identification of "bottlenecks" in the systems of adaptability in peach cultivars to specific abiotic factors limiting plant growth and development and affecting individual phases of ontogenesis to develop optimal algorithms for further breeding 112

Popolzukhina N.A., Popolzukhin P.V., Gaidar A.A., Parshutkin Yu.Yu., Yakunina N.A.

Development of the adaptive spring bread wheat cultivar 'Omskaya Yubileynaya' under the conditions of the Siberian region 120

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

Peneva T.I., Lyapunova O.A.

Electrophoretic patterns of gliadin as markers of genotypes in the analysis of the durum wheat landrace Kubanka 127

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

Eremin G.V.

The role of *Prunus cerasifera* Ehrh. in the origin, evolution and improvement of stone fruit cultivars 136

Luneva N.N., Zakota T.Yu., Fedorova Y.A.

Distribution of the common nettle *Urtica dioica* L. and annual nettle *U. urens* L. in the Russian Federation 144

Tkachenko K.G.

Heteromericarpy of *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Umbelliferae = Apiaceae) 156

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Bespalova E.S., Agakhanov M.M., Arkhimandritova S.B., Erastenkova M.V., Ukhatova Yu.V.

Sanitization of potato varieties from the VIR collection against viruses 164

Mironenko N.V., Rogozina E.V., Gurina A.A., Khiutti A.V., Chalaya N.A., Afanasenko O.S.

Wild relatives and interspecific hybrids of potato as source materials in breeding for resistance to golden nematode 173

Shamshin I.N., Maslova M.V., Drenova N.V., Dubrovsky M.L., Parusova O.V.

Assessment of fire blight resistance in apple clonal rootstocks using molecular markers 185

Shupletsova O.N., Ogorodnikova S.Yu., Nazarova Ya.I.

Effects of nonspecific resistance in barley genotypes obtained by cell selection 192

BRIEF REPORTS

Vasiliev A.A., Gasymov F.M., Glaz N.V.

Assortment of black currant cultivars for the Southern Urals 200

SURVEYS

Kishlyan N.V., Melnikova N.V., Rozhmina T.A.

The mechanisms of fiber flax adaptation to high soil acidity (a review) 205

Shcherban A.B.

Physiological, biochemical and genetic bases of amaranth (*Amaranthus* L.) breeding for food and feed purposes (a review) 213

HISTORY OF AGROBIOLOGICAL RESEARCH AND VIR. NAMES OF RENOWN

Plotnikova A.G.

V. I. Nilov is "a very modest man and an exceptionally serious scientist" (concerning one comment in M. Gorky's letter to I. V. Stalin) 222

СОДЕРЖАНИЕ

От главного редактора журнала «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции» 9

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Лепехов С.Б.

Классификация сред на основе коэффициентов корреляции урожайности сортов мягкой яровой пшеницы 14

Рустамов Х.Н., Акпаров З.И., Аббасов М.А.

Адаптивный потенциал сортов пшеницы твердой (*Triticum durum* Desf.) Азербайджана 22

Федоров А.В., Зорин Д.А., Ардашева О.А.

Генетическая и биолого-хозяйственная оценка образцов батата в коллекции
Отдела интродукции и акклиматизации растений УдМФИЦ УрО РАН 29

Т. И. Фомина, Т. А. Кукушкина

Биологически активные вещества надземной части гемиэфемероидных луков (*Allium L.*) 37

Юсова О.А., Николаев П.Н., Бендина Я.Б., Сафонова И.В., Аниськов Н.И.

Стрессоустойчивость сортов ячменя различного агроэкологического происхождения
для условий резко континентального климата 44

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Гоникова М.Р., Хорева В.И., Гольдштейн В.Г., Носовская Л.П., Адикаева Л.В., Хатефов Э.Б.

Изучение хозяйственно ценных признаков и технологических свойств коллекции *Zea mays* L. ВИР 56

Прянишникова В.Е., Хмелинская Т.В.

Оценка генофонда моркови по урожайности и качеству на Волгоградской опытной станции ВИР 65

Фадеева И.Д., Газизов И.Н., Хакимова А.Г., Митрофанова О.П.

Исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на севере Среднего Поволжья 71

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Звейнек И.А., Ковалева О.Н.

Создание доноров ультраскороспелости ячменя 83

Соколова Д.В.

Создание и изучение апомиктических линий сахарной свеклы 93

ОТЕЧЕСТВЕННАЯ СЕЛЕКЦИЯ НА СОВРЕМЕННОМ ЭТАПЕ

Бекиш Л.П., Успенская В.А., Пенева Т.И., Чикида Н.Н.

Характеристика морфобиологических и хозяйственно ценных признаков озимой гексапloidной тритикале
сортов 'Билинда', районированного по Северо-Западному региону РФ 102

Драгавцева И.А., Драгавцев В.А., Кузнецова А.Р., Клюкина А.В.

Выявление «узких мест» в системах адаптивности сортов персика к конкретным абиотическим, лимитирующими
рост и развитие растений факторам, воздействующим на отдельные фазы онтогенеза, для создания оптимальных
алгоритмов дальнейшей селекции 112

Поползухина Н.А., Поползухин П.В., Гайдар А.А., Паршуткин Ю.Ю., Якунина Н.А.

'Омская Юбилейная' – адаптивный сорт яровой мягкой пшеницы для Сибирского региона 120

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

Пенева Т.И., Ляпунова О.А.

Электрофоретические спектры глиадина как маркеры генотипов
в анализе староместного сорта твердой пшеницы Кубанка 127

СИСТЕМАТИКА, ФИЛОГЕНИЯ И ГЕОГРАФИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Еремин Г.В.

Роль алычи – *Prunus Cerasifera* Ehrh. в происхождении, эволюции и совершенствовании сортимента косточковых плодовых растений.....136

Лунева Н.Н., Закота Т.Ю., Федорова Ю.А.

Распространение крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.) и к. жгучей (*U. urens* L.) на территории Российской Федерации.....144

Ткаченко К.Г.

Гетеромерикарпия *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Umbelliferae = Apiaceae).....156

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Беспалова Е.С., Агаханов М.М., Архимандритова С.Б., Ерастенкова М.В., Ухатова Ю.В.

Оздоровление сортов картофеля из коллекции ВИР от вирусов164

Мироненко Н.В., Рогозина Е.В., Гурина А.А., Хютти А.В., Чалая Н.А., Афанасенко О.С.

Дикие родичи и межвидовые гибриды картофеля – исходный материал для селекции на устойчивость к золотистой нематоде.....173

Шамшин И.Н., Маслова М.В., Дренова Н.В., Дубровский М.Л., Парусова О.В.

Оценка устойчивости клоновых подвоев яблони к бактериальному ожогу с использованием молекулярных маркеров185

Шуплецова О.Н., Огородникова С.Ю., Назарова Я.И.

Эффекты неспецифической устойчивости генотипов ячменя, полученных путем клеточной селекции192

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Васильев А.А., Гасымов Ф.М., Глаз Н.В.

Сортимент черной смородины для Южного Урала200

ОБЗОРЫ

Кишлян Н.В., Мельникова Н.В., Рожмина Т.А.

Механизмы адаптации льна-долгунца к повышенной кислотности почвы (обзор)205

Щербань А.Б.

Физиолого-биохимические и генетические основы селекции амаранта (*Amaranthus* L.) для пищевых и кормовых целей (обзор).....213

ИСТОРИЯ АГРОБИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ И ВИР. СЛАВНЫЕ ИМЕНА

Плотникова А.Г.

В. И. Нилов – «очень скромный человек и серьезнейший научный работник» (об одном комментарии в письме М. Горького И. В. Сталину)222

От главного редактора журнала «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции»

В 2020 году мировая научная общественность отметила ряд юбилейных дат рождения выдающихся ученых и годовщин научных мировых открытий и событий. Столетие назад, в 1920 году, профессор Николай Иванович Вавилов (1887–1943) провозгласил один из значимых законов генетической науки – закон гомологических рядов в наследственной изменчивости.

Профессор, заведующий кафедрой частного землемерия и селекции агрономического факультета, Николай Вавилов на пленарном заседании III Всероссийского съезда по селекции и семеноводству, которое состоялось 4 июня 1920 года в Большой физической аудитории Саратовского университета, сделал сенсационный доклад под названием «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости». По окончании доклада, когда утихли бурные аплодисменты делегатов – крупнейших ученых со всей страны, известный ботаник-физиолог, автор известного «Закона Заленского» В. Р. Заленский (1875–1923) сделал восторженное заявление, что съезд стал историческим и биологи приветствуют своего Менделеева.

С Совнарком РСФСР А. В. Луначарскому и С. П. Середе была отправлена итоговая телеграмма съезда в г. Саратове, в которой сообщалось о фундаментальном научном и практическом значении открытия профессора Вавилова, соответствующего открытиям Менделеева в химии, получившим международное признание. Съезд принял резолюцию о необходимости широкомасштабной государственной поддержки по обеспечению развития работ Н. И. Вавилова. Само открытие имело большое научное, действительно революционное значение для биологической науки. 21 июня 1920 г., благодаря распространению информации через Саратовское губернское отделение Российского телеграфного агентства, новость о величайшем открытии Вавилова получила широкий международный резонанс в научном обществе.

Говоря об основных событиях в жизни и деятельности Вавилова в период с 1920 по 1922 г., надо отметить также: избрание заведующим Отделом прикладной ботаники и селекции Сельскохозяйственного научного комитета в Петрограде и приобретение опыта по международному научному и образовательному обмену: знакомство с организацией хозяйства и исследовательской работы в ряде районов США, Канады и Западной Европы, посещение в научных целях крупнейших биологических и агрономических институтов США, Канады, Англии, Франции, Германии, Швеции и Нидерландов.

Впервые закон Н. И. Вавилова был опубликован в «Трудах III Всероссийского съезда по селекции и семеноводству (Саратов, 4–13 июня 1920 г.)» и как отдельная брошюра (рис. 1). В 1921 году этот же доклад был опубликован в журнале «Сельское и лесное хозяйство» (рис. 2) с целью предоставления возможности широким кругам ознакомиться с работой Вавилова.

Перечисленные публикации в специальных сельскохозяйственных изданиях на русском языке были переработаны автором в статью на английском языке, опубликованную в 1922 г. в международном генетическом журнале «Journal of Genetics», отцами-основателями которого являются классики генетики – У. Бэтсон и Р. Пеннет (Journal of Genetics, 1922, vol. 12). Одновременно изда-



тельством Кембриджского университета научная работа «The law of homologous series in variation» была издана отдельным оттиском (рис. 3).

В последующем академик Н. И. Вавилов несколько раз переиздавал закон, существенно расширяв область его применения: изначально идею о гомологических рядах ученый доказывал на примере растительного царства. В 1935 году в свет вышло второе переработанное и расширенное издание «Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости» (рис. 4).

Что лежало в основе такого интереса и внимания ученых к выводам Н. И. Вавилова?

Говоря о значении закона для науки в тот период времени, стоит привести текст аннотации редакции издательства «Сельхозгиз» к публикуемому в 1935 г. изданию¹:

«В настоящей работе, предназначенной для широкого круга агрономов, естественников, студентов с.-х. ВУЗов и университетов, биологов, дается изложение основных закономерностей изменчивости растительных и животных организмов.

Идея параллельной изменчивости близких видов, родов и семейств, впервые затронутая Дарвином, развертывается здесь в виде общего закона, установленного на огромном количестве фактов, добытых автором на основе изучения мирового разнообразия культурных и близких к ним диких растений. Здесь также подытоживаются данные из животного мира.

Для важнейшей группы культурных растений, как хлебные злаки, зерновые бобовые и другие культуры, да-

¹ Текст цитат (орфография и пунктуация) приводится в точном соответствии с первоисточником.

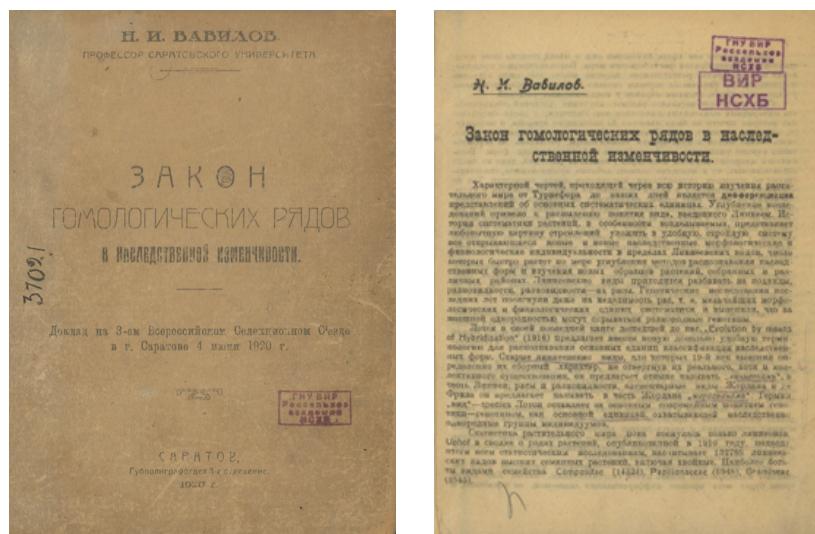


Рис. 1. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: доклад на 3-ем Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4 июня 1920 г. Саратов: Губполиграфотдел, 3-е отд-ние, 1920. 16 с.

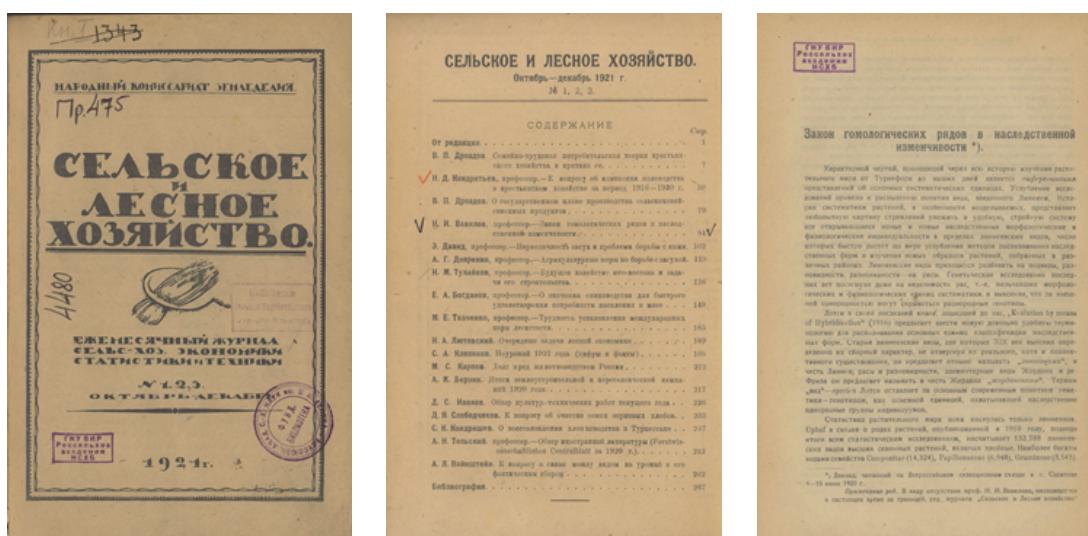


Рис. 2. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: (доклад, читанный на Всероссийском селекционном съезде в г. Саратове 4-13 июня 1920 г.). Сельское и лесное хозяйство. 1921. № 1, 2, 3. С. 84-99.

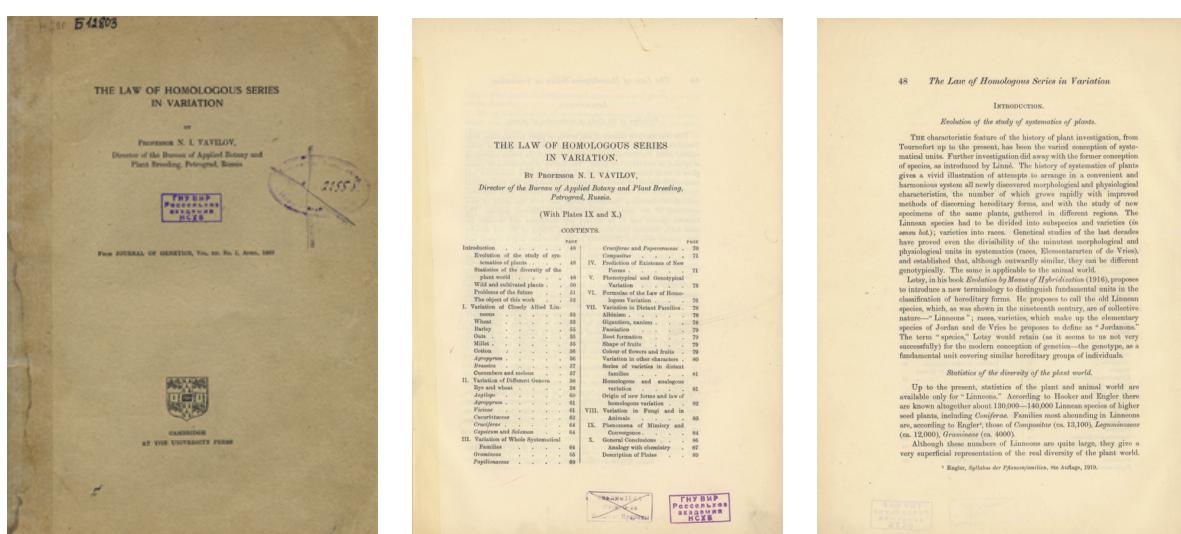


Рис. 3. Vavilov N.I. The law of homologous series in variation. Journal of Genetics. 1922;12(1):47-89. Off-print.



Рис. 4. Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е изд., перераб. и расш. Москва ; Ленинград : Сельхозгиз, 1935. 56 с.

ются подробные системы наследственной изменчивости целых семейств.

Закон гомологических рядов впервые был изложен в кратком виде на Всероссийском Саратовском Съезде в 1920 г. и ныне опубликовывается впервые на русском языке в дополненном и переработанном виде».

Чтобы ответить на поставленный выше вопрос, достаточно обратиться к тексту самого Николая Ивановича, где очень четко обозначены проблемы исследователей растительного мира начала XX века и сформулированы пути их преодоления:

«Характерной чертой, проходящей через всю историю изучения растительного мира от Турнефора до наших дней является **дифференциация** представлений об основных систематических единицах. Углубление исследований привело к распылению понятия вида, введенного Линнеем. История систематики растений, в особенностях возделываемых, представляет любопытную картину стремлений уложить в удобную,стройную систему все открывающиеся новые и новые наследственные морфологические и физиологические индивидуальности в пределах Линнеевских видов, число которых быстро растет по мере углубления методов распознавания наследственных форм и изучения новых образцов растений, собранных в различных регионах. Линнеевские виды приходится разбивать на подвиды, разновидности, разновидности – на расы. Генетические исследования последних лет посягнули даже на неделимость рас, т. е. мельчайших морфологических и физиологических единиц систематики и выяснили, что за внешней однородностью могут скрываться разнородные единицы» (Vavilov, 1920, р. 1).

«Как не велики эти числа линнеонов они в малой степени дают представления о разнообразии растительного мира. Более конкретное представление о многообразии растительного царства может дать лишь изучение жорданонов. Но жорданоны изучены сколько нибудь подробно пока лишь у отдельных видов, главным образом у возделываемых растений» (Vavilov, 1920, р. 2).

«Бесчисленное многообразие, хаос безконечного множества форм заставляет исследователя искать путей систематизации, синтеза. <...> Но параллельно дифференциации естественно необходимо искать путей **интеграции** наших знаний о разновидностях, расах и самих

линнеонах. Если 130 000 линнеонов уже составляют огромное число, с которым трудно оперировать в исследовании, то много сложнее работа с десятками и сотнями миллионов жордановских видов. На очереди перед исследователем растительного и животного мира стоит проблема выяснения закономерностей в проявлении полиморфизма, установления классов полиморфизма также как это было в свое время в изучении неорганического и органического мира.

Попытку интегрирования явлений полиморфизма и представляют нижеизлагаемые закономерности, подмеченные нами при изучении форм растительного мира и называемые нами законом гомологических рядов» (Vavilov, 1920, р. 2-3).

«Изучая детально расовый состав растительного мира, всматриваясь в разновидности и расы, которыми представлены различные линнеевские виды, несмотря на огромный полиморфизм, можно заметить ряд правильностей в сортовом разнообразии.

Первая закономерность <...> это тождество рядов морфологических и физиологических свойств, характеризующих разновидности и расы у близких генетических линнеонов, параллелизм рядов видовой генотипической изменчивости» (Vavilov, 1920, р. 3).

Далее идет подробное рассмотрение примеров, подтверждающих сформулированные закономерности конкретными фактами, известными для семейств Gramineae (Triticum, Secale, Aegilops, Agropyrum); Papilionaceae (Pisum, Lathyrus, Vicia, Ervum); Cucurbitaceae (Citrullus, Cucurbita, Cucumis); крестоцветные (Brassica, Eruca, Synapis, Raphanus).

Автор особо отмечает, что: «И по форме листьев и цветков (их рассеченности), и по опушению плодов и побегов и по делению на озимые и яровые формы, и по другим признакам эти роды проявляют в их наследственной изменчивости полный параллелизм.

Таким образом 2-я закономерность в полиморфизме, вытекающая из существа из первой, состоит в том, что не только генетически близкие виды, но и роды проявляют тождества в рядах генотипической изменчивости.

Больше того изучение большого числа родов в пределах отдельных **семейств** дало обнаружить и у них общие тенденции в изменчивости, обязательные для всех родов данного семейства. <...> Если сравнить состав признаков

по которым различаются наследственные формы, у пшениц с составом признаков по которым различаются расы различных родов злаков, то невольно придется признать тождество в большинстве признаков и в направлении изменчивости этих признаков» (Vavilov, 1920, p. 7-8).

И вновь идут многочисленные примеры, подтверждающие взгляды автора, и уже с их учетом дается окончательная формулировка:

«Подводя итоги рассмотренным закономерностям мы приходим к следующим положениям:

1. Виды и роды генетически близкие между собой характеризуются тождественными рядами наследственной изменчивости с такой правильностью, что зная ряд форм для одного вида можно предвидеть нахождение тождественных форм у других видов и родов. Чем ближе генетически расположены в общей системе роды и линнеоны, тем полнее тождество в рядах их изменчивости.

2. Целые семейства растений в общем характеризуются определенным циклом изменчивости, проходящей через все роды, составляющие семейство» (Vavilov, 1920, p. 11).

Можно лишь восхититься предвидению Вавилова, высказанному еще 100 лет назад – «Наличность параллелизма в сортовом и видовом многообразии весьма облегчает исследование и изучение рас у самоопыляющихся и перекрестноопыляющихся растений. Вместо случайного пути в отыскании неизвестно каких форм перед исследователем стоит задача установить тождества с другими близкими видами и родами, восстановить ряды недостающих форм. Можно определенно искать и предугадывать формы, которых недостает в системе. В этом отношении биолог становится на путь химика, по своим периодическим системам устанавливающих места тех или других химических соединений и создающих их путем синтеза <...> В самой системе видов, разновидностей и рас необходимо произвести коренные изменения, построивши их планомерно и по общему плану. Вместо того или иного случайного признака, по которому составляется для того или другого растения определитель видов и разновидностей гораздо рациональнее придерживаться общей системы. Вместо безконечно путаной номенклатуры, которую не удерживает ни одна память, на очереди перед систематиком становится важнейшая задача создать общую выдержанную и однотипную номенклатуру, в которой тождества форм, их гомология была бы поставлена в основу системы» (Vavilov, 1920, p. 14-15).

«Вышеупомянутая аналогия позиции биолога с исследователем в области химии более глубока, чем может показаться с первого взгляда. Мы условно для простоты все время говорим о признаках, о красной белой окраске, об опущенности, гладкости, остистости, безостости и т. д. Химик мало говорит о форме своих соединений, его исследование направлено на химическую природу соединений, на их структуру, формулу. Язык химии – язык формул и бесчисленное множество химических соединений сведено в стройную систему сочетаний немногих элементов. <...> Генетика уже разрабатывает свой лаконичный язык

букв для обозначения внутренних наследственных факторов, обуславливающих те или другие внешние признаки. Для некоторых растений и животных по многим внешним признакам уже установлены наследственные формулы, идентичные формулам обыкновенной химии. Биолог научился за последние десятилетия анализировать организм, больше того, он овладевает уже и методом синтеза организованных форм.

Разработанные выше закономерности в полиморфизме растений можно сравнить с гомологическими рядами органической химии, с рядами предельных и непредельных углеводородов. <...> В сущности тоже самое обнаруживают в своем полиморфизме роды и виды у растений» (Vavilov, 1920, p. 15-16).

В настоящее время доказана общебиологическая применимость открытия Н. И. Вавилова, высказанная им самим: «Дальнейшие исследования установят более точно и детально выражения закона гомологических рядов у растений и животных и позволяет провести более детально аналогии с системами химии и кристаллографии. В заключение позволим только выразить твердое убеждение, что наиболее целесообразным и обещающим путем изучения многообразия мира растений и животных, открывающимся перед селекционером в ближайшем будущем нам представляется путь установления параллелизмов и гомологических рядов в изменчивости» (Vavilov, 1920, p. 16).

Трудно переоценить вклад академика Н. И. Вавилова в мировую науку. Сегодня очевидный и уже применяемый путь практической реализации Вавиловского закона – это работа с генами ортологами для создания путем генетического редактирования нужных полезных мутаций, которые мы наблюдаем у одного вида и можем спланировать и создать подобные мутации у других видов (с применением Закона Вавилова в настоящие дни можно детально ознакомится в приводимых ниже докладах).

24–25 ноября 2020 года в онлайн- и оффлайн-режиме прошла традиционная международная конференция «Вавиловские чтения» (организатор – Саратовский государственный аграрный университет им. Н.И. Вавилова). Одну из секций конференции в текущем году вместе с саратовскими коллегами организовали Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР) и Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова (ИОГен РАН). На протяжении десятилетий данные научные организации, с гордостью носящие имя великого ученого, с особой бережностью, трепетом и активностью изучают и развивают научное наследие академика Н. И. Вавилова.

В 2020 году, в год 133-летия со дня рождения Н. И. Вавилова, уникальность конференции определяется не только вековым юбилеем обнародования Николаем Ивановичем тех обобщений, которые назвали законом гомологических рядов в наследственной изменчивости, но и тем фактом, что исполнилось ровно 100 лет с момента избрания Вавилова заведующим Отделом прикладной ботаники и селекции, в дальнейшем – директором ВИР, что послужило началом не только активных научных исследований, но ярких научно-организационных работ.

Главный редактор журнала
«Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции»,
директор ВИР, профессор РАН
Е.К. Хлесткина

Доклад главного редактора журнала «Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции»,
директора ВИР, профессора РАН Елены Хлесткиной
«Закон гомологических рядов Н.И. Вавилова и достижения современной генетики растений»

ссылка

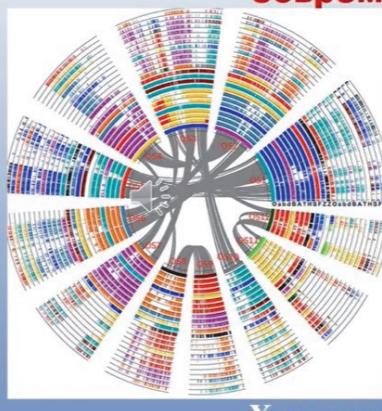
<https://www.vir.nw.ru/blog/2020/11/25/vir-na-vavilovskih-cteniyah-2020/>



**Хлесткина Е.К., ВИР,
видеолекция**



**Закон гомологических рядов
Н.И. Вавилова и достижения
современной генетики**



Хлесткина Елена Константиновна
Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов растений
им. Н.И. Вавилова



**Хлесткина Е.К., ВИР,
видеолекция**



**Николай Иванович Вавилов
и
генетические технологии**

«...не умаляя успеховъ эмпирического искусства, все же смыло
можно полагать, что въ освѣщениі научными генетическими
изслѣдованіями процессъ сознательного улучшенія и выведенія
культурныхъ растеній и животныхъ пойдетъ много быстрѣе и
планомернѣе...» - Николай Иванович Вавилов, 1912 г.

МОС
МОС+МДГ
CRISPR/Cas9

Новый устойчивый генотип будет создан через 10-12 лет
Новый устойчивый генотип будет создан через 5-6 лет
Новый устойчивый генотип будет создан через 3-4 года





**Николай
Иванович
Вавилов –
человек,
который
опередил
свое
время!**

Классификация сред на основе коэффициентов корреляции урожайности сортов мягкой яровой пшеницы

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-14-21



УДК 633.111.1

Поступление/Received: 06.07.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

С. Б. ЛЕПЕХОВ

Федеральный Алтайский научный центр
агротехнологий,
656910 Россия, г. Барнаул, Научный городок, 35
✉ sergei.lepehov@yandex.ru

Classification of environments
based on correlations of yield
in spring bread wheat

S. B. LEPEKHOV

Federal Altai Scientific Centre
of Agro-BioTechnologies,
35 Nauchny Gorodok, Barnaul 656910, Russia
✉ sergei.lepehov@yandex.ru

Актуальность. Взаимодействие факторов «генотип – среда» затрудняет отбор селекционного материала. Для уменьшения его влияния исследователи разработали различные способы классификации сред. Ранее было предложено использовать коэффициенты корреляции между урожайностью одних и тех же сортов, выращенных в ряде сред, для классификации этих сред. Цель работы заключалась в классификации лет на основе корреляции урожайности специально подобранных наборов сортов яровой мягкой пшеницы и проверке применимости данной группировки для селекционного материала в питомниках. **Материалы и методы.** Материалом исследования являлись сорта, линии и селекционные образцы коллекционного питомника, конкурсного испытания и гибридных популяций соответственно. Исследование проведено с 2010 по 2017 г. В качестве основы для классификации лет использован корреляционный анализ урожайности 19 маркерных сортов различного эколого-географического происхождения. Полученные коэффициенты корреляции для урожайности маркерных сортов и урожайности селекционных образцов в питомниках для тех же пар лет сравнивались с помощью U-критерия Манна – Уитни. **Результаты.** Рассматриваемые годы классифицированы на три группы: 1) 2010, 2013 г.; 2) 2011, 2012 и 2014 г.; 3) 2015, 2016 и 2017 г. Коэффициенты корреляции урожайности маркерных сортов и урожайности образцов из остальных питомников для рассматриваемых лет достоверно не различались. Следовательно, типизация лет на основе реакций маркерных сортов может быть справедливо применена к остальному селекционному материалу. **Заключение.** Предлагается формировать и использовать набор маркерных сортов в экологическом испытании для получения дополнительной информации о целевых средах и более надежного принятия решений о браковке селекционного материала.

Ключевые слова: экологическое испытание, корреляционный анализ, селекция растений.

Background. Genotype–environment interaction complicates selection of lines in plant breeding. Researchers have developed different ways to classify environments to mitigate its effect. The use of correlation analysis between yields of cultivars grown in different environments was earlier proposed for classification of these environments. The aim of this research was to classify years on the basis of correlations of the yields in a specially selected set of spring bread wheat cultivars and to verify the application of such classification to breeding material in different nurseries.

Materials and methods. The material for the experiment included cultivars, lines and breeding samples from the collection nursery, competitive variety trials, and the nursery for segregating populations, respectively. The experiments were conducted from 2010 through 2017. The correlation analysis between the yields of 19 marker cultivars of different ecogeographic origin was used as the basis for the classification of years. The calculated correlation parameters for the yields of marker cultivars and those of the breeding material in nurseries for the same pairs of years were compared using the Mann–Whitney U-test. **Results.** The years under consideration were classified into three groups: 1) 2010 and 2013; 2) 2011, 2012 and 2014; 3) 2015, 2016 and 2017. Correlations between the yields of the marker cultivars showed no significant differences from those of the genotypes from other nurseries across the analyzed years. Consequently, the classification of years based on the reactions of marker cultivars can be justifiably extended onto other breeding material. **Conclusion.** It is suggested to select and use a set of marker cultivars in multi-environment trials to obtain additional information about target environments and make more informed decisions on culling plant breeding materials.

Key words: multi-environment trial, correlation analysis, plant breeding.

Введение

Взаимодействие «генотип – среда» является существенным фактором снижения точности оценок селекционного материала в ранних поколениях (Knott, 1994) и причиной того, что перспективные линии не подтверждают своих преимуществ перед стандартом при испытании в различных экологических условиях (Hill, 1975).

Суть этого взаимодействия заключается в смене рангов количественных признаков сортов в нескольких экологических или географических точках либо в изменении абсолютных разностей между генотипами без изменения рангов.

Селекционеры используют различные методы для группировки сред с целью снижения влияния взаимодействий «генотип – среда». Наиболее распространен-

ный метод классификации сред или генотипов в однородные группы – это кластерный анализ. Н. А. Abou-El-Fittouh et al. (1969) использовали кластерный анализ как инструмент для классификации сред с целью минимизации внутрикластерных взаимодействий «генотип – среда». Хотя кластерный анализ выделяет однородные группы, было показано, что внутри кластеров сохраняется разнообразие (Malhotra, Singh, 1991).

Использование кластерного анализа базируется на различных подходах: классификации сред, основанной на нетрансформированных и трансформированных данных (Fox, Rosielle, 1982a; Ouyang et al., 1995), классификации географических точек на основе взаимодействий «генотип – географическая точка – год» (Lawrence, DeLacy, 1993), взаимосвязи между средами и группировке сред при помощи регрессионного анализа, метода главных компонент, корреляций и ранжирования (Fox, Rathjen, 1981). Классификация сред, полученная методами кластерного анализа, позволяет существенно снизить количество географических точек при испытании (Huhn, Truberg, 2002). M. Cooper et al. (1993) сравнили четыре способа преобразования исходных данных и установили, что стандартизация и ранжирование по урожайности 40 линий пшеницы лучше подходят для классификации сред, чем использование неизмененных показателей и данных с поправкой на эффект года. Использование разных способов мер сходства и способов кластеризации приводит к различным результатам кластерного анализа. По этой причине данный метод подвергается критике (Westcott, 1986).

Для классификации сред J. Hamblin et al. (1980) предложили использовать коэффициенты корреляции между урожайностью одних и тех же сортов, выращенных в ряде географических точек. Существенная корреляция между средами означает, что урожайность генотипов в конкретной точке хорошо соотносится с урожайностью всего набора сред. Однако не было обнаружено ни одной географической точки, которая бы ежегодно имела тесную корреляцию со всеми средами. Выход из данной ситуации был найден путем нахождения среднего значения для различных сочетаний трех географических точек и последующего расчета коэффициентов корреляции со всей совокупностью сред.

А. В. Кильчевский (Kilchevskij, 1986) ввел понятие коэффициента типичности среды t_k , представляющего собой коэффициент корреляции между значениями признака для одних и тех же сортов в конкретной среде и его средними значениями в нескольких средах, который дает возможность оценить способность сохранять ранги генотипов, полученные в результате их усредненной оценки во всей совокупности сред. Когда урожайность генотипов в двух географических точках положительно коррелирует, отбор высокурожайных сортов в одной среде способен идентифицировать аналогичные сортобразцы для второй природно-климатической зоны (Cooper et al., 1993; Ortiz et al., 2007).

Если испытание сортов осуществляется в различных географических точках, то шанс идентификации генотипов, адаптированных к различным средам, увеличивается (Allard, Bradshaw, 1964). В целом рекомендуется вести отбор в тех условиях, для которых предназначается новый сорт (Atlin, Frey, 1990; Ceccarelli et al., 1992; Ud-Din et al., 1992). Трудность нахождения таких условий, учитывая высокую изменчивость целевых сред, также может осложнять идентификацию лучших генотипов (Blum, 1979).

Коэффициенты корреляции между двумя контрастными по водному обеспечению фонами используются в работах по изучению засухоустойчивости растений. В одних исследованиях установлена положительная корреляция между урожайностью сортов на фоне засухи и при орошении (Farshadfar et al., 2012; Abdolshah et al., 2013), что свидетельствует о возможности косвенной оценки засухоустойчивости сортов при отсутствии засухи. В других работах сообщается об отсутствии положительной корреляции между средами (Sio-Se Mardeh et al., 2006; Zebarjadi et al., 2012; Yasir et al., 2013).

В отличие от идеального исследования взаимодействия «генотип – географическая точка – год», где генотипы остаются неизменными в течение всего времени, анализ взаимодействия «генотип – среда» для практической селекции затруднен, поскольку селекционный материал меняется каждый год. Для решения этой проблемы применительно к многолетнему экологическому испытанию были разработаны другие подходы (Lawrence, DeLacy, 1993). Важное допущение состоит в том, что генотипы, используемые в любой год, являются репрезентативными по отношению ко всему имеющемуся набору образцов.

Практическая селекция сталкивается с невозможностью создания массовой системы провокационных фонов, массового экологического испытания всего селекционного материала. Зачастую селекционер вынужден оценивать материал здесь и сейчас в условиях конкретного года и экстраполировать результат отбора на среды, в которых предстоит возделывать новый сорт. В условиях Сибири, характеризующейся континентальностью климата, данная проблема стоит особенно остро, поскольку высока вероятность нетипичных лет.

В научной литературе имеются сведения об агроэкологической биоиндикации территорий методом, предложенным J. Hamblin et al. (1980), на основе данных экологического испытания линий и сортов (Fakorede, 1986; Mišević, Dumanović, 1989; Dyakov et al., 2011; Eroshenko et al., 2019), но нет данных о справедливости применения этой классификации к питомникам, находящимся на более ранних стадиях селекционного процесса.

Мы предполагаем, что корреляционный анализ урожайности ежегодно высеваемого набора разнообразных сортов пшеницы позволит сравнивать годы и данное сравнение будет справедливо для селекционного материала в остальных питомниках. Цель работы заключалась в классификации лет на основе корреляции урожайности набора маркерных сортов яровой мягкой пшеницы и проверке применимости данной классификации для селекционного материала в питомниках.

Материалы и методы

Материалом исследования являлись данные об урожайности сортов, линий и селекционного материала, размещенных в коллекционном питомнике, конкурсном испытании (КСИ) и питомнике гибридных популяций (ГП) лаборатории селекции мягкой пшеницы ФГБНУ Федерального Алтайского научного центра агробиотехнологий (ФАНЦА) с 2010 по 2017 г. Целесообразность включения в анализ гибридных популяций вызвана тем, что самые урожайные линии возникают в комбинациях скрещивания с изначально более высокой среднепопуляционной урожайностью (Lalić et al., 2003), поэтому важно отслеживать и пересевать такие популяции для повторного отбора. Коллекция и гибридные популяции F_2 – F_6

высевались в однократной повторности на делянках площадью 10 м² с нормой высева 500 зерен/м². Питомник конкурсного испытания закладывался в четырехкратной повторности на делянках площадью 25 м² с той же нормой высева. В коллекционном питомнике отдельным блоком ежегодно на протяжении 8 лет высевался набор из 28 сортов яровой мягкой пшеницы. Их выбор был обусловлен стремлением охватить максимальное разнообразие реакций генотипов на условия лет испытания. После проведения кластерного анализа количество генотипов было уменьшено с 28 до 19 путем сокращения сортов, входящих в один кластер. Итоговый набор сортов включал следующие генотипы: 'Алтайская 100', 'Алтайская 105', 'Баганская 95', 'Дуэт', 'Ершовская 33', 'Ершовская 34', 'Кинельская краса', 'Кинельская отрада' 'Новосибирская 31', 'Омская 24', 'Омская 36', 'Саратовская 73', 'Сибирская 12', 'Тарская 10', 'Тулайковская золотистая', 'Фитон 41', 'Челяба 2', 'Челяба юбилейная' 'Экада 53'. На основании урожайности этих маркерных сортов рассчитывали коэффициенты корреляции между годами с целью классификации последних. В качестве дополнительного инструмента классификации выступал кластерный анализ, проведенный в программе Statistica 12. Мерой дистанции служили коэффициенты корреляции Пирсона, способом кластеризации – метод Варда.

В пределах выделенных групп лет рассчитывали среднюю урожайность для каждого сорта. Поскольку в коллекционном питомнике сорта высевали в бесповторном опыте, то для подсчета наименьшей существенной разности в качестве повторностей были использованы годы.

Хотя каждый год происходила частичная смена сортообразцов во всех питомниках, наибольшее количество образцов одного генетического происхождения (сорт в коллекции, линия в КСИ и комбинация скрещивания в ГП) оставалось постоянным на протяжении двух лет, следующих друг за другом. На основании данных, полученных в результате оценки этих образцов, были рассчитаны коэффициенты корреляции для двух, следовавших друг за другом, лет (2010–2011, 2011–2012, 2012–2013, 2013–2014, 2014–2015, 2015–2016, 2016–2017). Количество изученных образцов представлено в таблице 1.

Полученные на основе оценки данных урожайности маркерных сортов и генотипов в питомниках коэффициенты корреляции для вышеуказанных пар лет сравнивали при помощи U-критерия Манна – Уитни.

В 2010 и 2015 годах наблюдалась раннелетняя засуха при достаточном количестве осадков во второй половине вегетации. Год 2011 характеризовался дефицитом осадков с мая по август. В первой половине вегетации 2012 и 2014 г. наблюдалась нарастающая к колошению жесткая почвенная засуха. Вторая половина вегетации характеризовалась достаточным количеством осадков. Погодные условия 2013 г. сложились в целом благоприятно для роста и развития растений. Почвенная засуха средней интенсивности проявлялась на протяжении двух декад, предшествовавших колошению, а период налива зерна протекал на фоне обилия осадков. Годы 2016 и 2017 характеризовались достаточным и избыточным увлажнением.

Результаты

Коэффициенты корреляции урожайности маркерных сортов яровой мягкой пшеницы, представленные в таблице 2, свидетельствуют о том, что относительно однотипные реакции сортов (с достоверными положительными коэффициентами корреляции) отмечены в 2010 и 2013, 2011 и 2012, 2011 и 2014, а также в 2015–2017 гг. Данный результат позволяет выделить три группы среди рассматриваемых лет: 1) 2010, 2013 г., 2) 2011, 2012 и 2014 г., 3) 2015, 2016 и 2017 г.

Графическое выражение данной классификации представлено на рисунке.

В первой группе лет (2010, 2013 г.) высокую урожайность сформировали сорта 'Новосибирская 31' и 'Омская 24', низкую – 'Омская 36' и 'Тулайковская золотистая'. Во второй группе лет (2011, 2012 и 2014 г.) к высокоурожайным относились сорта 'Омская 36' и 'Омская 24', к низкоурожайным – 'Новосибирская 31', 'Тулайковская золотистая' и 'Экада 53'. В третьей группе лет (2015, 2016 и 2017 г.) наибольшую зерновую продуктивность имели сорта 'Тулайковская золотистая' и 'Экада 53', наименьшую – 'Омская 36' и 'Омская 24' (табл. 3).

Таблица 1. Количество образцов яровой мягкой пшеницы, включенных в анализ (Барнаул, 2010–2017 гг.)

Table 1. Number of spring bread wheat genotypes taken into analysis (Barnaul, 2010–2017)

Питомник / Nursery	Пары лет / Pairs of years						
	2010– 2011	2011– 2012	2012– 2013	2013– 2014	2014– 2015	2015– 2016	2016– 2017
маркерные сорта / marker cultivars	19	19	19	19	19	19	19
коллекция / collection	87	96	73	94	85	43	57
гибридные популяции / segregating populations	62	87	106	126	43	94	87
конкурсное испытание / competitive variety trials	60	61	51	59	65	45	58

Таблица 2. Средняя урожайность и коэффициенты корреляции между урожайностью маркерных сортов яровой мягкой пшеницы (Барнаул, 2010–2017 гг.)

Table 2. Average yield and correlations between yields of marker cultivars of spring bread wheat (Barnaul, 2010–2017)

Год Year	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017
Средняя урожайность, т/га Average yield, t/ha	3,31	2,84	2,13	2,86	3,28	2,86	2,17	2,38
2011	0,366							
2012	0,409	0,651						
2013	0,539	0,256	0,331					
2014	0,374	0,470	0,365	0,358				
2015	0,153	-0,114	0,393	0,272	0,306			
2016	0,139	0,000	0,246	0,280	0,119	0,659		
2017	-0,037	-0,283	0,068	0,336	-0,109	0,490	0,476	

Примечание: $r_{\text{табл.}} = 0,456$, при $\alpha = 5\%$, НСР_{05} для средней урожайности = 0,25 т/га

Note: $r_{\text{table}} = 0.456$, $\alpha = 5\%$, LSD_{05} for average yield = 0.25 t/ha

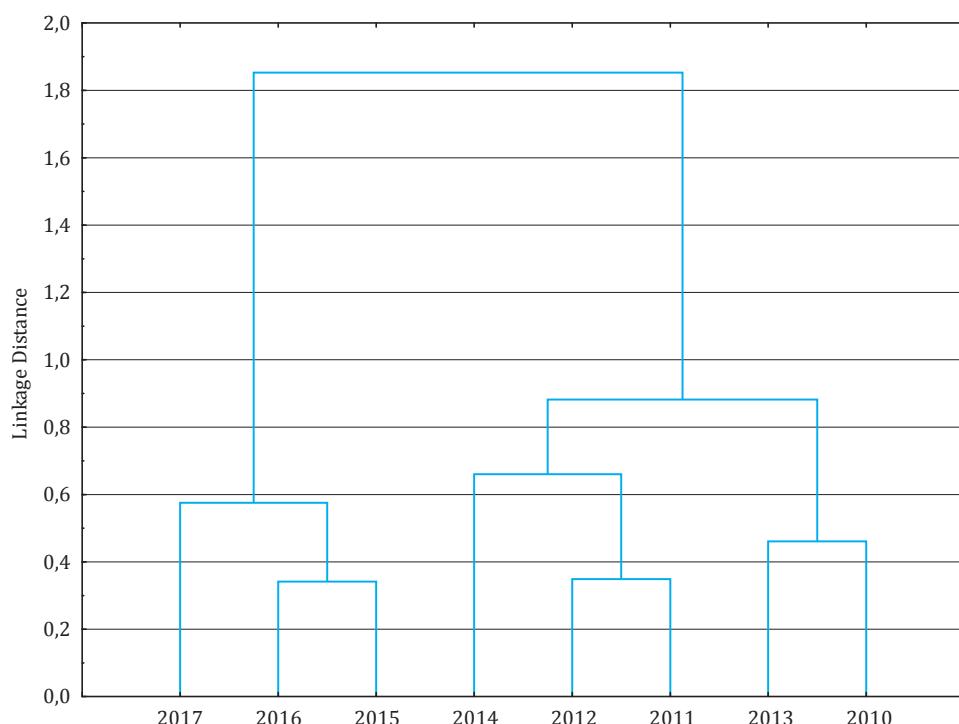


Рисунок. Кластеризация лет на основе коэффициентов корреляции урожайности маркерных сортов яровой мягкой пшеницы

Figure. Clustering of years based on correlation coefficients of yields in marker cultivars of spring bread wheat

Таблица 3. Средняя урожайность маркерных сортов яровой мягкой пшеницы в рассматриваемых группах лет (т/га)

Table 3. Average yield for marker cultivars of spring bread wheat in the analyzed groups of years (t/ha)

Сорт / Cultivar	Группа лет / Group of years		
	2010, 2013	2011, 2012, 2014	2015, 2016, 2017
Омская 36 / Omskaya 36	2,39 ^L	3,13 ^H	2,04 ^L
Челяба 2 / Chelyaba 2	2,38 ^L	2,65	2,56
Фитон 41 / Fiton 41	2,40 ^L	2,29 ^L	2,00 ^L
Тулайковская золотистая / Tulaykovskaya zolotistaya	2,51 ^L	2,39 ^L	2,97 ^H
Кинельская краса / Kinelskaya krasa	2,61	2,45 ^L	2,58
Сибирская 12 / Sibirskaya 12	2,74	2,24 ^L	2,11 ^L
Баганская 95 / Baganskaya 95	2,83	2,70	1,94 ^L
Кинельская отрада / Kinelskaya otрада	2,96	2,60	3,03 ^H
Экада 53 / Ekada 53	3,11	2,52 ^L	2,73 ^H
Саратовская 73 / Saratovskaya 73	3,13	2,89	2,43
Ершовская 33 / Yershovskaya 33	3,19	3,06 ^H	2,64
Алтайская 100 / Altayskaya 100	3,26	2,65	2,34
Челяба юбилейная / Chelyaba yubileynaya	3,38 ^H	3,10 ^H	2,53
Тарская 10 / Tarskaya 10	3,40 ^H	2,86	2,42
Омская 24 / Omskaya 24	3,41 ^H	3,10 ^H	2,00 ^L
Ершовская 34 / Yershovskaya 34	3,42 ^H	2,92	2,95 ^H
Дуэт / Duet	3,75 ^H	3,19 ^H	2,93 ^H
Новосибирская 31 / Novosibirskaya 31	3,78 ^H	2,41 ^L	2,37
Алтайская 105 / Altayskaya 105	3,93 ^H	3,11 ^H	2,47
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	0,86	0,46	0,51

Примечание: Индексами H и L обозначены высоко- (H) и низкоурожайные (L) сорта. Различия между любым сортом с индексом H и L статистически значимы при $\alpha = 5\%$

Note: Indices H and L denote high- (H) and low-yielding (L) cultivars. Differences for any cultivar with index H and L are statistically significant at $\alpha = 5\%$

Сравнение лет на основе среднесортовой урожайности позволяет разделить рассматриваемые годы на три достоверно различающиеся группы: 1) 2010 и 2014 г. (3,28–3,31 т/га), 2) 2011, 2013 и 2015 г. (2,84–2,86 т/га), 3) 2012, 2016 и 2017 г. (2,13–2,38 т/га). Однако в пределах такой классификации не представляется возможным выделить высоко- и низкоурожайные сорта для 1 и 2 групп ($F_{\text{факт.}} < F_{\text{табл.}}$).

Коэффициенты корреляции урожайности маркерных сортов для следующих друг за другом лет не имели достоверных отличий от коэффициентов корреляции урожайности образцов из остальных питомников для тех же пар лет (табл. 4). Следовательно, сравнение лет на основе урожайности 19 маркерных сортов репрезентативно по отношению к селекционному материалу из других питомников.

Таблица 4. Коэффициенты корреляции между урожайностью генотипов яровой мягкой пшеницы в различных питомниках (2010–2017 гг.) и их сравнение с коэффициентами корреляции для маркерных сортов по U-критерию Манна – Уитни

Table 4. Correlations between the yields of spring bread wheat genotypes in different nurseries (2010–2017) and their comparison with the correlations of marker cultivars using Mann–Whitney U-test

Питомник / Nursery	Пары лет / Pairs of years							U-критерий / U-test
	2010– 2011	2011– 2012	2012– 2013	2013– 2014	2014– 2015	2015– 2016	2016– 2017	
маркерные сорта / marker cultivars	0,366	0,651*	0,331	0,358	0,306	0,659*	0,476*	–
коллекция / collection	0,344*	0,525*	0,423*	0,331*	0,471*	0,432*	0,647*	24
гибридные популяции / segregating populations	0,465*	0,466*	-0,006	0,388*	0,282	0,468*	0,194	16
конкурсное испытание / competitive variety trials	0,381*	0,728*	0,180	0,500*	0,564*	0,513*	0,641*	18

* – существенно при $\alpha = 5\%$; табличное значение U-критерия Манна – Уитни ($p < 0,05$) = 11

* – significant at $\alpha = 5\%$; critical values of the Mann–Whitney U-test ($p < 0,05$) = 11

Обсуждение результатов

Полученные нами средние или статистически незначимые коэффициенты корреляции урожайности маркерных сортов для рассматриваемых лет свидетельствуют о разнообразии реакций сортов на факторы окружающей среды. А. Б. Дьяков и др. при испытании подсолнечника в пяти географических пунктах обнаружили только положительные коэффициенты корреляции урожайности, что свидетельствует о сравнительно невысокой степени агроэкологической разнотипности районов испытания (Dyakov et al., 2011).

Хотя исследователи предпочитают классифицировать среды на основе средней урожайности (Atlin, Frey, 1990), реакции отдельных генотипов даже в средах с близким уровнем продуктивности могут отличаться. В нашем случае это можно отметить на примере 2011 и 2015, а также 2012 и 2017 г. И наоборот: в разных по средней продуктивности средах реакции генотипов могут быть схожими (2015, 2016 г.). Причина такого несоответствия заключается в том, что снижение урожайности определяется различными лимитирующими факторами. Так, в 2010 и 2013 г. отмечалась мягкая засуха до колошения и обилие осадков после колошения без развития болезней. Вторую группу лет (2011, 2012 и 2014 г.) объединяет жесткий дефицит осадков. Главным лимитирующим фактором 2015–2017 гг. было интенсивное развитие листостебельных болезней во второй половине вегетации. Классификация лет на основе среднесортовой урожайности этого не учитывает.

Так как отсутствуют значимые различия между коэффициентами корреляции урожайности маркерных сортов и корреляциями урожайности генотипов в рассматриваемых питомниках для тех же пар лет, то сравнение лет на основе корреляционного анализа урожайности

маркерных сортов справедливо и для всех остальных питомников. Можно ожидать, что генотипы из этих питомников, имевшие прибавки к стандартам по урожайности, например в 2011 году, утратят свое преимущество при испытании в 2015–2017 гг. Данная закономерность драматичным образом отразится на селекционном процессе, так как на протяжении серии лет будут отобраны и включены в гибридизацию образцы с нежелательными для целевых сред реакциями.

Ранее исследователи создавали классификации сред, используя основные климатические особенности местности. Например, на основе преобладающих погодных условий и закономерностей взаимодействий «генотип – среда» были определены основные классы сред для кукурузы (Löffler et al., 2005; Bänziger et al., 2006). Однако для селекционеров предпочтительна классификация сред на основе сходства реакций сортов в испытаниях, поскольку если известно поведение сорта в ряде сред, то поведение другого генетически близкого сорта может быть спрогнозировано (Ghaderi et al., 1982). Об отсутствии взаимосвязи между классификацией сред на основе урожайности сортов и погодных условий вегетационного периода сообщали Р. Н. Fox и А. J. Rathjen (1981). L. Gusmão et al. (1989) с помощью использования регрессионного анализа урожайности сортов тритикале обнаружили, что в четырех природно-климатических зонах Португалии можно выделить только две зоны. В. Westcott (1986) отмечает, что даже если имеется информация об экологических факторах среды (система земледелия, эдафические факторы, метеорологические данные), она не может быть использована, поскольку потребуется дополнительная работа, чтобы понять, как лучше всего проанализировать такие данные.

P. N. Fox, A. A. Rosielle (1982b) считают, что для повышения надежности классификации сред селекционер мо-

жет формировать набор конкретных генотипов. Выше мы продемонстрировали, что сравнение лет на основе корреляционного анализа урожайности маркерных сортов справедливо для остальных питомников, поэтому может быть применено в практической селекции. Однако мы отмечаем, что принцип формирования набора маркерных сортов остается слабо обоснованным. Некоторые сорта ('Новосибирская 31', 'Омская 24', 'Омская 36', 'Тулайковская золотистая', 'Экада 53') меняли свой ранг в различные годы, другие сорта оставались на всем протяжении эксперимента высоко- ('Дуэт') или низкоурожайными ('Фитон 41'). Существует опасность получения смещенной оценки не только по причине включения в набор экзотических сортов или большого/малого количества сортов с однотипной реакцией на факторы среды, но также из-за ежегодного обновления селекционного материала. Л. М. Ерошенко и др. (Eroshenko et al., 2019) для расчета t_k в Центральном регионе России выделили лишь 10 сортов ячменя, показавших в среднем за годы изучения как максимальную, так и минимальную устойчивость к болезням.

В каждом селекцентре может быть сформирована своя коллекция маркерных сортов, которая будет ежегодно высеваться в повторностях как в самом селекцентре, так и в тех средах, для которых планируется создание нового сорта. Мы предлагаем анализировать урожайность не менее 30 маркерных сортов для снижения ошибки коэффициентов корреляции. Используя критерий типичности среды t_k Кильчевского (Kilchevskij, 1986), рекомендуется выделить конкретный год в месте ведения селекции, наиболее близкий к совокупности лет целевой среды. Весь селекционный материал, имеющий преимущество над стандартом по урожайности в данном году, будет представлять ценность при создании сортов для целевой среды.

Работа выполнена в рамках государственного задания Алтайского научно-исследовательского института сельского хозяйства № 0790-2014-0007 «Создание принципиально новых стрессоустойчивых сортов и гибридов зерновых, зернобобовых, масличных, просовидных и сорго-вых культур, обладающих высокой и стабильной урожайностью, повышенным качеством зерна и продуктов его переработки, на основе комплексного изучения генофонда, использования инфекционных и провокационных фонов оценки селекционного материала».

Автор выражает признательность руководителю отдела АНИСХ ФГБНУ ФАНЦА А. И. Зиборову и заведующему лабораторией селекции мягкой пшеницы ФГБНУ ФАНЦА Н. И. Коробейникову за ценные рекомендации при подготовке статьи к публикации.

The research was implemented within the framework of the State Task for the Altai Research Institute of Agriculture No. 0790-2014-0007 "Development of fundamentally new stress-resistant cultivars and hybrids of cereal, legume, oilseed, millet and sorghum crops with high and stable yields, improved quality of grain and its processed products, based on a complex study of the gene pools, and the use of infectious and provocative backgrounds for evaluation of breeding material".

The author is grateful to A. I. Ziborov, ARIA Division Head, Federal Altai Scientific Centre of Agro-BioTechnologies, and N. I. Korobeynikov, Head of the Bread Wheat Breeding Laboratory, Federal Altai Scientific Centre of Agro-BioTechnologies, for their advice and helpful comments to this publication.

References/Литература

- Abdolshahi R., Safarian A., Nazari M., Pourseyedi S., Mohamadi-Nejad G. Screening drought-tolerant genotypes in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using different multivariate methods. *Archives of Agronomy and Soil Science*. 2013;59(5):685-704. DOI: 10.1080/03650340.2012.667080
- Abou-El-Fittouh H.A., Rawlings J.O., Miller P.A. Classification of environments to control genotype by environment interactions with an application to cotton. *Crop Science*. 1969;9(2):135-140. DOI: 10.2135/cropsci1969.0011183X000900020006x
- Allard R.W., Bradshaw A.D. Implications of genotype-environmental interactions in applied plant breeding. *Crop Science*. 1964;4:503-508.
- Atlin G.N., Frey K.J. Selecting oat lines for yield in low-productivity environments. *Crop Science*. 1990;30(3):556-561. DOI: 10.2135/cropsci1990.0011183X003000030017x
- Bänziger M., Settimela P.S., Hodson D., Vivek B. Breeding for improved abiotic stress tolerance in maize adapted to southern Africa. *Agricultural Water Management*. 2006;80(1-3):212-224. DOI: 10.1016/j.agwat.2005.07.014
- Blum A. Genetic improvement of drought resistance in crop plants: a case for sorghum. In: H. Mussell, R.C. Staple (eds). *Stress Physiology in Crop Plants*. New York: Wiley Interscience; 1979. p.429-445.
- Ceccarelli S., Grando S., Hamblin J. Relationship between barley grain yield measured in low- and high-yielding environments. *Euphytica*. 1992;64(1-2):49-58. DOI: 10.1007/BF00023537
- Cooper M., Byth D.E., DeLacy I.H. A procedure to assess the relative merit of classification strategies for grouping environments to assist selection in plant breeding regional evaluation trials. *Field Crops Research*. 1993;35(1):63-74. DOI: 10.1016/0378-4290(93)90137-C
- Dyakov A.B., Gronin V.V., Borsukov A.A. Parameters of genotypic variability of a yield evaluation as the criteria of agricultural and ecological bioindication of territories. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2011;1:3-15 [in Russian] (Дьяков А.Б., Гронин В.В., Борсуков А.А. Параметры генотипической изменчивости оценок урожайности как критерии агроэкологической биоиндикации территорий. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур*. 2011;1:3-15).
- Eroshenko L.M., Romakhin M.M., Eroshenko A.N., Dedushov I.A., Romakhina V.V., Eroshenko N.A. Selection for spring barley pathological leaf spot resistance adaptive potential increase in Russia central region. *Agrarian Science*. 2019;51:66-70. [in Russian] (Ерошенко Л.М., Ромахин М.М., Ерошенко А.Н., Дедушев И.А., Ромахина В.В., Ерошенко Н.А. Селекция на повышение адаптивного потенциала ярового ячменя по устойчивости к листовым пятнистостям в Центральном регионе России. *Аграрная наука*. 2019;51:66-70). DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-1-66-70
- Fakorede M.A.B. Selection of sites for preliminary maize yield trials in the rainforest zone of South-Western Nigeria. *Euphytica*. 1986;35(2):441-447. DOI: 10.1007/BF00021852
- Farshadfar E., Poursiahbidi M.M., Abooghadareh A.R.P. Repeatability of drought tolerance indices in bread wheat genotypes. *International Journal of Agriculture and Crop Sciences*. 2012;4(13):891-903.

- Fox P.N., Rathjen A.J. Relationships between sites used in the interstate wheat variety trials. *Australian Journal of Agricultural Research*. 1981;32(5):691-702. DOI: 10.1071/AR9810691
- Fox P.N., Rosielle A.A. Reducing the influence of environmental main-effects on pattern analysis of plant breeding environments. *Euphytica*. 1982a;31(3):645-656. DOI: 10.1007/BF00039203
- Fox P.N., Rosielle A.A. Reference sets of genotypes and selection for yield in unpredictable environments. *Crop Science*. 1982b;22(6):1171-1175. DOI: 10.2135/cropsci1982.0011183X002200060020x
- Ghaderi A., Adams M.W., Saettler A.W. Environmental response patterns in commercial classes of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 1982;63(1):17-22. DOI: 10.1007/BF00303484
- Gusmão L., Mexia J.T., Gomes M.L. Mapping of Equipotential Zones for Cultivar Yield Pattern Evaluation. *Plant Breeding*. 1989;103(4):293-298. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1989.tb00388.x
- Hamblin J., Fisher H.M., Ridings H.I. The choice of locality for plant breeding when selecting for high yield and general adaptation. *Euphytica*. 1980;29(1):161-168. DOI: 10.1007/BF00037262
- Hill J. Genotype-environment interactions – a challenge for plant breeding. *The Journal of Agricultural Science*. 1975;85(3):477-493. DOI: 10.1017/S0021859600062365
- Huhn M., Truberg B. Contributions to the analysis of genotype \times environment interactions: Theoretical results of the application and comparison of clustering techniques for the stratification of field test sites. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2002;188(2):65-72. DOI: 10.1046/j.1439-037X.2002.00549.x
- Kilchevskij A.V. Comprehensive assessment of the environment as a background for selection in the breeding process (Kompleksnaya otsenka sredy kak fona dlya otbora v selektsionnom protsesse). *Doklady AN BSSR = Reports of the BSSR Academy of Sciences*. 1986;30(9):846-849 [in Russian] (Кильчевский А.В. Комплексная оценка среды как фона для отбора в селекционном процессе. *Доклады АН БССР*. 1986;30(9):846-849).
- Knott D.R. The use of bulk F_2 and F_3 yield tests to predict the performance of durum wheat crosses. *Canadian Journal of Plant Science*. 1994;74(2):241-245. DOI: 10.4141/cjps94-049
- Lalić A., Kovačević J., Novoselović D., Drezner G., Babić D. Comparison of pedigree and single seed descent method (SSD) in early generation of barley. *Poljoprivreda*. 2003;9(2):33-37.
- Lawrence P.K., DeLacy I.H. Classification of locations in regional cotton variety trials where trial entries change over years. *Field Crops Research*. 1993;34(2):195-207. DOI: 10.1016/0378-4290(93)90007-A
- Löffler C.M., Wei J., Fast T., Gogerty J., Langton S., Bergman M. et al. Classification of maize environments using crop simulation and geographic information systems. *Crop Science*. 2005;45(5):1708-1716. DOI: 10.2135/cropsci2004.0370
- Malhotra R.S., Singh K.B. Classification of chickpea growing environments to control genotype by environment interaction. *Euphytica*. 1991;58(1):5-12. DOI: 10.1007/BF00035334
- Mišević D., Dumanović J. Examination of methods for choosing locations for preliminary maize yield testing. *Euphytica*. 1989;44(1-2):173-180. DOI: 10.1007/BF00022614
- Ortiz R., Trethowan R., Ferrara G.O., Iwanaga M., Dodds J.H., Crouch J.H. et al. High yield potential, shuttle breeding, genetic diversity, and a new international wheat improvement strategy. *Euphytica*. 2007;157(3):365-384. DOI: 10.1007/s10681-007-9375-9
- Ouyang Z., Mowers R.P., Jensen A., Wang S., Zheng S. Cluster analysis for genotype \times environment interaction with unbalanced data. *Crop Science*. 1995;35(5):1300-1305. DOI: 10.2135/cropsci1995.0011183X003500050008x
- Sio-Se Mardeh A., Ahmadi A., Poustini K., Mohammadi V. Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. *Field Crops Research*. 2006;98(2-3):222-229. DOI: 10.1016/j.fcr.2006.02.001
- Ud-Din N., Carver B.F., Clutter A.C. Genetic analysis and selection for wheat yield in drought-stressed and irrigated environments. *Euphytica*. 1992;62(2):89-96. DOI: 10.1007/BF00037933
- Westcott B. Some methods of analysing genotype-environment interaction. *Heredity*. 1986;56:243-253. DOI: 10.1038/hdy.1986.37
- Yasir T.A., Chen X., Tian L., Condon A.G., Hu Y.-G. Screening of Chinese bread wheat genotypes under two water regimes by various drought tolerance indices. *Australian Journal of Crop Science*. 2013;7(13):2005-2013.
- Zebarjadi A., Mirany T., Kahrizi D., Ghobadi M., Nikose-resht R. Assessment of drought tolerance in some bread wheat genotypes using drought resistance indices. *Biharean Biologist*. 2012;6(2):94-98.

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

Лепехов С.Б. Классификация сред на основе коэффициентов корреляции урожайности сортов мягкой яровой пшеницы. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):14-21. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-14-21

Lepekhov S.B. Classification of environments based on correlations of yield in spring bread wheat. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(4):14-21. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-14-21

ORCID

Lepekhov S.B. <https://orcid.org/0000-0003-1561-6345>

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/10.30901/2227-8834-2020-4-14-21>

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 / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Адаптивный потенциал сортов пшеницы твердой (*Triticum durum* Desf.) Азербайджана

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-22-28



УДК 633.11:581.1 (479.24)

Поступление/Received: 06.07.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Х. Н. РУСТАМОВ^{1, 2*}, З. И. АКПАРОВ¹, М. А. АББАСОВ¹

¹ Институт генетических ресурсов НАНА,
AZ1106 Азербайджан, г. Баку, пр. Азадлыг, 155

² Научно-исследовательский институт земледелия,
AZ1098 Азербайджан, г. Баку, Пиршаги, Совхоз № 2

* khanbala.rustamov@mail.ru

Adaptive potential of durum wheat
(*Triticum durum* Desf.) varieties of Azerbaijan

Х. Н. РУСТАМОВ^{1, 2*}, З. И. АКПАРОВ¹, М. А. АББАСОВ¹

¹ Genetic Resources Institute of ANAS,
155 Azadlig Ave, Baku AZ1106, Azerbaijan

² Research Institute of Crop Husbandry,
Sovchoz 2, Pirshagi, Baku AZ1098, Azerbaijan

* khanbala.rustamov@mail.ru

Актуальность. Изучение адаптивности культурных растений и их диких родичей к различным условиям среды вызвано глобальным изменением климата. Внедрение адаптивных сортов пшеницы, устойчивых к стрессовым факторам среды, – основа получения стабильных урожаев. В статье приведены результаты оценки адаптивного потенциала аборигенных и созданных в разные годы селекционных сортов пшеницы твердой Азербайджана.

Материалы и методы. Опыты проводили в предгорной зоне Нагорного Ширвана, в условиях необеспеченной борьбы – Гобустанской ЗОС Аз. НИИ земледелия. В 2012–2014 гг., контрастных по погодным условиям, были проанализированы урожайность и элементы ее структуры. По методике ВИР были изучены 42 образца пшеницы твердой, из них 10 сортов народной селекции. Годы изучения резко различались по количеству выпавших осадков. Для оценки условий вегетационного периода использовали гидротермический коэффициент Селянина.

Результаты. По комплексу агробиологических признаков выделились в основном современные сорта полуподавленного типа. Рассчитанные значения коэффициентов адаптивности (0,81–1,23) свидетельствовали о высокой степени выраженности реакции образцов на неблагоприятные условия. Аборигенные 'Аг бугда', 'Бозак' и старые селекционные сорта 'Арандани', 'Аг бугда 13', 'Кахраба', 'Мирбашир 50', а также относительно новые 'Каракылчык 2' и 'Баракатли 95' имели наиболее высокие коэффициенты адаптивности. Из них первые показали стабильную урожайность, а два последних также устойчивость к стрессовым факторам.

Заключение. В условиях умеренно континентального климата и богарного земледелия Нагорного Ширвана у сортов пшеницы твердой урожайность зависит от числа и массы зерен в колосе. Выделившиеся по адаптивности сорта рекомендуем включить в скрещивания для создания новых, пластичных сортов пшеницы твердой.

Ключевые слова: аборигенный сорт, селекционный сорт, полевой генбанк, стрессовые факторы, потенциал урожайности, коэффициент адаптивности.

Введение

Урожайность культурных растений формируется в результате взаимодействия генотипа с окружающей средой под возможным управлением человека. При оптимальной взаимосвязи среды и растений, особенно

Background. Studies into the adaptability of the genetic diversity of cultivated plants and their wild relatives to various environments are induced by global climate change. Introduction of adaptive wheat cultivars resistant to environmental stressors is the basis for stable harvests. This article presents the results of a research into the adaptive value of indigenous durum wheat varieties and improved cultivars released in different years in Azerbaijan. **Materials and methods.** The experiments were carried out in the foothills of Mountainous Shirvan under unsecured non-irrigation at Gobustan Experiment Station of the Research Institute of Crop Husbandry. In 2012–2014, contrasting in weather conditions, levels and structure of yield were analyzed. VIR's guidelines were used to study 42 durum wheat varieties, including 10 landraces. The years of study differed sharply in rainfall. Selyaninov's hydrothermal coefficient was used to assess the conditions of growing seasons. **Results.** Mostly modern cultivars of the semi-intensive type were distinguished for a set of agrobiological traits. Adaptability coefficients (0.81–1.23) showed that the response of the studied varieties to unfavorable conditions was highly expressed. Indigenous landraces 'Ag bughda' and 'Bozak', old breeding varieties 'Arandani', 'Ag bughda 13', 'Kahraba' and 'Mirbashir 50', and new cultivars 'Karagilchig 2' and 'Barakatli 95' had the highest adaptability coefficients. The first of them demonstrated stable yield, and the latter two were also resistant to stressors. **Conclusion.** Durum wheat yields under the conditions of moderately continental climate in Mountainous Shirvan depended on the number and weight of grains per ear. The varieties identified for the best adaptability are recommended to be included in crosses to develop new plastic cultivars of durum wheat.

Key words: landraces, improved cultivars, field gene bank, stressors, yield potential, adaptability coefficient.

в критические этапы онтогенеза растений, агрономическая урожайность повышается. Внедрение сортов пшеницы, высокоадаптированных к конкретным условиям, устойчивых к стрессовым факторам среды, а также использование семян высоких репродукций обеспечивают получение высоких валовых сборов зерна.

Адаптивный потенциал – предел устойчивости культурных растений к неблагоприятным факторам. Селекция на повышение адаптивного потенциала являлась основой «народной селекции», при которой не ставилась задача получения рекордных урожаев, а ценилась устойчивость растений к стрессовым условиям (Korzun, Brug, 2011; Rustamov, 2015).

Значимость адаптивного районирования сельскохозяйственных культур обусловлена тем, что высокая потенциальная урожайность растений может быть реализована лишь в том случае, если она «защищена» устойчивостью к действию стресса. Экологически пластичные сорта – это формы средней интенсивности, способные давать не очень высокую, но стабильную урожайность в любых условиях. Условия внешней среды на 50–80% детерминируют потенциальный уровень урожайности. Сочетание высокой потенциальной продуктивности и экологической устойчивости в одном генотипе – одно из стратегических направлений адаптивной селекции растений на современном этапе. Успех создания высоко-продуктивных сортов определяется всей системой растения, взаимодействующей с окружающей средой. Критерием адаптационной способности растений является их устойчивость к неблагоприятным условиям – засухе, заморозкам, болезням и другим факторам (Akparov et al., 2015a, 2015b; Rustamov, 2015).

Целью исследований было изучение адаптивного потенциала аборигенных и созданных в разные годы селекционных сортов твердой пшеницы в условиях умеренно континентального климата предгорной зоны Нагорного Ширвана Азербайджана.

Материал и методы

Объектами исследований были 42 образца пшеницы твердой, выращенные в полевом генбанке пшениц: 'Аг бугда', 'Сары бугда', 'Каракылчык' и другие аборигенные формы; сорта 1930–1970 гг. 'Арандани', 'Хоранка', 'Шарк', 'Севиндж', 'Джафари', 'Аг бугда 13'; старые районированные сорта 'Мирбашир 50', 'Кахраба', 'Каракылчык 2', 'Тертер', 'Вугар', 'Шираслан 23', 'Туран' и современные районированные сорта 'Баракатли 95' и 'Карабах', которые служили стандартами (st). В 2018 и 2019 г. набор этих сортов, а также новейшие сорта твердой пшеницы Азербайджана ('Майя', 'Зангезур', 'Корифей-88', 'Альянс', 'Джомерд-90' и 'Салварты') были дополнительно изучены в условиях орошения на Тертерской ЗОС Аз. НИИ земледелия. Сорта пшеницы твердой 'Майя' и 'Зангезур' районированы в 2019 г., а сорт 'Корифей-88' – в 2020 г. Новейшие сорта пшеницы твердой Азербайджана характеризуются высокой урожайностью, а 'Корифей-88' – адаптивностью и высокой озерненностью колоса (63,4–101,8 шт.).

Опыты проводили в предгорной зоне (760–810 м н. у. м.) Нагорного Ширвана с недостаточным увлажнением – на Гобустанской ЗОС Аз. НИИЗ. Технология возделывания общепринятая для мягкой пшеницы. В данной зоне климат умеренно континентальный, среднемноголетние годовые атмосферные осадки составляют 350–400 мм. Осадки обычно выпадают осенью, зимой и в начале весны. Одним из важнейших элементов климата зоны является температурный режим. Средняя годовая температура воздуха составляет +10,7°C. Зима продолжительная – с начала декабря до конца марта. Ночные заморозки долговременные, зимой температура опускается до -15...-20°C. Преобладают северо-восточные ветры, но наблюдаются и юго-восточные. Скорость ветра иногда доходит до 35 м/с. Лето жаркое, сухое, температура может доходить до +35°C (Akparov et al., 2015a, 2015b; Rustamov, 2015).

Главным недостатком климата Гобустана является возможность возникновения длительной засухи и суховеев в весенне-летний период. В целом климат зоны можно характеризовать как умеренно континентальный – сравнительно теплый, с недостаточным увлажнением, жарким летом, относительно холодной сухой зимой. Данные факторы являются лимитирующими для получения высоких и устойчивых урожаев зерновых культур (Rustamov, 2015).

Погодные условия в годы изучения (2011–2014) резко различались и отличались от среднемноголетней нормы – изменение основных агрометеорологических параметров было существенным. В 2012 г. в начале апреля в опытном поле на фоне жесткой засухи наблюдали вертикальные вихри, бури (пыльные вихри, «пыльные дьяволы»). В результате зигзагообразного движения вихря местами оголился верхний слой почвы, в других местах образовались мелкие барханы, были уничтожены нормально кустившиеся проростки или оголились корни. В 2013 г. зима была мягкой, лишь в январе имели место кратковременные морозы. В начале весны (март) была жесткая засуха, но в апреле – мае интенсивные осадки и относительно низкая температура создали оптимальные условия для роста и развития растений пшеницы. Температурный режим и количество осадков были близже к среднемноголетним. У изученных образцов высота растений была максимальной за все годы наблюдений. Кроме того, относительно прохладная и дождливая погода провоцировала эпифитотию желтой ржавчины, и условия года позволили объективно оценить полевую устойчивость образцов к этой, а также другим болезням. В 2013 г. основными лимитирующими факторами для роста и развития были ранневесенняя засуха и желтая ржавчина. В 2014 г. зима была длительная и суровая, весной до середины мая температура воздуха была низкая, эффективных осадков почти не было (всего за весенне-летний период выпало 88,0 мм осадков). В середине мая и в период налива зерна на фоне длительной засухи наблюдалась аномальная жара (35–42°C). Из-за температурного режима болезни, в том числе желтая ржавчина, не развивались. Кроме того, в 2014 г. высота растений снизилась в среднем на 12,0–16,0 см. Фаза «колошение», по сравнению с предыдущим годом, наступила с опозданием на 10–15 дней. Из-за аномальной жары период налива зерна резко сократился на 12–14 дней (Akparov et al., 2015a, 2015b; Rustamov, 2015).

В качестве оценки метеоусловий вегетационного периода использовали показатель увлажненности (влагообеспеченности) территории – гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК). ГТК определяли отношением суммы осадков (R) в мм за период со среднесуточными температурами воздуха выше 10°C к сумме температур (Σt) за это же время (Selyaninov, 1960):

$$\text{ГТК} = R / \Sigma t$$

В годы изучения обеспеченность теплом и осадками резко различались (табл. 1). Сумма активных температур за вегетационный период и сумма осадков находилась в обратной зависимости, то есть чем выше температура, тем меньше осадков. Например, сравнение метеорологических показателей 2012–2014 гг. позволило заключить,

**Таблица 1. Гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК) за годы исследования
(Гобустан, Азербайджан, 2012–2014 гг.)**

Table 1. Selyaninov's hydrothermal coefficient (HTC) in the years of research (Gobustan, Azerbaijan, 2012–2014)

Месяцы / Months	Гидротермический коэффициент Селянинова / Selyaninov's hydrothermal coefficient				
	2012	2013	2014	Среднее / Mean	Среднее многолетнее / Mean for many years
Март	-	-	-	-	-
Апрель	0.56	1.84	0.74	1.05	2.29
Май	0.57	1.60	0.40	0.86	1.05
Июнь	0.48	0.32	0.06	0.29	0.68
Июль	0.80	0.49	0.01	0.43	0.21
Среднее	0.60	1.06	0.30	0.66	1.06
Всего осадки	362.8	385.3	222.8	291.3	406.0

что температура в 2013 г. была на уровне среднемноголетней, а осадков выпало почти в два раза больше, чем в другие годы изучения. Жесткая засуха 2014 г. отразилась на урожайности в целом и элементах ее структуры.

Фенологические наблюдения и оценку признаков проводили в соответствии с методическими указаниями (Merezhko, 1999; Duveiller et al., 2012) Тип развития определяли весной, в конце фазы кущения, по форме куста по 9 балльной шкале (Rustamov, 2014).

Для анализа продуктивного и адаптивного потенциала сортов по варьированию урожайности использовали понятие «среднесортовая урожайность» (X_s) (Zykin et al., 1984). Сопоставление урожайности у изучаемых сортов проводили не с урожайностью сорта-стандарта, а со средней урожайностью всех сравниваемых сортов ($X_i = X_s / X_{\bar{x}}$). Реакцию отдельного сорта на условия вегетационного периода определяли по величине коэффициента адаптивности, то есть отношению его урожайности (X_s) к средней урожайности всех сортов ($X_{\bar{x}}$).

Результаты

Установлено, что староместные и селекционные сорта различаются по многим агробиологическим показателям. Если староместные сорта были очень высокорослыми, то селекционные значительно различались по высоте соломины, а новейшие сорта оказались в основном среднерослыми. Селекционные сорта отличаются также высокой устойчивостью к полеганию (табл. 2, 3).

Стародавние формы пшеницы твердой оказались сильно восприимчивыми к желтой ржавчине, а селекционные сорта в основном устойчивыми к данному патогену (см. табл. 2). Сильную восприимчивость аборигенных сортов можно объяснить тем, что они долгое время не выращивались на больших площадях, отсутствовала сопряженная микроэволюция – взаимодействие паразита и растения-хозяина. В то же время возникла естественным путем и одновременно массовая интродукция иностранных сортов и исходного материала, что привело к распространению новых, более агрессивных рас и биотипов патогена.

Погодные условия года сильно влияли и на урожайность сортов. Так, в 2012 г. среднесортовая урожайность по опыту составила 81,2 г/м², а в 2013 и 2014 г. – 360,4

и 195,1 г/м² соответственно. На основании общей оценки и анализа урожайности с единицы площади можно сделать некоторые выводы. В 2012 г. староместные сорта 'Аг бугда', 'Сары бугда', 'Каракылчык', 'Кара бугда' и 'Бозах', а также стародавние селекционные сорта 'Арандани', 'Хоранка', 'Шарк', 'Севиндж', 'Джафари', 'Аг бугда 13', старые сорта 'Мирбашир 50' и 'Кахраба' превысили по урожайности стандартный сорт 'Карабах' и среднесортовое значение. У остальных сортов урожайность была ниже или на уровне стандарта. В 2013 г. отличались старые сорта: 'Аг бугда', 'Арандани' и 'Хоранка', а также сорта полуинтенсивного типа: 'Мирбашир 50', 'Кахраба', 'Шираслан 23', 'Турэн', 'Баракатли 95', 'Каракылчык 2' и 'Мирвари'. В жестко засушливом 2014 г. выделились старые селекционные сорта 'Джафари', 'Аг бугда 13', 'Ширван 3', 'Мирбашир 50', 'Кахраба' и новые – 'Тертер', 'Баракатли 95' и 'Каракылчык 2'.

Плотность колоса и высота растений резко менялась в зависимости от условий года изучения. Наибольшие различия отмечены по элементам структуры урожая – минимальные и максимальные средние показатели отличались почти в два раза (табл. 3).

Исходя из показателей стандартного отклонения, можно сказать, что у аборигенных 'Аг бугда', 'Сары бугда', 'Каракылчык', 'Кара бугда' и 'Бозах', а также у селекционных сортов 'Шарк', 'Джафари', 'Аг бугда 13', 'Кахраба', 'Мирбашир 50', 'Каракылчык 2' и относительно нового сорта 'Карабах'-стабильность урожайности и элементов ее структуры меньше подвергались изменениям (см. табл. 2, 3).

Среднесортовая урожайность составила 212,2 ± 81,1 г/м². По величине стабильности сорта в неблагоприятных условиях можно судить о его адаптивности. Высокая урожайность сорта в условиях засухи соответствует высокому коэффициенту адаптивности.

В среднем за три года исследований, по сравнению со стандартным сортом 'Карабах', стабильной урожайностью выделились сорта 'Аг бугда', 'Сары бугда', 'Кара бугда', 'Джафари' и 'Кахраба'. Аборигенные сорта 'Аг бугда' (1), 'Бозах' и старые селекционные сорта 'Арандани', 'Аг бугда 13', 'Кахраба', 'Мирбашир 50', 'Баракатли 95' и 'Каракылчык 2' характеризуются наивысшим коэффициентом адаптивности (см. табл. 2, 3).

Корреляционный анализ показал наличие достоверных связей между отдельными элементами продук-

Таблица 2. Результаты изучения урожайности у сортов твердой пшеницы в разные по влагообеспеченности годы (Гобустан, Азербайджан, 2012–2014 гг.)

Table 2. The results of a study of yield indicators in durum wheat varieties in the years differing in rainfall (Gobustan, Azerbaijan, 2012–2014)

Сорт / Variety	Образ жизни / Lifestyle	Устойчивость к / Resistance to		Урожайность, г/м ² / Crop yield, g/m ²				Коэффициент адаптивности / Adaptability coefficient	
		желтой жгавчине / yellow rust	полеганию / lodging	Годы / Years					
				2012	2013	2014			
Аг бугда (1)	5	20MS	5	61,3	303,0	200,0	188,1±70,0	0,89	
Аг бугда (2)	7	MR	3	130,0	450,0	188,0	256,0±98,4	1,21	
Сары бугда (1)	5	MR	5	109,5	225,0	179,0	171,2±33,6	0,81	
Сары бугда (2)	9	30MS	3	79,0	317,0	182,0	192,7±68,9	0,91	
Каракылчык	7	60S	5	102,3	317,0	204,0	207,8±62,0	0,98	
Кара бугда	5	90S	3	195,0	233,0	191,0	206,3±13,4	0,97	
Бозах	5	MR	3	123,0	333,0	209,0	221,7±61,0	1,04	
Арандани	9	R	3	154,0	433,0	138,0	241,7±95,8	1,14	
Шарк	7	R	7	68,3	317,0	189,0	191,4±71,8	0,9	
Севиндж	9	R	5	125,0	375,0	163,0	221,0±77,8	1,04	
Джафари	3	R	7	114,5	317,0	222,0	217,8±58,5	1,02	
Аг бугда 13	3	90S	3	105,0	358,0	215,0	226,0±73,2	1,07	
Ширван 3	7	R	7	30,5	317,0	214,0	187,2±83,8	0,88	
Кахраба	7	50S	5	138,0	400,0	225,0	254,3±77,0	1,2	
Мирбашир 50	5	30S	5	126,3	433,0	225,0	261,4±90,4	1,23	
Каракылчык 2	7	R	9	39,0	500,0	245,0	261,3±133,3	1,23	
Туран	5	10MR	9	76,0	433,0	153,0	220,7±108,5	1,04	
Мирвари	5	20MS	9	65,0	300,0	201,0	229,3±109,4	1,08	
Баракатли 95 (st)	5	MR	7	30,0	450,0	222,0	234,0±121,4	1,10	
Карабах (st)	7	5MR	9	38,0	417,0	233,0	188,7±68,1	0,89	

Таблица 3. Результаты сравнительного изучения урожайности и элементов ее структуры у сортов пшеницы твердой в разные по влагообеспеченности годы (Гобустан, Азербайджан, среднее за 2012–2014 гг.)

Table 3. The results of a comparative study of yield indicators in durum wheat varieties in the years differing in rainfall (Gobustan, Azerbaijan, mean for 2012–2014)

Сорт / Variety	Высота растений, см / Plant height, cm	Плотность колоса, шт. / Spike density, pcs	Число зерен в колосе, шт. / Number of grains per ear, pcs	Масса зерна с колоса, г / Weight of grains per ear, g	Масса 1000 зерен, г / 1000 grain weight, g	Урожайность, г/м ² / Crop yield, g/m ²	Коэффициент адаптивности / Adaptability coefficient
Аг бугда (1)	145,8±13,1	19,7±0,7	28,9±3,9	1,5±0,2	54,6±3,6	188,1±70,0	0,89
Аг бугда (2)	143,3±6,0	22,4±1,7	39,3±7,3	1,9±0,5	52,2±4,6	256,0±98,4	1,21
Сары бугда (1)	153,1±17,6	19,3±1,2	37,2±4,0	2,0±0,4	51,1±4,5	171,2±33,6	0,81
Сары бугда (2)	144,3±10,3	22,0±2,1	42,5±3,9	2,1±0,2	50,6±0,8	192,7±68,9	0,91
Каракылчык	133,9±14,6	20,8±2,1	37,0±4,7	1,8±0,3	49,4±2,5	207,8±62,0	0,98
Кара бугда	135,1±11,5	19,8±0,9	31,9±4,0	1,4±0,2	43,6±0,6	206,3±13,4	0,97
Бозах	140,7±19,0	20,4±2,0	40,7±4,5	2,1±0,3	52,6±1,2	221,7±61,0	1,04
Арандани	135,6±5,3	20,8±2,1	46,4±2,7	2,1±0,2	46,7±1,5	241,7±95,8	1,14
Шарк	121,0±7,5	24,1±3,8	39,3±3,4	2,0±0,2	49,4±1,1	191,4±71,8	0,9
Севиндж	141,7±2,4	19,8±1,7	41,9±5,7	2,3±0,4	54,1±3,4	221,0±77,8	1,04
Джафари	102,0±1,5	26,0±3,3	42,8±6,5	2,0±0,3	47,6±2,1	217,8±58,5	1,02
Аг бугда 13	127,3±2,7	25,6±1,0	36,7±0,8	1,5±0,1	42,3±0,9	226,0±73,2	1,07
Ширван 3	122,7±9,1	28,2±1,2	48,3±6,3	2,5±0,3	52,7±0,3	187,2±83,8	0,88
Кахраба	127,3±11,3	27,7±1,1	50,3±8,9	2,1±0,4	41,1±0,5	254,3±77,0	1,2
Мирбашир 50	109,3±7,4	24,8±2,9	44,4±0,2	1,9±0,1	46,3±3,6	261,4±90,4	1,23
Каракылчык 2	89,2±7,2	25,7±0,5	45,7±6,1	2,3±0,2	52,5±3,0	261,3±133,3	1,23
Туран	96,0±5,6	23,1±1,4	47,8±6,9	2,6±0,4	52,9±0,5	220,7±108,5	1,04
Мирвари	98,3±4,4	28,7±2,1	39,3±0,8	1,9±0,1	48,5±0,6	229,3±109,4	1,08
Карабах (st)	96,3±5,8	22,9±1,3	48,9±4,5	2,3±0,2	49,6±0,4	188,7±68,1	0,89
Минимум	77,0±6,2	18,4±0,9	29,6±3,6	1,4±0,3	40,7±0,2	112,4±53,2	0,81
Максимум	160,7±12,6	31,8±0,6	56,0±4,7	2,9±0,2	68,5±5,0	313,3±94,4	1,23
Среднее	118,0±8,0	24,4±1,1	41,8±3,7	2,1±0,2	50,4±0,4	212,2±81,1	1,01

тивности (табл. 4). Не выявлена статистически значимая связь высоты растений с элементами структуры урожайности, кроме длины колоса. Также не найдена связь между сроком колошения и урожайностью и ее элементами.

У селекционных сортов, особенно у новейших ('Майя', 'Зангезур', 'Корифей-88', 'Альянс', 'Джомерд-90' и 'Салварты') средне- и низкорослых, урожайность в несколько раз выше, а показатели качества зерна высокие.

Таблица 4. Корреляция урожайности и элементов структуры урожая у сортов пшеницы твердой (Гобустан, Азербайджан, 2012–2014 гг.)

Table 4. Correlations in yield and its structure components in durum wheat varieties (Gobustan, Azerbaijan, 2012–2014)

Признаки / Indicators	Колошение / Earing period	Высота растений / Plant height	Длина колоса / Spike length	Число колосков / Number of spikelets	Плотность колоса / Spike density	Число зерен в колосе / Number of grains per ear	Масса зерен в колосе / Weight of grains per ear	Масса 1000 зерен / 1000 grain weight	Урожайность / Crop yield
Колошение	1	–	–	–	–	–	–	–	–
Высота растений, см	–0,080	1	–	–	–	–	–	–	–
Длина колоса, см	–0,065	0,505**	1	–	–	–	–	–	–
Число колосков с колоса, шт.	0,164	0,272	0,343	1	–	–	–	–	–
Плотность колоса (D)	0,240	–0,139	–0,320	0,634**	1	–	–	–	–
Число зерен с колоса, шт.	–0,163	–0,004	0,252	0,570**	0,521**	1	–	–	–
Масса зерна колоса, г	–0,196	0,007	0,411*	0,379*	0,285	0,836**	1	–	–
Масса 1000 зерен, г	–0,156	0,207	0,508**	0,141	0,060	0,409*	0,789**	1	–
Урожайность, г/м ²	–0,303	0,181	0,136	0,148	0,255	0,463**	0,315	0,274	1

* – P < 0.05; ** – P < 0.01

Выявлена положительная корреляция между числом колосков в колосе и плотностью колоса, числом зерен и массы зерна с колоса. Число зерен с колоса имеет положительные связи с числом колосков и плотностью колоса. Чем плотнее колос, тем больше число зерен и масса зерна с колоса и т. д. Выявлено, что в условиях умеренно континентального климата Нагорного Ширвана урожайность больше зависит от числа зерен в колосе и массы зерна колоса.

В Азербайджане за последние годы создано много сортов твердой пшеницы с высокой стабильной урожайностью. Из-за слабой экологической пластиичности, свойственной новым сортам интенсивного и полуинтенсивного типа, они сильно реагируют на погодные условия года. В благоприятных условиях орошения (Тертерская ЗОС) наблюдали потенциальные ростовые показатели растений и сильное полегание высокорослых (135,0–175,0 см) аборигенных и старых селекционных сортов. Кроме того, в эпифитотийном 2019 г. у этих сортов отмечено сильное поражение желтой ржавчиной (10S-80S). Возможно, из-за этих лимитирующих факторов у аборигенных и старых селекционных сортов отмечали низкую урожайность и худшее каче-

Заключение

Анализ метеоданных показал, что годы изучения резко различались. В 2012 г. лимитирующими факторами оказались вертикальные вихри – буря и весенне-летняя засуха. Наиболее благоприятным по погодным условиям был 2013 г. Абиотические факторы способствовали росту и развитию растений. Однако короткая ранневесенняя засуха, эпифитотия грибковых болезней и полегание из-за максимального роста снижали урожайность. В 2014 г. зима была длительная и суровая. Весной до середины мая температура воздуха была низкой. В середине мая и в межфазный период «колошение – налив зерна» на фоне длительной засухи наблюдалась аномальная жара. Из-за температурного режима в 2012 и 2014 г. болезни не развивались.

Селекционные сорта твердой пшеницы благодаря устойчивости к болезням и полеганию в благоприятные годы намного превосходили староместные по урожайности. Экстремальность метеорологических условий позволила выявить адаптивность изучаемых сортов твердой пшеницы. Величина коэффициента адаптивности (0,81–1,23) свидетельствует, что у изучаемых сортов сте-

пень выраженности реакции на неблагоприятные условия высокая.

По комплексу хозяйственно ценных признаков выделились сорта пшеницы твердой 'Аг бугда', 'Сары бугда', 'Кара бугда', 'Джафари' и 'Кахраба'; аборигенные 'Аг бугда', 'Бозах' и старые селекционные сорта 'Арандани', 'Аг бугда 13', 'Кахраба', 'Мирбашир 50', а также новые 'Баракатли 95' и 'Каракылчык 2', которые имели наиболее высокие коэффициенты адаптивности.

Сорта, выделившиеся по адаптивному потенциалу, рекомендуем включить в скрещивания для создания новых высокопластичных сортов пшеницы твердой.

За поддержку в организации и проведении полевых исследований выражаем благодарность руководству и сотрудникам Гобустанской и Тертерской ЗОС Аз. НИИ земледелия.

We express our thanks to the administration and staff of Gobustan and Tartar Farming Experiment Stations, Research Institute of Crop Husbandry, for their support in the arrangement and implementation of field research.

References/Литература

- Akparov Z.I., Rustamov Kh.N. Abbasov M.A., Dzhangirov A.A., Gamidov G.N. Comparative study of Azerbaijan wheat (*Triticum* L.) at the field museum. *Vestnik of Orenburg State Pedagogical University*. 2015a;2(14):47-53. [in Russian] (Акпаров З.И., Рустамов Х.Н. Аббасов М.А., Джангиров А.А., Гамидов Г.Н. Сравнительное изучение пшеницы (*Triticum* L.) Азербайджана в полевом музее. *Вестник Оренбургского ГПУ. Электронный научный журнал* (<http://www.vestospu.ru>). 2015a;2(14):47-53).
- Akparov Z.I., Rustamov Kh.N., Jahangirov A.A., Hamidov H.N., Babayeva S.M., Abbasov M.A. Study of aborigine and breeding varieties of durum wheat (*T. durum* Desf.) of Azerbaijan. *Journal of Qafqaz University (Chemistry and biology)*. 2015b;3(2):120-124.
- Duveiller E., Singh R.P., Singh P.K., Dababat A.A. Mezzialama M. Wheat diseases and pests: a guide for field identification. 2nd ed. Mexico: CIMMYT; 2012.
- Korzun O.S., Bruylants A.S. Adaptive features of breeding and seed production of agricultural plants (Adaptivnye osobennosti

seleksii i semenovodstva selskokhozyaystvennykh rasteniy). Grodno: Grodno State Agrarian University; 2011. [in Russian] (Корзун О.С., Бруйло А.С. Адаптивные особенности селекции и семеноводства сельскохозяйственных растений. Гродно: Гродненский государственный аграрный университет; 2011).

Merezko 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 izuchenie mirovoj kollekcii 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).

Rustamov Kh.N. New samples of *Triticum compactum* Host. from Nakhchivan Autonomous Republic. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii = Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2014;18(3):511-516. [in Russian] (Рустамов Х.Н. Новые образцы *Triticum compactum* Host. из Нахчыванской Автономной Республики. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(3):511-516).

Rustamov Kh.N. The adaptive value of bread wheat (*T. aestivum* L.) in rainfed conditions in Azerbaijan. *Nauchnye vedomosti Belgorodskoy GU (Estestvennye nauki = Belgorod State University Scientific Bulletin (Natural sciences))*. 2015;15(212):22-28. [in Russian] (Рустамов Х.Н. Адаптивная ценность сортов пшеницы мягкой (*T. aestivum* L.) Азербайджана. *Научные ведомости БелГУ (Естественные науки)*. 2015;15(212):22-28).

Selyaninov G.T. Climate requirement for wheat. *Bulletin of Applied Botany, Genetics and Plant Breeding*. 1960;82(2):183-198. [in Russian] (Селянинов Г.Т. Требование пшеницы к климату. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1960;82(2):183-198).

Zykin V.A., Meshkova V.V., Sapega V.A. Ecological plasticity parameters of agricultural plants, their calculation and analysis: guidelines (Parametry ekologicheskoy plastichnosti selskokhozyaystvennykh rasteniy, ikh raschet i analiz: metodicheskiye rekomendatsii). Novosibirsk; 1984. [in Russian] (Зыкин В. А., Мешкова В. В., Сапега В. А. Параметры экологической пластичности сельскохозяйственных растений, их расчет и анализ: методические рекомендации. Новосибирск; 1984).

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

Rustamov X.N., Akparov Z.I., Abbasov M.A. Adaptive potential of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) varieties of Azerbaijan. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(4):22-28. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-22-28

Rustamov Kh.N., Akparov Z.I., Abbasov M.A. Adaptive potential of durum wheat (*Triticum durum* Desf.) varieties of Azerbaijan. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(4):22-28. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-22-28

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/10.30901/2227-8834-2020-4-22-28>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Rustamov Kh.N. <https://orcid.org/0000-0001-5521-4266>
Akparov Z.I. <https://orcid.org/0000-0001-6182-5303>
Abbasov M.A. <https://orcid.org/0000-0002-2564-3411>

Генетическая и биолого-хозяйственная оценка образцов батата в коллекции Отдела интродукции и акклиматизации растений УдмФИЦ УрО РАН

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-29-36



УДК 633.492: 635.22

Поступление/Received: 31.07.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

А. В. ФЕДОРОВ, Д. А. ЗОРИН, О. А. АРДАШЕВА*

Удмуртский федеральный исследовательский центр
Уральского отделения Российской академии наук,
426067 Россия, Удмуртская Республика, г. Ижевск, ул.
Т. Барамзиной, 34

✉ oiar@udman.ru, zor-d@udman.ru,
*o.ardashewa@udman.ru

**Genetic, biological and economic evaluation
of sweet potato accessions in the collection
of the Plant Introduction and Acclimatization
Department, Udmurt FRC, UB RAS**

A. V. FEDOROV, D. A. ZORIN, O. A. ARDASHEVA*

*Udmurt Federal Research Center, Ural Branch of the Russian
Academy of Sciences,
34 T. Baramzinoy St., Izhevsk 426067, Udmurt Republic,
Russia*

✉ oiar@udman.ru, zor-d@udman.ru,
*o.ardashewa@udman.ru

Важным направлением развития растениеводства является интродукция новых овощных растений, одним из которых является батат – *Ipomoea batatas* (L.) Lam. Целью наших исследований являлась генетическая и биолого-хозяйственная оценка образцов батата в коллекции Отдела интродукции и акклиматизации растений Удмуртского федерального исследовательского центра Уральского отделения Российской академии наук (УдмФИЦ УрО РАН).

В ходе исследования изучен полиморфизм ДНК 16 образцов *I. batatas* на основе ISSR-маркирования. Выявлено, что все образцы представляют собой разные генотипы, а полученный в результате почковой мутации образец ВМ 17 по своему генотипу существенно отличается от исходного образца.

Проведено изучение 16 образцов батата в мелкоделяночном полевом опыте. Результаты биологической и хозяйственной оценки свидетельствуют о перспективности возделывания батата на территории Удмуртской Республики для получения товарных клубней. Продуктивность образцов составила от 140 до 2700 г на растение. Выделены группы по продуктивности: низкопродуктивные (масса клубней на одном растении до 500 г) – 5 образцов; среднепродуктивные (500–1000 г) – 7 образцов; высокопродуктивные (более 1000 г) – 4 образца. На основании проведенных исследований для Среднего Предуралья рекомендованы для выращивания 11 образцов батата: Афганский, Белый НБС, Бразильский, Винницкий розовый, ВМ 17, Дружковский, Любительский, Победа 100, Фиолетовый Сочи, 'Jewel', 'Bayou Bell'.

Ключевые слова: сладкий картофель, генотип, полиморфизм ДНК, ISSR-маркирование, праймер, ISSR-спектр, продуктивность, урожайность, мелкоделяночный опыт, корнеплод.

An important area of crop development is the introduction of new vegetable plants, one of which is the sweet potato *Ipomoea batatas* (L.) Lam. The aim of our research was genetic, biological and economic assessment of sweet potato accessions held in the collection of the Plant Introduction and Acclimatization Dept., Udmurt Federal Research Center, Ural Branch of the RAS (UdmFRC UB RAS).

Within this experiment, DNA polymorphism of 16 accessions of *I. batatas* was tested using ISSR markers. All accessions were found to represent different genotypes; the VM 17 accession obtained as a result of a bud mutation differed significantly from the original accession in its genotype.

Evaluation of 16 accessions of sweet potato cultivars was carried out in a small-plot field experiment. The results of biological and economic assessment witnessed to the prospects of sweet potato cultivation within the territory of the Udmurt Republic for marketable tuber production. The productivity of the accessions was 140–2700 g of tubers per plant. According to their productivity, the accessions were divided into clusters: the low-productivity group (up to 500 g), with 'Betty', Fioletovy, 'Beauregard', 'Covington' and Bezhevyy; medium-productivity group (500–1000 g), with 'Jewel', Fioletovy Sochi, Brazilsky, Afgansky, Vinnitsky rozovy, Lyubitelsky and 'Bayou Bell'; and high-productivity group (more than 1000 g), with Pobeda 100, BM 17, Druzhkovsky and Bely NBS. On the basis of the evaluation, 11 sweet potato accessions were recommended for cultivation in the Middle Urals: Afgansky, 'Bayou Bell', Bely NBS, BM 17, Brazilsky, Druzhkovsky, Fioletovy Sochi, 'Jewel', Lyubitelsky, Pobeda 100, and Vinnitsky rozovy.

Key words: *Ipomoea batatas* (L.) Lam., introduction, genotype, DNA polymorphism, ISSR markers, primer, ISSR spectrum, productivity, yield, small-plot experiment, root crop.

Введение

Существующие темпы экономического развития выдвинули на первое место экологические проблемы, угрожающие сохранению экологических условий существования и биологическому разнообразию. Высокоэффективным, а зачастую и единственным способом

решения данной проблемы является интродукция, позволяющая решить вопросы экологического, экономического и производственного характера исходя из региональных природно-климатических, экономических и культурных особенностей региона (Каргин, 2004). Согласно Международной конвенции по биологическому разнообразию, интродукционная работа всецело

находится в компетенции ботанических садов и интродукционных центров. В ботанических садах выращивается более 80 000 видов растений.

Одна из важнейших проблем современности, которая затрагивает все сферы функционирования человеческой цивилизации, – глобальное изменение климата. Факт климатических изменений фиксируется сетью метеостанций на протяжении нескольких десятилетий; при этом интенсивность и скорость изменений только возрастают. Так, на территории России за последние 100 лет, средняя годовая температура приземного слоя воздуха увеличилась на 0,6–0,2°C (Gruza, Ran'kova, 2003). При этом в Северном полушарии изменения происходят наиболее интенсивно. По последним данным, климат России потепел на 0,76°C больше по сравнению с климатом всей Земли в целом. Климатические изменения фиксируются и на региональном уровне (Dmitriev, Lednev, 2013): в северной части Удмуртской Республики за последние 50 лет произошло увеличение: среднегодовой температуры воздуха на 0,7°C (теплого периода на 0,5°C, холодного на 1,0°C); суммы температур, в особенности выше 15°C; количества дней с температурой выше 0°C.

Анализ данных Ижевской метеостанции показал устойчивый рост среднегодовой и средней температуры за апрель – сентябрь (рис. 1), что является существенным фактором для возделывания теплолюбивых растений.

Благодаря введению новых сельскохозяйственных растений, обладающих пищевой ценностью, лечебными свойствами, в связи с климатическими изменениями возможно значительно повысить уровень питания населения, обеспечив его здоровой, полноценной и разнообразной пищей. Также необходимо отметить улучшение эстетического восприятия окружающей среды, культурную и учебно-воспитательную роль. Одной из теплолюбивых культур, способных в перспективе занять определенное место в производстве продуктов питания в Российской Федерации является *Ipomoea batatas* (L.) Lam.

Батат, или «сладкий картофель», – многолетняя травянистая стелющаяся лиана из семейства Вьюнковые (Convolvulaceae Juss.) (Alekseev, 1933; Podlesny, 2014). Оптимальная среднесуточная температура для его роста составляет 20–25°C. Он обладает умеренной засухоустойчивостью, однако низкая влажность почвы ухудшает размер и качество клубней (Panque Ramirez, 1992). Основная ценность данного растения заключается в способности формировать клубни¹ в результате утолщения боковых корней. В зависимости от сорта, цвет и форма клубней разнообразна (Podlesny, 2013). На родине и в регионах возделывания с субтропическим

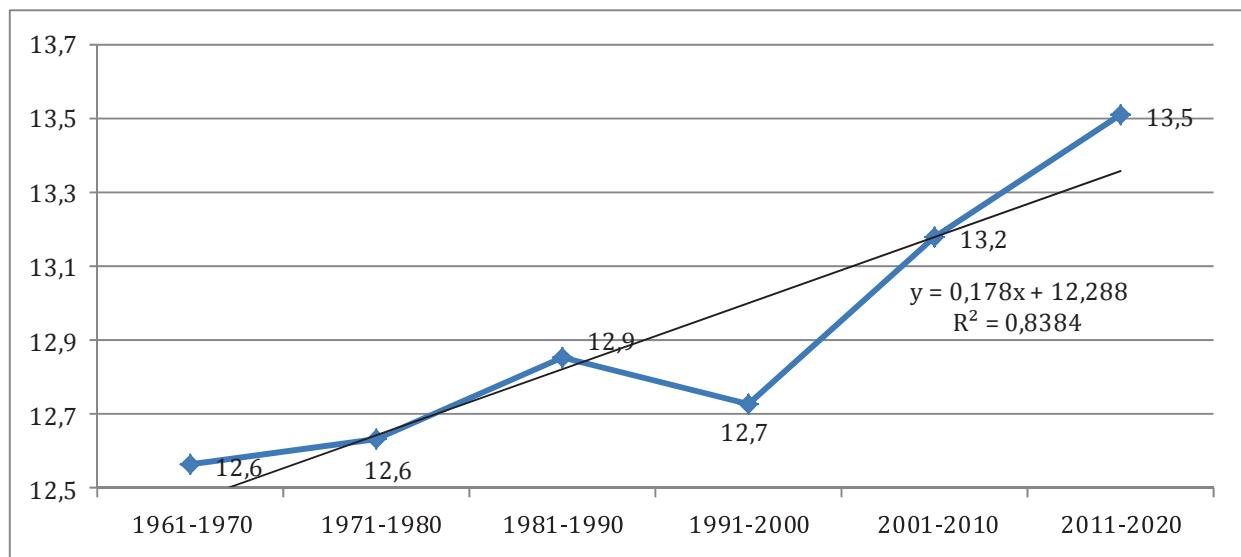


Рис. 1. Изменение средних температур с апреля по сентябрь 1961–2020 гг. (по данным Ижевской метеостанции)

Fig. 1. Change in average temperatures from April to September, 1961–2020 (according to Izhevsk Weather Station)

В связи с глобальными изменениями климата особое значение приобретает своевременная реакция сельского хозяйства на происходящие и будущие природные и социально-экономические трансформации. Следует отметить, что общая тенденция изменения приземной температуры несет в себе ряд позитивов, в частности в северных регионах повышается продуктивность традиционных сельскохозяйственных культур и появляется возможность расширения ассортимента за счет возделывания новых интродуцируемых растений. При этом, ввиду влияния различных факто-

и тропическим климатом вес клубней одного растения может достигать 3–4 кг. В настоящее время на территории Удмуртской Республики проводятся работы по интродукционному изучению вида как пищевой культуры.

История возделывания батата насчитывает не одно тысячелетие (Woolfe, 1992). После открытия Нового Света началось активное проникновение данной культуры в европейские страны с тропическим и субтропи-

¹ корневые клубни (прим. ред.)

ческим климатом (Hather, Kirch, 1991; Zhang et al., 2000; Gichuki et al., 2003; Srisuwan et al., 2006). В XX веке в результате селекционной работы получены сорта для умеренного климата Канады, стран Западной Европы и северной части Китая.

История интродукции батата в Россию началась в XX столетии с Черноморского побережья Кавказа и Южной Украины (Alekseev, 1933). Позже данная работа была прекращена, коллекции и селекционный материал, вероятно, были утеряны.

Являясь ценным пищевым растением с высоким содержанием сахара и высокой питательностью, данная культура не способна вытеснить картофель в нашей стране по природно-климатическим, экономическим и культурно-историческим причинам. Дополнительным продуктом при культивировании батата служит надземная часть, используемая в качестве корма для скота (Magomedova et al., 2017).

Однако, несмотря на ряд достоинств данной культуры, отрасль – бататоводство и сорта батата отечественной селекции отсутствуют. Культивирование, пополнение и содержание коллекций чаще сосредоточено в руках любителей и энтузиастов. В настоящее время между ними идет активный обмен имеющимися образцами батата иностранной селекции. Зачастую образцы не имеют оригинальных сортовых названий и возделываются под наименованиями, произошедшими либо от названия места первичного культивирования, либо от морфобиологических особенностей образцов.

Цель исследования – генетическая и биолого-хозяйственная оценка образцов батата в коллекции Отдела интродукции и акклиматизации растений Удмуртского федерального исследовательского центра Уральского отделения Российской академии наук (УдмФИЦ УрО РАН).

Материалы и методы

На территории Удмуртии возделывался образец батата Любительский, который зарекомендовал себя как неприхотливое, урожайное растение (Zorin, Fedorov, 2017), а также декоративные формы с различной окраской листвы, используемые в озеленении: "Buntblatridge", "Gold compact", НМ, "Purpurea", которые не образуют клубней. В 2017 г. коллекция отдела пополнилась 10 образцами, пригодными для пищевого использования (Афганский, Бежевый, Белый НБС, Бразильский, Винницкий розовый, ВМ 17, Дружковский, Любительский, Победа 100, Фиолетовый, Фиолетовый Сочи, 'Bayou Bell', 'Beauregard', 'Betty', 'Jewel', 'Covington'). Один образец получен в результате случайной почковой мутации декоративной пестролистной формы батата (селекционный номер – ВМ 17). Весной 2018 г. приобретены четыре образца: Фиолетовый, Фиолетовый Сочи, 'Beauregard', 'Betty'.

Так как в Российской Федерации в настоящее время отсутствуют зарегистрированные сорта и научные коллекции, в исследованиях использовали не только сорта (сортами являются: 'Bayou Bell', 'Beauregard', 'Betty', 'Jewel', 'Covington'), но и образцы батата, полученные от частных коллекционеров Краснодарского края и Ленинградской области, статус которых не установлен.

Для проведения молекулярно-генетического анализа с использованием ISSR-праймеров геномную ДНК выделяли из молодых листьев СТАВ-методом. Использовали 100 мг растительной ткани 16 образцов батата: Афганский, Бежевый, Белый НБС, Бразильский, Винницкий розовый, ВМ 17, Дружковский, Любительский,

НМ, Победа 100, 'Bayou Bell', "Buntblatridge", 'Covington', "Gold compact", "Purpurea", 'Jewel'.

Молекулярно-генетический анализ осуществляли с использованием 6 ISSR-праймеров (ООО «Евроген Лаб», Россия). Амплификацию проводили на термопараллеле «Терцик» (Россия) в объеме 25 мкл. Для приготовления ПЦР-образцов использовали смесь ScreenMix-HS (5x) (ООО «Евроген Лаб», Россия). Продукты амплификации разделяли электрофорезом в 1,7-процентном агарозном геле, окрашенном бромистым этидием (0,5 мкг/мл). Для определения длины амплифицированных фрагментов ДНК использовали маркер молекулярных масс (100 + bpDNA Ladder) (ООО «Евроген Лаб», Россия). Все ПЦР были проведены трижды для верификации воспроизводимости результатов.

Для ISSR-анализа растений были рассчитаны матрицы бинарных признаков. На основе этих матриц были рассчитаны генетические различия. По матрице генетических различий невзвешенным парно-групповым методом (UPGMA – unweighted pair-group method with arithmetic mean) была построена дендрограмма, отражающая степень родства исследуемых генотипов по ISSR-спектрам при помощи компьютерной программы Treecon 1.3b.

Статистическую достоверность полученной дендрограммы рассчитывали с помощью бутстреп-анализа путем построения 100 альтернативных дендрограмм; она представлена в процентах от исходного значения.

В 2018 г. заложены два рекогносцировочных мелкоделяночных опыта по предварительному изучению особенностей роста и продуктивности 16 образцов батата, пригодного для пищевого использования: Афганский, Бежевый, Белый НБС, Бразильский, Винницкий розовый, ВМ 17, Дружковский, Любительский, Победа 100, Фиолетовый, Фиолетовый Сочи, 'Bayou Bell', 'Beauregard', 'Betty', 'Jewel', 'Covington'. Опыты закладывали на территории Удмуртской Республики в двух агроклиматических районах: Центральном – умеренно теплом и Южном – теплом, незначительно засушливом. Удмуртия располагается в междуречье Камы и Вятки в Среднем Предуралье. Данная территория характеризуется умеренно континентальным климатом с коротким теплым летним периодом. По многолетним наблюдениям, сумма температур выше 10°C составляет 1850–2100°C, а продолжительность периода с температурой выше 10°C колеблется от 115 до 135 дней. ГТК за вегетационный период – от 0,9 до 1,2–1,3. Метеоусловия и агрохимическая характеристика почв районов проведения исследований представлены в таблицах 1 и 2.

Черенкование батата производили с маточных растений, которые в осенне-зимний период сохранялись в контейнерной культуре в условиях помещения в вегетирующем состоянии. Рассаду выращивали в контейнерах объемом 0,2 л, возраст рассады – 30–35 суток. Высадку рассады в грунт производили во второй декаде мая по схеме 40 × 40 см на гряды под временное пленочное укрытие. Биометрические измерения и уборку урожая производили в сентябре. Закладку и проведение опытов, статистическую обработку данных методами вариационного и однофакторного дисперсионного анализа проводили по общепринятым методикам (Dospekhov, 1985; Belik, 1992). Площадь учетной делянки – 0,96 м², количество растений на делянке – 4 шт., размещение делянок систематическое, повторность трехкратная.

Таблица 1. Метеоусловия вегетационного периода 2018 г.

Table 1. Meteorological conditions in the growing season of 2018

Месяц / Month	Центральный агроклиматический район / Central agroclimatic region		Южный агроклиматический район / Southern agroclimatic region	
	Температура, °C / Temperature, °C	Осадки, мм / Precipitation, mm	Температура, °C / Temperature, °C	Осадки, мм / Precipitation, mm
Май / May	11,0	39	13,5	47
Июнь / June	14,6	58	17,0	60
Июль / July	20,1	38	22,1	47
Август / August	15,6	36	18,1	60
Сентябрь / September	10,8	62	13,4	35

Таблица 2. Агрохимические показатели пахотного слоя почв

Table 2. Agrochemical indicators of the topsoil

Район / Region	Органическое вещество, % / Organic matter, %	pH _{KCl}	Физико-химические показатели, ммоль/100г / Physicochemical indicators, mmol/100g		Химические показатели, мг/кг / Chemical indicators, mg/kg	
			H _r /H _h	S	P ₂ O ₅	K ₂ O
Центральный агроклиматический район / Central agroclimatic region	2,6	5,44	3,33	19,28	395	250
Южный агроклиматический район / Southern agroclimatic region	4,7	6,12	1,72	29,94	420	455

Результаты и обсуждение

В экспериментах по изучению полиморфизма ДНК 16 образцов *I. batatas* на основе ISSR-маркеров было аprobировано 7 праймеров. Для всех образцов определены индивидуальные ISSR-спектры, различающиеся числом ампликонов, их размерами и степенью выраженности на электрофорограммах (табл. 3).

При использовании праймера UBC867 не были получены четкие воспроизводимые ДНК-фрагменты. С остальными праймерами было получено в общей сложности 90 аллелей (амплифицируемых фрагментов). Число аллелей на маркер варьировало от 10 до 20, а диапазон длин полученных фрагментов составил 150–1500 пн. Максимальное количество ампликонов было детектировано для праймера UBC808, а минимальное – для праймера P1.

Коэффициенты генетического подобия Nei & Li, рассчитанные для 16 образцов батата на основе ISSR-локусов, были использованы для создания дистанционных матриц и далее для построения дендрограмм по методу UPGMA (рис. 2).

Дендрограмма генетического сходства показала, что все исследуемые генотипы разделились на два больших кластера с высокой степенью надежности порядка ветвления (индекс бутстрепа составил 100%). В остальных группах бутстреп-поддержка составила

1–36%, что, по мнению ряда исследователей, свидетельствует о молекулярно-генетическом полиморфизме (Markin et al., 2010). Вероятно, для повышения уровня надежности ветвления необходимо использование гораздо большего количества ISSR-маркеров.

Ранее в Отделе интродукции и акклиматизации растений был получен образец батата в результате вегетативной мутации декоративной формы "Buntblattrige", названный ВМ 17. В результате ISSR-маркирования оказалось, что данный образец генетически более близок к образцу Винницкий розовый и находится на большом генетическом расстоянии от исходной декоративной формы "Buntblattrige".

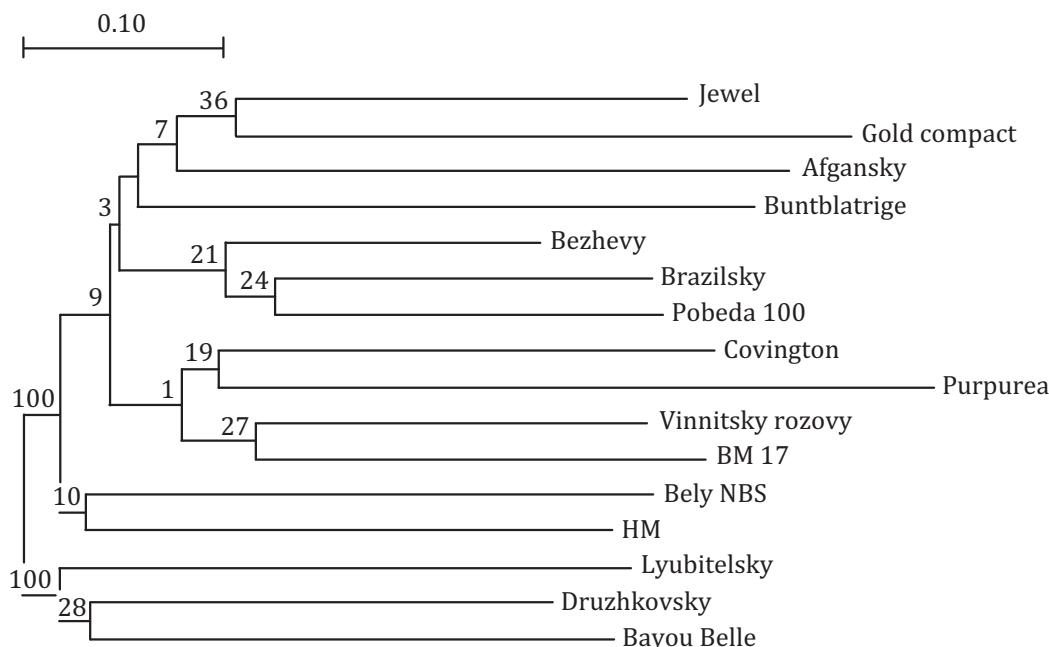
Проведенный генетический анализ образцов батата в коллекции показал, что все образцы представляют собой разные генотипы. Полученный в результате почковой мутации образец ВМ 17 по своему генотипу существенно отличается от исходного образца.

Батат особенно требователен к теплу, среди овощных культур относится к группе жаростойких, поэтому в условиях Средней полосы России его рекомендуют выращивать под временными укрытиями. В начале вегетации после высадки в грунт (май – июнь) отмечается медленный рост, активный рост наблюдается в июле и продолжается до осенних заморозков. В таблице 4 представлены средние данные двух опытов по морфометрическим особенностям и продуктивности сладко-

Таблица 3. Информативность ISSR-праймеров

Table 3. Informative value of ISSR primers

Обозначение праймера / Primer designation	Нуклеотидная последовательность (5'→3') Nucleotide sequence (5'→3')	Размеры фрагментов ДНК, пн / DNA fragment sizes, bp	Количество ISSR-маркеров / Number of ISSR markers	Количество ISSR-маркеров на образец / Number of ISSR markers per accession
P1	GAG(CAA) ₅	200–520	10	4,9
P2	CTG(AG) ₈	170–810	14	3,3
UBC808	(AG) ₈ C	190–1190	20	3,7
UBC818	(CA) ₈ G	230–1500	12	2,6
UBC840	(GA) ₈ CTT	170–1000	19	3,8
UBC849	(GT) ₈ CG	150–820	15	2,4

Рис. 2. Дендрограмма генетического сходства 16 образцов *Ipomoea batatas* (L.) Lam.Fig. 2. Dendrogram of genetic similarities among 16 accessions of *Ipomoea batatas* (L.) Lam.

го картофеля. Большие ошибки представленных показателей объясняются тем, что образцы сильно варьировали по изучаемым признакам в зависимости от условий района выращивания.

На основании полученных данных проведена группировка образцов по общей длине стеблей на три группы:

– компактные (общая длина стеблей до 500 см) – Бежевый, Бразильский, Любительский, 'Betty', 'Jewel', 'Covington';

– среднерослые (500–1000 см) – Афганский, Победа 100, Винницкий розовый, Фиолетовый, 'Bayou Bell', 'Beauregard';

– сильнорослые (более 1000 см) – Дружковский, Белый НБС, Фиолетовый Сочи и ВМ 17.

Можно предположить, что растения с компактным и среднерослым типом роста больше подойдут для механизированного возделывания.

За период вегетации гибель растений не отмечалась, происходившие понижения температуры до 0°C в начале июня не привели к повреждениям растений, отсутствовало поражение болезнями и вредителями, все образцы сформировали клубни. Уборку урожая проводили в Центральном агроклиматическом районе 10 сентября, а в Южном – 30 сентября, после повреж-

Таблица 4. Характеристика образцов батата *Ipomoea batatas* (L.) Lam. в Удмуртской Республике, 2018 г.Table 4. Characterization of sweet potato accessions *Ipomoea batatas* (L.) Lam. in the Udmurt Republic, 2018

Образец / Accession	Длина побегов, см / Shoot length, cm	Облиственность, шт./м / Leafiness, pcs/m	Площадь листовой поверхности, дм ² / Leaf surface area, dm ²	Средняя масса клубней, г / Average tuber weight, g	Продуктивность растения, г / Plant productivity, g
Афганский / Afgansky	583,8±37,7	24,7±1,6	54,5±4,4	108,2±19,3	584,6±140,1
Bayou Bell	807,3±51,2	26,2±0,9	80,6±4,7	60,8±7,1	760,3±108,8
Бежевый / Bezhevyy	367,5±31,3	36,4±2,9	53,8±2,7	70,6±9,8	456,2±52,5
Белый НБС / Bely NBS	1215,0±95,1	26,3±1,3	120,2±9,7	160,4±21,2	1561,6±413,0
Beauregard	553,25±69,1	16,1±0,8	25,6±2,6	104,4±29,5	368,6±124,8
Бразильский / Brazilsky	372,5±52,7	29,8±0,9	52,2±8,2	87,1±10,5	544,3±106,0
Betty	212,3±13,3	31,1±0,9	19,6±1,5	78,9±25,8	191,8±15,5
Винницкий розовый / Vinnitsky rozovy	599,8±33,6	31,6±0,8	94,8±2,0	80,8±8,8	985,0±212,3
ВМ 17	2412,0±292,1	13,6±0,5	143,6±11,2	108,7±27,0	1218,2±503,5
Jewel	415,5±57,7	32,0±1,4	48,5±8,1	51,6±9,0	510,1±84,0
Дружковский / Druzhkovsky	1011,3±142,0	28,2±2,8	128,2±13,2	85,8±16,9	1233,6±343,6
Covington	321,0±74,7	34,0±3,3	42,6±7,9	51,6±5,0	446,5±88,4
Любительский / Lyubitelsky	454,3±87,1	41,4±3,9	95,4±16,0	115,3±12,5	884,9±128,7
Победа 100 / Pobeda 100	596,3±84,0	20,3±1,4	61,6±9,0	121,7±22,3	1124,1±174,4
Фиолетовый / Fioletovy	718,3±94,4	20,6±0,6	62,7±11,7	52,5±4,4	253,4±91,1
Фиолетовый Сочи / Fioletovy Sochi	1381,8±26,3	20,0±0,7	152,5±10,2	67,9±9,4	511,5±143,4
HCP ₀₅ / LSD ₀₅	271,1	5,0	24,6	41,2	464,4

дения надземной части первыми осенними заморозками.

Несмотря на высокую требовательность культуры к теплу, в условиях Среднего Предуралья растения батата способны успешно развиваться, формировать развитую надземную часть с мощным ассимиляционным аппаратом. Среди изученных выделены образцы как с высокой побегообразовательной способностью (ВМ 17), которые можно рекомендовать для вертикального озеленения, так и с компактной надземной частью, обладающие высокой технологичностью при выращивании для производства клубней.

Важным показателем оценки нового перспективного пищевого растения является урожайность продуктивных органов – клубней. Для оценки минимальных размеров клубней батата, пригодных для пищевого использования, применяли технические условия «Мор-

ковь столовая свежая, реализуемая в розничной торговой сети», где минимальный допустимый размер корнеплода составляет 75 г. В соответствии с этим критерием товарные клубни сформировали (по средней массе клубня) 62% изученных образцов. Остальные образцы хотя и формируют товарные клубни, но их количество и масса в общей продуктивности растения невелики. Максимальная средняя масса клубней отмечена у образцов: Белый НБС, Любительский и Победа 100; максимальную продуктивность показали: Белый НБС, ВМ 17 и Дружковский.

Исследования позволили выделить следующие группы по продуктивности образцов в условиях Удмуртской Республики:

– низкопродуктивные (масса клубней на одном растении до 500 г) – 'Betty', Фиолетовый, 'Beauregard', 'Covington', Бежевый;

- среднепродуктивные (500–1000 г) – 'Jewel', Фиолетовый Сочи, Бразильский, Афганский, Винницкий розовый, Любительский, 'Bayou Bell';
- высокопродуктивные (более 1000 г) – Победа 100, ВМ 17, Дружковский, Белый НБС.

Заключение

В исследованиях по изучению полиморфизма ДНК растений батата, в результате анализа полученных данных генетического сходства, все исследуемые генотипы разделились на два больших кластера с высокой степенью надежности порядка ветвления (индекс бутстрепа составил 100%). В остальных группах бутстреп-поддержка составила 1–36%, указывая на значительную молекулярно-генетическую разнородность растений. Для повышения уровня надежности ветвления необходимо использовать большее количество ISSR-маркеров.

Агроклиматические условия Удмуртии и в целом Среднего Предуралья позволяют возделывать данную тропическую культуру для получения товарных клубней.

Для выращивания в условиях Среднего Предуралья рекомендуются следующие образцы: Афганский, Белый НБС, Бразильский, Винницкий розовый, ВМ 17, Дружковский, Любительский, Победа 100, Фиолетовый Сочи, 'Jewel', 'Bayou Bell'.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану УдмФИЦ УрО РАН по проекту № 0427-2014-0002 «Изучение биологических особенностей некоторых субтропических, тропических и теплолюбивых видов растений при их интродукции в условиях Среднего Предуралья». Регистрационный номер НИОКР АААА-А 19-119012190028-6.

Авторы выражают глубокую благодарность научному сотруднику Отдела интродукции и акклиматизации растений УдмФИЦ УрО РАН, кандидату биологических наук А. В. Худяковой за помощь в проведении исследований.

The work was carried out within the framework of the State Task according to the theme plan of UdmFRC UB RAS, Project No. 0427-2014-0002 "Study of the biological characteristics in some subtropical, tropical and thermophilic plant species during their introduction in the Middle Urals". R&D registration number АААА-А 19-119012190028-6.

The authors express their sincere gratitude to A. V. Khudayakova, PhD (Biol. Sci.), Research Scientist of the Plant Introduction and Acclimatization Dept., UdmFRC UB RAS, for her assistance in the implementation of this research.

References/Литература

- Alekseev V.P. Sweet potato (Batat). Moscow; Leningrad: Selkhozgiz; 1933. [in Russian] (Алексеев В.П. Батат. Москва; Ленинград: Сельхозгиз; 1933).
- Belik V.F. Experimental methodology in vegetable and melon growing (Metodika opytnogo dela v ovoshchovedstve i bakhchovedstve). Moscow: Agropromizdat; 1992. [in Russian] (Белик В.Ф. Методика опытного дела в овощеводстве и бахчеводстве. Москва: Агропромиздат; 1992).
- Dmitriev A., Lednev A. Regional changes of climatic exponents in terms of the northern agro-climatic region of the Udmurt Republic. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2013;5(36):10-14. [in Russian] (Дмитриев А.В., Леднев А.В. Региональные изменения климатических показателей на примере северного агроклиматического района Удмуртской Республики. *Аграрная наука ЕвроСеверо-Востока*. 2013;5(36):10-14).
- Dospelkov B.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Gichuk S.T., Berenyi M., Zhang D., Hermann M., Schmidt J., Glössl J. et al. Genetic diversity in sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] in relationship to geographic sources as assessed with RAPD markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2003;50(4):429-437. DOI: 10.1023/A:1023998522845
- Gruza G.V., Ran'kova E.Ya. Climate oscillations and changes over Russia. *Izvestiya. Atmospheric and Oceanic Physics*. 2003;39(2):145-162.
- Hather J., Kirch P.V. Prehistoric sweet potato (*Ipomoea batatas*) from Mangaia Island, Central Polynesia. *Antiquity*. 1991;65(249):887-893. DOI: 10.1017/S0003598X00080613
- Karpun Yu.N. The main problems of introduction. *Hortus Botanicus*. 2004;(2):17-32. [in Russian] (Карпун Ю.Н. Основы интродукции растений. *Hortus Botanicus*. 2004;(2):17-32).
- Magomedova B.M., Asadulaev Z.M., Yarovenko Yu.A. Batata as a valuable food culture for the Republic of Dagestan (first message). *Botanical Herald of the North Caucasus*. 2017;(4):24-33. [in Russian] (Магомедова Б.М., Асадулаев З.М., Яровенко Ю.А. Батат как ценная пищевая культура для Республики Дагестан (первое сообщение). *Ботанический вестник Северного Кавказа*. 2017;(4):24-33).
- Markin N.V., Tikhobaeva V.E., Tikhonova M.A., Gavrilova V.A., Tolstaya T.T., Usatov A.V. Genomic DNA polymorphism of annual sunflower species. *Oil Crops. Scientific and Technical Bulletin of VNIIMK*. 2010;2(144-145):3-7. [in Russian] (Маркин Н.В., Тихобаева В.Е., Тихонова М.А., Гаврилова В.А., Трифонова Т.Т., Усатов А.В. Полиморфизм геномной ДНК однолетних видов подсолнечника. *Масличные культуры. Научно-технический бюллетень ВНИИМК*. 2010;2(144-145):3-7).
- Paneque Ramirez G. Cultivation, harvesting and storage of sweet potato products. *FAO Animal Production and Health Paper (FAO)*. 1992;95:203-215.
- Podlesny V.B. Productivity evaluation of modern varieties of sweet potato in Central Russia. *Agrarian Russia*. 2013;(6):11-13. [in Russian] (Подлесный В.Б. Оценка урожайности современных сортов батата в условиях Центральной России. *Аграрная Россия*. 2013;(6):11-13). DOI: 10.30906/1999-5636-2013-6-11-13
- Podlesny V.B. Sweet potato culture – promising trend of Russian vegetable growing. *Vegetable Crops of Russia*. 2014;2(23):46-49. [in Russian] (Подлесный В.Б. Культура батата – перспективное направление российского овощеводства. *Овощи России*. 2014;2(23):46-49). DOI: 10.18619/2072-9146-2014-2-46-49
- Srisuwan S., Sihachakr D., Siljak-Yakovlev S. The origin and evolution of sweet potato (*Ipomoea batatas*) and its wild relatives through the cytogenetic approaches. *Plant Science*. 2006;171(3):424-433. DOI: 10.1016/j.plantsci.2006.05.007

Woolfe J.A. Sweet potato: An untapped food resource. Cambridge, UK: Cambridge University Press; 1992.
Zhang D., Cervantes J., Huaman Z., Carey E., Ghislain M. Assessing genetic diversity of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) cultivars from tropical America using AFLP. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2000;47(6):659-665. DOI: 10.1023/A:1026520507223
Zorin D.A., Fedorov A.V. Introduction of *Ipomoea batatas* Lam. in the Middle Urals (Introduktsiya *Ipomoea batatas* Lam. v Srednem Preduralye). *Sovremennye nauchnye issledovaniya i razrabotki = Modern Research and Development*. 2017;8(16):207-209. [in Russian] (Зорин Д.А., Федоров А.В. Интродукция *Ipomoea batatas* Lam. в Среднем Предуралье. *Современные научные исследования и разработки*. 2017;8(16):207-209).

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

Федоров А.В., Зорин Д.А., Ардашева О.А. Генетическая и биолого-хозяйственная оценка образцов батата в коллекции Отдела интродукции и акклиматизации растений УдмФИЦ УрО РАН. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):29-36. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-29-36

Fedorov A.V., Zorin D.A., Ardasheva O.A. Genetic, biological and economic evaluation of sweet potato accessions in the collection of the Plant Introduction and Acclimatization Department, Udmurt FRC, UB RAS. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):29-36. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-29-36

ORCID

Fedorov A.V. <https://orcid.org/0000-0003-2759-2037>
Zorin D.A. <https://orcid.org/0000-0001-9489-708X>
Ardasheva O.A. <https://orcid.org/0000-0001-6828-4802>

tas Lam. in the Middle Urals (Introduktsiya *Ipomoea batatas* Lam. v Srednem Preduralye). *Sovremennye nauchnye issledovaniya i razrabotki = Modern Research and Development*. 2017;8(16):207-209. [in Russian] (Зорин Д.А., Федоров А.В. Интродукция *Ipomoea batatas* Lam. в Среднем Предуралье. *Современные научные исследования и разработки*. 2017;8(16):207-209).

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/10.30901/2227-8834-2020-4-29-36>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Биологически активные вещества надземной части гемиэфемероидных луков (*Allium* L.)

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-37-43



УДК 582.573.16:581.19(571.1)

Поступление/Received: 10.02.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Т. И. ФОМИНА*, Т. А. КУКУШКИНА

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090 Россия, г. Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
*✉ fomina-ti@yandex.ru

Bioactive compounds in the aboveground part
of hemiephemeroid onions (*Allium* L.)

T. I. FOMINA*, T. A. KUKUSHKINA

Central Siberian Botanical Garden,
Siberian Branch of the RAS,
101 Zolotodolinskaya St., Novosibirsk 630090, Russia
*✉ fomina-ti@yandex.ru

Актуальность. Представители рода *Allium* L. – ценные пищевые и лекарственные растения, издавна используемые для питания и поддержания здоровья человека. Современными исследованиями доказана их высокая биологическая активность. Ранее нами изучен биохимический состав надземных органов ряда дикорастущих видов лука в фазе потребительской спелости. Показано, что содержание вторичных метаболитов выше у гемиэфемероидов *A. aflatunense* B. Fedtsch., *A. microdictyon* Prokhh. и *A. rosenbachianum* Regel. Цель настоящей работы заключалась в определении содержания групп биологически активных веществ в зеленой массе гемиэфемероидных видов *Allium* в фазе цветения. **Материалы и методы.** Исследовали свежесобранное сырье – листья и цветочные стрелки. Содержание сухих веществ определяли высушиванием 1 г сырья при 100–105°C до постоянной массы. Количество фенольных соединений, пектиновых веществ, общих сахаров и каротиноидов определяли спектрофотометрически на приборах СФ-56 (Россия) и СФ Agilent 8453 (США), аскорбиновой кислоты – титриметрическим методом. За результат принимали среднее значение из трех параллельных определений по каждому показателю, рассчитанному (кроме аскорбиновой кислоты) на абсолютно сухую массу сырья. **Результаты и выводы.** Установлено, что зеленая масса исследованных видов *Allium* содержит: 8,2–16,2% сухих веществ; 4,5–12,0% фенольных соединений (катехинов, flavonolov, танинов); 6,9–32,4% общих сахаров; 9,5–12,6% пектиновых веществ (пектинов и протопектинов); 20,8–102,5 мг% каротиноидов, а также 38,0–197,7 мг% аскорбиновой кислоты (на сырью массу). Значительный диапазон вариации количества вторичных метаболитов обусловлен видовыми особенностями и влиянием погодных условий вегетационного периода. При этом у *A. microdictyon* выше содержание сухих веществ, flavonolov и танинов, у *A. aflatunense* и *A. rosenbachianum* – аскорбиновой кислоты и сахаров. Полученные данные указывают на перспективы дикорастущих видов *Allium* как источника различных биологически активных соединений.

Ключевые слова: луки, зеленая масса, цветение, фенольные соединения, сахара, витамины, пектиновые вещества.

Background. Representatives of the genus *Allium* L. are valuable food and medicinal plants that have long been used for nutrition and human health. Modern research has proved their high biological activity. Earlier, we investigated the aboveground organs of a number of wild onion species in the consumer ripeness phase. Higher content of secondary metabolites has been observed in the hemiephemeroid species *A. aflatunense* B. Fedtsch., *A. microdictyon* Prokhh., and *A. rosenbachianum* Regel. The aim of this work was to determine the content of bioactive compounds in the green biomass of *Allium* species during flowering. **Materials and methods.** We studied the freshly harvested raw materials – leaves and flower scapes. Dry matter content was measured by drying 1 g of raw material at 100–105°C to constant weight. The amounts of phenolic compounds, pectic substances, total sugars and carotenoids were assessed spectrophotometrically using the SF-56 (Russia) and SF Agilent 8453 (USA) instruments, and ascorbic acid was measured by the titrimetric method. The result was taken as an average of three measurements for each indicator calculated on absolute dry weight of raw material (except ascorbic acid). **Results and conclusions.** The green biomass of *Allium* species was found to contain 8,2–16,2% of dry matter; 4,5–12,0% of phenolics (catechins, flavonols and tannins); 6,9–32,4% of total sugars; 9,5–12,6% of pectic compounds (pectins and protopectins); 20,8–102,5 mg% of carotenoids, and 38,0–197,7 mg% of ascorbic acid (wet weight). A significant range of variation in the content of secondary metabolites was due to the species' characteristics and weather conditions of the growing season. *A. microdictyon* had a higher content of dry matter, flavonols and tannins, whereas *A. aflatunense* and *A. rosenbachianum* were rich in ascorbic acid and sugars. The findings testify to the prospects of using *Allium* spp. as a source of bioactive compounds.

Key words: onions, green biomass, flowering, phenolics, sugars, vitamins, pectic compounds.

Введение

Представители рода *Allium* L. – Луки являются ценными ресурсными растениями, издавна используемыми для питания и поддержания здоровья человека. Пищевые достоинства луков обеспечиваются высоким содержанием аскорбиновой кислоты, каротина, сахаров, протеинов, калия (Perezhogina et al., 2005; Ludilov, Ivanova, 2009). Лечебные и профилактические свойства луков обусловлены в первую очередь присутствием во всех органах группы серосодержащих органических соединений, обладающих широким спектром биологического действия (Golubkina et al., 2010). Современными исследованиями доказано, что тиосульфаты совместно с сапонинами и фенольными веществами проявляют выраженную антимикробную, антиоксидантную, гиполипидемическую и противодиабетическую активность (Lanzotti, 2005; Rose et al., 2005; Benkeblia, 2007; Moriarty et al., 2007). Выявлена способность луков к аккумуляции различных микроэлементов, прежде всего железа и селена (Golubev et al., 2003a; Shirshova et al., 2011). Поэтому виды *Allium* активно изучаются в природных популяциях и в культуре как потенциальные источники биологически активных соединений, макро- и микроэлементов (Tukhvatullina, Abramova, 2012; Ivanova et al., 2019).

Нами (Fomina, Kukushkina, 2019) исследован биохимический состав надземной части 11 дикорастущих видов лука. Установлено высокое содержание в фазе потребительской спелости сухих веществ (до 25,1%), флавонолов (до 3,4%), танинов (до 14,6%), пектиновых веществ (до 25,8%), сахаров (до 34,8%), аскорбиновой кислоты (до 222,5 мг%) и каротиноидов (до 131,9 мг%). При этом сравнительно богатыми по содержанию основных групп веществ, за исключением пектинов и протопектинов, оказались гемиэфемероиды *A. aflatunense* B. Fedtsch., *A. microdictyon* Prokh. и *A. rosenbachianum* Regel, а по содержанию аскорбиновой кислоты они превзошли все длительно вегетирующие виды. Литературные данные по количественному содержанию и сезонной динамике метаболитов в различных органах этих луков весьма скучны. У *A. aflatunense* (лук афлатунский) в луковицах обнаружено около 40 мг% витамина С и 20% общих сахаров (Seredin et al., 2016). В зеленой массе *A. microdictyon* (лук мелкосетчатый, черемша) максимальное количество аскорбиновой кислоты (до 185 мг%) отмечено в начале вегетации, тогда как содержание сухих веществ, сахаров и каротина выше в фазе цветения (Cheremushkina et al., 1992). Показано, что листья *A. rosenbachianum* (лук Розенбаха) содержат 4 мг% каротина и много витамина С (до 670 мг% на сухую массу) (Ishankulova, Halilova, 2017).

Цель настоящей работы – определение содержания групп биологически активных веществ в зеленой массе гемиэфемероидных видов *Allium* в фазе массового цветения.

Материалы и методы

Исследование выполнено в коллекции декоративных видов природной флоры Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск). Объектами послужили три вида рода *Allium* L.: *A. aflatunense* B. Fedtsch., *A. microdictyon* Prokh. и *A. rosenbachianum* Regel. Среди них *A. aflatunense* и *A. rosenbachianum* – центральноазиатские горные эндемики, *A. microdictyon* –

– североазиатский boreально-монтанный вид, широко распространен на территории Сибири. По характеру сезонного развития эти луки принадлежат к гемиэфемероидному феноритмотипу с ранним отрастанием (третья декада апреля), поздневесенне-раннелетним цветением (с конца мая до третьей декады июня) и коротким периодом вегетации (до середины июля – августа). В условиях ботанического сада луки выращиваются на открытом участке с естественным увлажнением, при посадке вносится торфо-минеральная смесь, в течение сезона проводятся регулярные прополки и рыхление почвы в междурядьях.

Для фитохимического исследования использовали свежесобранное сырье. В фазе массового цветения срезали надземную часть 5–10 растений каждого вида, соцветия отделяли, анализу подвергали зеленую массу – листья и цветочные стрелки. В 2017 г. сбор сырья проводили 1 и 5 июня, в 2018 г. гораздо позже – 18 и 25 июня, что связано с контрастными погодными условиями этих лет в начале вегетационного периода. Май 2017 г. выдался теплым, умеренно влажным (12,6°C при среднемноголетней 10,3°C; осадки в пределах нормы – 33 мм), тогда как в 2018 г. он был холодным и сырым (среднемесячная температура 7,0°C; осадки 82 мм). Условия июня обоих лет существенно не различались, но были теплее и влажнее нормы – среднемесячная температура выше, соответственно, на 2,7 и 2,4°C (среднемноголетняя 16,7°C), осадков больше на 22% (71 мм).

Содержание сухих веществ определяли высушиванием 1 г сырья при 100–105°C до постоянной массы. Количество фенольных соединений, пектиновых веществ, общих сахаров и каротиноидов определяли спектрофотометрически на приборах СФ-56 (Россия) и СФ Agilent 8453 (США). Метод определения катехинов основан на их способности давать малиновое окрашивание с раствором ванилина в концентрированной соляной кислоте ($\lambda = 502$ нм). Концентрацию катехинов в пробе находили, используя пересчетный коэффициент по (±)-катехину Sigma (Kukushkina et al., 2003). Количество флавонолов определяли по методу (Belikov, Shrayer, 1970), основанному на реакции комплексообразования с хлоридом алюминия ($\lambda = 415$ нм). Концентрацию флавонолов находили по графику, построенному по рутину. Содержание танинов (гидролизуемых дубильных веществ) определяли методом, основанным на образовании окрашенного комплекса их с 2-процентным водным раствором аммония молибденовокислого ($\lambda = 420$ нм). Расчет дубильных веществ производили по ГСО танина (Fedoseeva, 2005).

Пектиновые вещества определяли бескарбазольным методом, основанным на получении специфического желто-оранжевого окрашивания уроновых кислот стимолом в сернокислой среде ($\lambda = 480$ нм). Для получения воспроизводимых результатов из сырья удаляли сахара. Количество пектинов и протопектинов находили по калибровочной кривой, построенной по галактуроновой кислоте (Kriventsov, 1989). Количество сахаров определяли методом, основанным на восстановлении феррицианида калия редуцирующими сахарами в щелочной среде до ферроцианида, который в присутствии желатина образует с сернокислым железом устойчивую синюю окраску ($\lambda = 690$ нм). Концентрацию сахаров находили по калибровочному графику, построенному по глюкозе. Определение аскорбиновой кислоты проводили титриметрическим методом, используя реакцию Тильманса. Суммарное количество

каротиноидов вычисляли с учетом плотности ацетоново-этанольной вытяжки при длинах волн, соответствующих максимумам поглощения хлорофиллов *a* (662 нм) и *b* (644 нм), каротиноидов (440,5 нм) (Ermakov, 1987). За результат принимали среднее значение из трех параллельных определений по каждому показателю. Все биохимические показатели, кроме аскорбиновой кислоты, рассчитаны на абсолютно сухую массу сырья.

Результаты и обсуждение

Биохимический состав зеленой массы луков представлен широким спектром вторичных метаболитов. Содержание катехинов, танинов, пектиновых веществ, каротиноидов определено у исследованных видов впервые, у центральноазиатских видов – также содержание общих сахаров. Установлено, что количество сухих веществ варьирует от 8,2% до 16,2% при более высоких значениях у *A. microdictyon*, различаясь на межвидовом уровне в 1,3–2,0 раза (таблица). Пониженная оводненность тканей (83,8–91,8%) служит одним из механизмов адаптации растений к контрастным условиям обитания (Cheremushkina et al., 1992). Известно, что основная доля сухих веществ луков приходится на углеводы (Perezhogina et al., 2005).

Таблица. Содержание биологически активных веществ в зеленой массе видов *Allium* L. в фазе цветения
(Новосибирск, 2017, 2018 г.)

Table. The content of bioactive compounds in the green biomass of *Allium* L. in the flowering phase
(Novosibirsk, 2017, 2018)

Показатель	<i>A. aflatunense</i> F. Fedtsch.	<i>A. microdictyon</i> Prokh.	<i>A. rosenbachianum</i> Regel
Сухие вещества	$\frac{10,5}{10,4}$	$\frac{13,9}{16,2}$	$\frac{11,5}{8,2}$
Катехины	$\frac{77,7 \pm 1,1}{73,1 \pm 1,5}$	$\frac{76,7 \pm 1,8}{101,2 \pm 2,8}$	$\frac{150,6 \pm 2,8}{770,0 \pm 4,1}$
Флавонолы	$\frac{1,53 \pm 0,06}{1,34 \pm 0,05}$	$\frac{1,88 \pm 0,07}{2,22 \pm 0,07}$	$\frac{1,31 \pm 0,03}{0,58 \pm 0,02}$
Танины	$\frac{4,10 \pm 0,12}{3,07 \pm 0,12}$	$\frac{6,42 \pm 0,22}{9,63 \pm 0,31}$	$\frac{4,01 \pm 0,17}{4,87 \pm 0,17}$
Пектини	$\frac{1,65 \pm 0,07}{2,32 \pm 0,08}$	$\frac{2,41 \pm 0,11}{2,41 \pm 0,09}$	$\frac{3,81 \pm 0,09}{3,51 \pm 0,11}$
Протопектины	$\frac{7,88 \pm 0,21}{8,30 \pm 0,21}$	$\frac{8,15 \pm 0,23}{9,08 \pm 0,38}$	$\frac{8,75 \pm 0,33}{6,84 \pm 0,18}$

Примечание. Значения даны в %, катехинов – в мг% на абсолютно сухую массу: над чертой – 2017 г., под чертой – 2018 г.

Note. The values are given in %, and catechins in mg%, absolute dry weight: above the line are the data of 2017, below the line those of 2018

Фенольный комплекс *Allium* включает катехины, флавонолы, танины. Фенольные соединения активно участвуют в метаболизме растений, обеспечивая устойчивость к экзогенным факторам, а их положительное воздействие на организм человека обусловлено антиоксидантными и противовоспалительными

свойствами (Minaeva, 1978). Содержание катехинов у луков незначительное, но сравнительно выше у *A. rosenbachianum*. В то же время он уступает по количеству флавонолов. Их содержание у изученных луков составляет 0,58–2,22% с большими значениями для *A. microdictyon*. Зеленая масса этого вида также богата дубильными веществами – до 9,63%, что превышает их содержание у других луков в 2–3 раза.

Пектиновые вещества входят в состав клеточных стенок, в растущих органах представлены главным образом протопектинаами (нерасторимая форма). Они относятся к группе пищевых волокон, оказывающих пробиотический эффект, и необходимы для здорового питания человека (Ovodov, 2009; Golubkina et al., 2010). Содержание пектиновых веществ в зеленой массе цветущих растений гемиэфемероидных луков значительное – от 9,53% до 12,56%.

Биохимический анализ луков показал, что их зелень богата сахарами, причем стрелки в период бутонизации и цветения содержат больше сахаров, чем листья (Golubev et al., 2003b). На долю общих сахаров приходится до 4% сухих веществ (Cheremushkina et al., 1992). Исследованные виды сильно отличаются по сахаристости (рис. 1): высокая (22,91–32,44%) отмечена у *A. aflatunense*, пониженная – у *A. microdictyon* (6,85–

8,80%), тогда как значения для *A. rosenbachianum* находятся на среднем уровне (18,03–18,73%).

Луки принадлежат к числу ценных витаминоносных растений, особенно по содержанию аскорбиновой кислоты и каротина. Среднее содержание витамина С в их листьях, по литературным данным, составля-

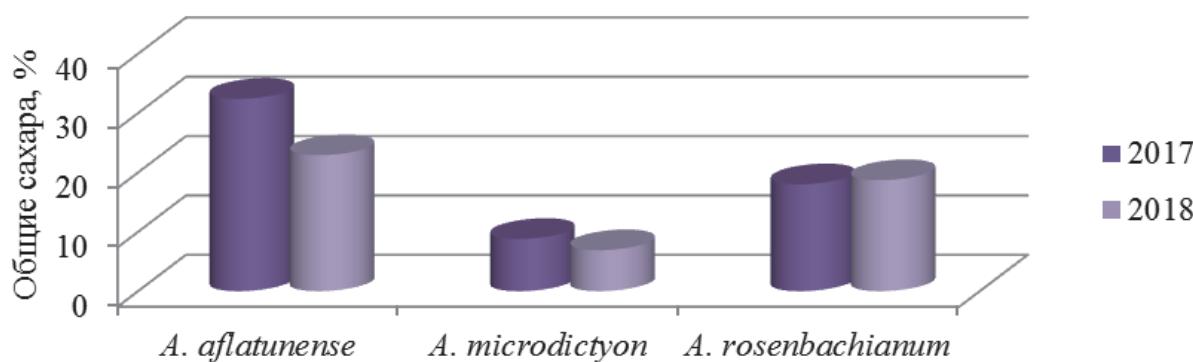


Рис. 1. Содержание общих сахаров в зеленой массе видов *Allium* L. в фазе цветения, % на абсолютно сухую массу (Новосибирск, 2017, 2018 г.)

Fig. 1. The content of total sugars in the green biomass of *Allium* L. in the flowering phase, % calculated on absolute dry weight (Novosibirsk, 2017, 2018)

ет 25–90 мг% (Kazakova, 1978). Исследованные виды значительно отличаются по его накоплению в зеленой массе (рис. 2). Наименьшие значения принадлежат *A. microdictyon* (38,0–78,9%), а наибольшие – *A. rosenbachianum* (123,9–197,7%). У *A. aflatunense* количество витамина С варьирует в диапазоне 112,7–134,4 мг%. Высокая индивидуальная изменчивость показателя отражает существенную зависимость синтеза аскорбиновой кислоты от внешних условий.

вив для *A. rosenbachianum* 63% и для *A. microdictyon* – 48% к показателям 2017 г.

Луки весьма богаты каротиноидами. Эти соединения участвуют в процессах фотосинтеза, обладают мощной антиоксидантной активностью, защищая растения от интенсивного света, а организм человека – от синглетного кислорода, не вызывая при этом гипервитаминоз. Состав каротиноидов у растений видоспецифичен; кроме того, уровень их аккумулирования весь-

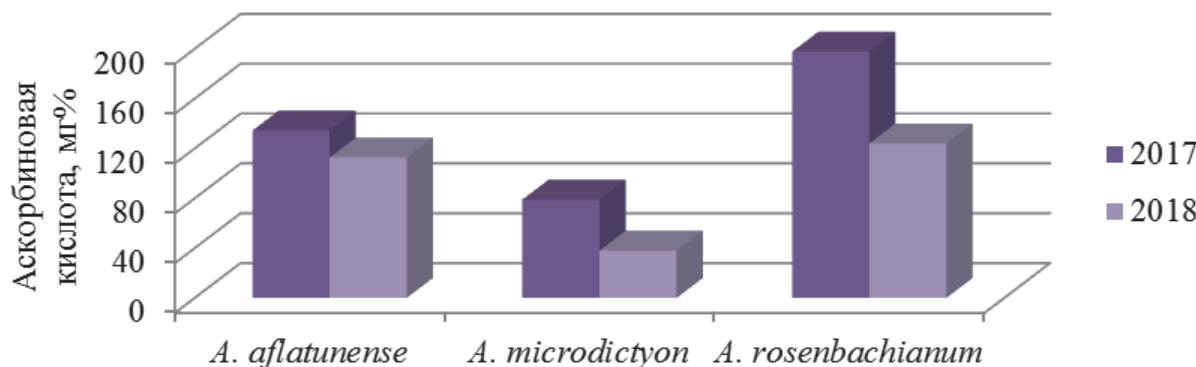


Рис. 2. Содержание аскорбиновой кислоты в листьях и стрелках видов *Allium* L., мг% на сырую массу (Новосибирск, 2017, 2018 г.)

Fig. 2. Ascorbic acid content in leaves and scapes of *Allium* L., mg% calculated on wet weight (Novosibirsk, 2017, 2018)

В литературе имеются указания (Cheremushkina et al., 1992), что в дождливые годы накопление сахаров и витамина С в луках снижается. Действительно, на фоне избыточного увлажнения в 2018 г. его количество у всех видов существенно снизилось, тогда как количество сахаров – лишь у двух видов, а у *A. rosenbachianum* изменилось незначительно. Полученные данные демонстрируют видовую специфику динамики вторичных метаболитов. У *A. aflatunense* контрастные погодные условия в большей степени отразились на содержании сахаров (в 2018 г. меньше на 29%, витамина С – на 16%). Напротив, у других луков весьма значительно колебалось содержание аскорбиновой кислоты, соста-

ма зависит от экзогенных факторов (Golubkina et al., 2010). По нашим данным, суммарное содержание каротиноидов у исследованных луков сильно варьирует на индивидуальном уровне (рис. 3). Очевидно, что погодные условия мая 2017 г. благоприятствовали синтезу этих веществ, в то время как недостаток тепла и переувлажнение в начале сезона 2018 г. оказали негативный эффект. В итоге содержание каротиноидов снизилось в 2–5 раз.

Данные по содержанию биологически активных веществ у видов *Allium* в фазе цветения сравнили с показателями, полученными для фазы потребительской спелости (Fomina, Kukushkina, 2019). Выявлено, что

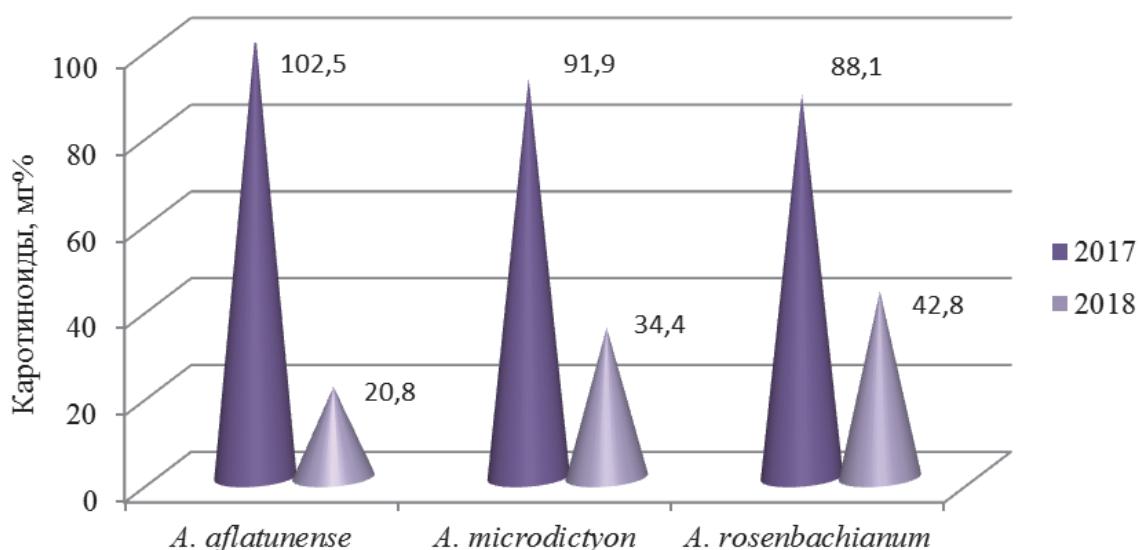


Рис. 3. Суммарное содержание каротиноидов в зеленой массе видов *Allium* L. в фазе цветения, мг% на абсолютно сухую массу (Новосибирск, 2017, 2018 г.)

Fig. 3. The total content of carotenoids in the green biomass of *Allium* L. in the flowering phase, mg% calculated on absolute dry weight (Novosibirsk, 2017, 2018)

количество сухих веществ у луков зависит главным образом от видовых особенностей. Концентрация флавонолов в период цветения снижается у центральноазиатских видов на 32–62%, танинов – на 43–69%. Для *A. microdictyon* эти значения невелики – 12% и 14% соответственно, что может рассматриваться в пользу более сбалансированного метаболизма у местного вида лука. Содержание пектиновых веществ и катехинов в зеленой массе цветущих растений возрастает. Синтез аскорбиновой кислоты, напротив, у всех видов снижается в широком диапазоне значений, но наибольшие отмечены у *A. microdictyon*. Накопление каротиноидов в благоприятных условиях 2017 г. происходило более интенсивно и не зависело от фазы развития луков, тогда как в 2018 г. оно снизилось в период цветения вдвое.

Заключение

Зеленая масса гемиэфемероидных луков в фазе цветения богата фенольными соединениями, общими сахарами, пектиновыми веществами, витаминами. Содержание и диапазон изменчивости накопления вторичных метаболитов обусловлены видовой спецификой, а также влиянием погодных условий вегетационного периода, особенно для аскорбиновой кислоты и каротиноидов. Среди исследованных луков местный вид *A. microdictyon* отличается более высоким содержанием сухих веществ, флавонолов и танинов, но в нем меньше аскорбиновой кислоты и сахаров. У центральноазиатских видов *A. aflatunense* и *A. rosenbachianum*, наоборот, этих метаболитов накапливается больше, а последний вид сравнительно богаче катехинами. Полученные данные свидетельствуют о перспективах культивирования и дальнейшего изучения дикорастущих видов *Allium* как источника различных биоактивных соединений.

Работа выполнена в рамках государственного задания № 0312-2016-0003 по проекту «Выявление путей адаптации растений к контрастным условиям обитания на популяционном и организменном уровнях». При подготовке статьи использовались материалы Биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ «Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте», USU 440534.

The work was implemented within the framework of State Task No. 0312-2016-0003 under the Project "Identifying ways of plant adaptation to contrasting habitat conditions at the population and organism levels". In preparing the article, the materials of the Bioresource Scientific Collection of the Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, USU "Collections of Live Plants in Open and Protected Ground", USU 440534, were used.

References/Литература

- Belikov V.V., Shrayber M.S. Methods of analysis of flavonoid compounds (Metody analiza flavonoidnykh soyedineniy). *Pharmacy*. 1970;(1):66-72. [in Russian] (Беликов В.В., Шрайбер М.С. Методы анализа флавоноидных соединений. *Фармация*. 1970;(1):66-72).
- Benkebla N. Phenolic compounds of *Allium* species. *Bioscience*. 2007;1(3):135-140.
- Cheremushkina V.A., Dneprovsky Yu.M., Grankina V.P., Sudobina V.P. Rhizome onions of North Asia: Biology, ecology, introduction (Kornevishchnye luki Severnoy Azii: Biologiya, ekologiya, introduktsiya). Novosibirsk: Nauka; 1992. [in Russian] (Черемушкина В.А., Днепровский Ю.М., Гранкина В.П., Судобина В.П. Корневищные луки Северной Азии: Биология, экология, интродукция. Новосибирск: Наука; 1992).

- Ermakov A.I. (ed.). Methods of biochemical research on plants (Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy). Leningrad: Agropromizdat; 1987. [in Russian] (Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. Ленинград: Агропромиздат; 1987).
- Fedoseeva L.M. An assay of tannic substances in underground and aboveground vegetative organs of leather bergenia (*Bergenia crassifolia* (L.) Fisch) native of Altai (Izuchenie dubильных веществ подземных и надземных вегетативных органов бадана толстолистного (*Bergenia crassifolia* (L.) Fisch.), произрастающего на Алтае. *Химия растительного сырья*. 2005;(2):45-50. [in Russian] (Федосеева Л.М. Изучение дубильных веществ подземных и надземных вегетативных органов бадана толстолистного (*Bergenia crassifolia* (L.) Fisch.), произрастающего на Алтае. *Химия растительного сырья*. 2005;(2):45-50).
- Fomina T.I., Kukushkina T.A. Content of biologically active substances in the aboveground part of some onion species (*Allium* L.). *Chemistry of Plant Raw Materials*. 2019;(3):177-184. [in Russian] (Фомина Т.И., Кукушкина Т.А. Содержание биологически активных веществ в надземной части некоторых видов лука (*Allium* L.). *Химия растительного сырья*. 2019;(3):177-184). DOI: 10.14258/jcprm.2019034842
- Golubev F.V., Golubkina N.A., Gorbunov Yu.N. Mineral composition of wild onions and their nutritional value. *Applied Biochemistry and Microbiology*. 2003a;39(5):532-535. DOI: 10.1023/A:1025465106772
- Golubev F.V., Gorbunov Yu.N., Safronova L.M. Dynamics of sugar accumulation in some species of the genus *Allium* within the area of Moscow Province (Dinamika nakopleniya sakharov u nekotorykh vidov roda *Allium* v Podmoskov'ye). *Bulletin Main Botanical Garden*. 2003b;(185):184-188. [in Russian] (Голубев Ф.В., Горбунов Ю.Н., Сафонова Л.М. Динамика накопления сахаров у некоторых видов рода *Allium* в Подмосковье. *Бюллетень Главного ботанического сада*. 2003б;(185):184-188).
- Golubkina N.A., Sirota S.M., Pivovarov V.F., Yashin A. Ya., Yashin Ya.I. Bioactive compounds in vegetables (Biologicheski aktivnye soyedineniya ovoshchey). Moscow: VNISSOK; 2010. [in Russian] (Голубкина Н.А., Сирота С.М., Пивоваров В.Ф., Яшин Я.А., Яшин Я.И. Биологически активные соединения овощей. Москва: ВНИИССОК; 2010).
- Ishankulova B.A., Halilova Sh.N. Significance of the *Allium rosenbachianum* (Siyohalaf) and the *Allium giant* [*giganteum*] Regel (Mokhdil) in improving population health. *Avicenna Bulletin*. 2017;19(1):109-112. [in Russian] (Ишанкулова Б.А., Халилова Ш.Н. Значение лука Розенбаха (сиехалаф) и лука гигантского Регеля (мохдил) в укреплении здоровья населения. *Вестник Авиценны*. 2017;19(1):109-112). DOI: 10.25005/2074-0581-2017-19-1-109-112
- Ivanova M.I., Bukharov A.F., Baleev D.N., Bukharova A.R., Kashleva A.I., Seredin T.M. et al. The biochemical composition of *Allium* L. leaves under the environmental conditions of the Moscow region. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2019;33(5):47-50. [in Russian] (Иванова М.И., Бухаров А.Ф., Балеев Д.Н., Бухарова А.Р., Кашлева А.И., Середин Т.М. и др. Биохимический состав листьев видов *Allium* L. в условиях Московской области. *Достижения науки и техники АПК*. 2019;33(5):47-50). DOI: 10.24411/0235-2451-2019-10511
- Kazakova A.A. *Allium*. In: P.M. Zhukovsky, O.N. Korovina (eds). *Flora of cultivated plants. Vol. 10*. Leningrad; 1978. [in Russian] (Казакова А.А. Лук. В кн.: *Культурная флора СССР. Т. 1* / под ред. П.М. Жуковского, О.Н. Коровиной. Ленинград; 1978).
- Kriventsov V.I. Noncarbazole method of quantitative spectrophotometric determination of pectic substances (Beskarbazolny metod kolichestvennogo spektrofotometricheskogo opredeleniya pektinovykh veshchestv). *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*. 1989;(109):128-137. [in Russian] (Кривенцов В.И. Бескарбазольный метод количественного спектрофотометрического определения пектиновых веществ. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 1989;(109):128-137).
- Kukushkina T.A., Zykov A.A., Obukhova L.A. Lady's mantle (*Alchemilla vulgaris* L.) as a source of the medicinal preparations. In: V.G. Makarov (ed.). *Actual problems of creation of new medicinal preparations of natural origin. Proceedings of the 7th International Congress Phytopharm-2003; July 3-5, 2003, St. Petersburg*. St. Petersburg: Phytopharm; 2003. p.64-69. [in Russian] (Кукушкина Т.А., Зыков А.А., Обухова Л.А. Манжетка обыкновенная (*Alchemilla vulgaris* L.) как источник лекарственных средств: Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения. В кн.: *Актуальные проблемы создания новых лекарственных препаратов природного происхождения. Материалы VII Международного съезда Фитофарм-2003, Санкт-Петербург, 03-05 июля 2003 г.* / под ред. В.Г. Макарова. Санкт-Петербург: Фитофарм; 2003. С.64-69).
- Lanzotti V. Bioactive saponins from *Allium* and *Aster* plants. *Phytochemistry Reviews*. 2005;4(2):95-110. DOI: 10.1007/s11101-005-1254-1
- Ludilov V.A., Ivanova M.I. Rare and underutilized vegetable crops (biology, cultivation, seed production): production and practice oriented publication (Redkiye i maloraspredelenyye ovoshchnye kultury (biologiya, vyrashchivaniye, semenovodstvo): proizvodstvenno-prakticheskoye izdaniye). Moscow: Rosinformagrotekh; 2009. [in Russian] (Лудилов В.А., Иванова М.И. Редкие и малораспространенные овощные культуры (биология, выращивание, семеноводство): производственно-практическое издание. Москва: Росинформагротех; 2009).
- Minaeva V.G. Flavonoids in plant ontogenesis and their practical use (Flavonoidy v ontogeneze rasteniy i ikh prakticheskoye ispolzovaniye). Novosibirsk: Nauka; 1978. [in Russian] (Минаева В.Г. Флавоноиды в онтогенезе растений и их практическое использование. Новосибирск: Наука; 1978).
- Moriarty R.M., Naithani R., Surve B. Organosulfur compounds in cancer chemoprevention. *Mini-Reviews in Medical Chemistry*. 2007;7(8):827-838. DOI: 10.2174/138955707781387939
- Ovodov Yu.S. Current views on pectin substances. *Russian Journal of Bioorganic Chemistry*. 2009;35(3):293-310. [in Russian] (Оводов Ю.С. Современные представления о пектиновых веществах. *Биоорганическая химия*. 2009;35(3):293-310). DOI: 10.1134/S1068162009030017
- Perezhogina V.V., Krivchenko V.I., Solovyeva A.E., Shumilina V.V., Pogromsky Yu.V. Studying and keeping alive

1 Правильный видовой эпитет приведен редакцией журнала

- the world collection of onions and garlic: guidelines (Izuchenie i podderzhaniye v zhivom vide mirovoy kolleksii luka i chesnoka: metodicheskiye ukazaniya). St. Petersburg: VIR; 2005. [in Russian] (Пережогина В.В., Кривченко В.И., Соловьева А.Е., Шумилина В.В., Погромский Ю.В. Изучение и поддержание в живом виде мировой коллекции лука и чеснока: методические указания. Санкт-Петербург: ВИР; 2005).
- Rose P., Whiteman M., Moore P.K., Zhu Y.Z. Bioactive S-alk(en)yl cysteine sulfoxide metabolites in the genus *Allium*: the chemistry of potential therapeutic agents. *Natural Product Reports*. 2005;22(3):351-368. DOI: 10.1039/b417639c
- Seredin T.M., Agafonov A.F., Gerasimova L.I. Biodiversity of onion crops: Aflatunskiy onion (*Allium aflatunense* B. Fedtsch.), composition of elements. *Vegetable Crops of Russia*. 2016;(2):72-73. [in Russian] (Середин Т.М., Агафонов А.Ф., Герасимова Л.И. Биоразнообразие луковых культур: лук афлатунский (*Allium aflatunense* B. Fedtsch.), элементный состав. *Овощи*

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

Fomina T.I., Kukushkina T.A. Biologically active substances of the above-ground part of hemi-ephemeroid onions (*Allium* L.). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):37-43. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-37-43

Fomina T.I., Kukushkina T.A. Bioactive compounds in the above-ground part of hemi-ephemeroid onions (*Allium* L.). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):37-43. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-37-43

ORCID

Fomina T.I. <https://orcid.org/0000-0003-4724-2480>
Kukushkina T.A. <https://orcid.org/0000-0002-7235-9667>

Rossii. 2016;(2):72-73). DOI: 10.18619/2072-9146-2016-2-72-73

Shirshova T.I., Beshley I.V., Matistov N.V. Representatives of *Allium* genus as a perspective source of biologically active substances and micronutrients. *Vestnik Instituta biologii Komi NC UrO RAN = Bulletin of the Biology Institute of the Komi Scientific Center, Ural Branch of the RAS*. 2011;10-11:15-21. [in Russian] (Ширшова Т.И., Бешлей И.В., Матистов Н.В. Представители рода *Allium* как перспективный источник биологически активных веществ и микронутриентов. *Вестник Института биологии Коми НЦ УрО РАН*. 2011;10-11:15-21).

Tukhvatullina L.A., Abramova L.M. Leaves biochemical composition in wild species of onion in Republic of Bashkortostan. *Agricultural Biology*. 2012;(3):109-113. [in Russian] (Тухватуллина Л.А., Абрамова Л.М. Биохимический состав листьев у дикорастущих видов лука в Республике Башкортостан. *Сельскохозяйственная биология*. 2012;(3):109-113). DOI: 10.15389/agrobiology.2012.3.109rus

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/10.30901/2227-8834-2020-4-37-43>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Стрессоустойчивость сортов ячменя различного агроэкологического происхождения для условий резко континентального климата

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-44-55



УДК 633.16:631.527:631.526.32(527.1)

Поступление/Received: 20.03.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

О. А. ЮСОВА^{1*}, П. Н. НИКОЛАЕВ¹, Я. Б. БЕНДИНА¹,
И. В. САФОНОВА², Н. И. АНИСЬКОВ²

¹ Омский Аграрный научный центр,
644012 Россия, г. Омск, пр. Королева, 26
✉ ksanajusva@rambler.ru; nikolaevpetr@mail.ru

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский
институт генетических ресурсов растений имени
Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
✉ i.safonova@vir.nw.ru

Stress resistance in barley cultivars
of various agroecological origin under
extreme continental climate conditions

О. А. ЮСОВА^{1*}, П. Н. НИКОЛАЕВ¹, Я. Б. БЕНДИНА¹,
И. В. САФОНОВА², Н. И. АНИСЬКОВ²

¹ Omsk Agrarian Scientific Center,
26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia
✉ ksanajusva@rambler.ru; nikolaevpetr@mail.ru

² N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
✉ i.safonova@vir.nw.ru

Актуальность. Коллекция ячменя Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), являясь основным источником селекционного материала, в условиях резко континентального климата изучена недостаточно. Цель исследований – оценка адаптивности сортов ячменя коллекции ВИР для условий резко континентального климата. **Материал и методы.** Объектами исследований являлись 24 сорта ячменя коллекции ВИР различных центров селекции и регионов допуска РФ. В качестве стандарта использован сорт селекции Омского АНЦ 'Омский 91'. **Результаты и обсуждение.** Согласно генетическим паспортам по аллелям гордеин-кодирующих локусов у сортов ячменя, предоставленным Институтом общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН, более 70% изученных сортов ('Челябинский 99', 'Приазовский 9', 'Задел', 'Сокол', 'Зерноградский 584', 'Задонский 8', 'Хаджибей', 'Беатрис', 'Княжич', 'Зевс' и 'Казак') являлись линейными по гордеин-кодирующем локусам. Рассчитаны гомеостатичность сортов, индекс стабильности и пластичность сорта. Определены меры интенсивности и селекционный дифференциал. **Заключение.** Согласно оценке адаптивности по сумме рангов (рассчитанной по перечисленным выше параметрам адаптивности), наиболее приспособлены для резко континентальных условий мономорфные сорта 'Приазовский 9' и 'Челябинский 99', а также не включенный в Государственный реестр селекционных достижений РФ сорт 'Северянин' (сумма рангов составила от 8 до 29). Адаптивность выделенных сортов подтверждена получением урожайных гибридных популяций выделенного адаптивного сорта 'Челябинский 99' с сортами селекции Омского АНЦ – 'Омский 91' и 'Омский 95'. Полученные линии имели прибавку как по отношению к средней урожайности родительских сортов (+1,20 т/га), так и к урожайности лучшего родительского сорта (+0,76 т/га).

Ключевые слова: яровой ячмень; урожайность; гомеостатичность; пластичность; адаптивность; ранг.

Background. The barley collection at the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), being the main source of source material for breeding, is insufficiently studied under conditions of extreme continental climate. The purpose of the research was to assess the adaptability of barley cultivars held by VIR to extreme continental climate. **Material and methods.** The research targets were 24 barley cultivars representing various breeding centers and tolerance regions of Russia. The cultivar 'Omsky 91' developed at Omsk Agrarian Scientific Center was used as the reference. **Results and discussion.** According to the genetic profiles for alleles of hordein-coding loci, provided by the Vavilov Institute of General Genetics, more than 70% of the studied barley cultivars ('Chelyabinsky 99', 'Priazovsky 9', 'Zadel', 'Sokol', 'Zernogradsky 584', 'Zadonsky 8', 'Khadzhibey', 'Beatrice', 'Knyazhich', 'Zevs', 'Kazak') were linear in their hordein-coding loci. The homeostasis of the cultivars, their stability indices and plasticity levels were calculated. Their intensity measures and selection differentials were determined. **Conclusion.** The adaptability assessment based on the sum of ranks (calculated using the abovementioned adaptability parameters) showed that the monomorphic cultivars 'Priazovsky 9' and 'Chelyabinsky 99' as well as cv. 'Severyanin' (not listed in the State Register for Selection Achievements) were most adapted to extreme continental climate conditions (sums of ranks ranged from 8 to 29). The adaptability of the identified cultivars was confirmed by high-yielding hybrid populations produced from crossing the selected adaptable cv. 'Chelyabinsky 99' with cvs. 'Omsky 91' and 'Omsky 95' released by Omsk Agrarian Scientific Center. The obtained lines demonstrated higher yields than both the mean yield of the parent cultivars (+1.20 t/ha) and the yield of the best parent cultivar (+0.76 t/ha).

Key words: spring barley, yield, homeostasis, plasticity, adaptability, rank.

Введение

Одним из актуальнейших предметов обсуждения современности считается проблема наблюдаемых и предстоящих изменений климата как в общемировом плане (Labudová et al., 2015; Herger et al., 2018), так и применительно к агрономии (Lipka, 2017). Климатические метаморфозы в течение прошлого десятилетия привели к изменениям фитоценозов, что проявилось в отрицательном эффекте производительности зерновых культур (Chayka et al., 2013). В связи с глобальными климатическими изменениями особую актуальность приобретает проблема создания и использования в сельскохозяйственном производстве сортов с повышенными приспособительными качествами (Surin et al., 2015), что является ключевым фактором для стабильного увеличения как урожайности, так и качества сельскохозяйственной продукции.

Яровой ячмень – ключевая зернофуражная и кормовая культура (Polonskiy et al., 2018), которая формирует повышенную урожайность (по сравнению с иными зернофуражными культурами) за счет скороспелости и засухоустойчивости (Rapacz et al., 2012).

С учетом климатических факторов и запросов производства в настоящее время актуальна селекция на повышенную продуктивность и адаптивность к местным природно-климатическим факторам (Potanin et al., 2014), экологическую пластичность (Murugova, 2016), устойчивость к биотическим и абиотическим стрессорам (Robinson et al., 2007; Sarkar et al., 2014). Для создания новых сортов ячменя, обладающих перечисленными факторами, требуется перспективный исходный материал, обладающий повышенными адаптивными качествами. Для обеспечения программ селекции по созданию новых конкурентоспособных сортов широкое применение находят коллекционные образцы (Prikaziuk, 2013; Nevo, 2015). Коллекция ячменя Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) является основным источником селекционного материала и располагает новинками генофонда (Klykov et al., 2014).

Интенсивность процессов изменений климата диктует необходимость исследований сортов различных климатических зон на предмет их адаптивности к иным агроэкологическим условиям.

В связи с этим цель исследования – оценка адаптивности сортов ячменя коллекции ВИР для условий резко континентального климата.

Материалы и методы

Объектом исследований являлись 24 сорта ячменя различных центров селекции из коллекции ВИР: стандартный сорт 'Омский 91' (ФГБНУ «Омский АНЦ»); сорта 'Задел' и 'Ворсинский' (ФГБНУ ФАНЦА); 'Золотник' (ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр ИЦиГ Сибирского отделения РАН»); 'Сокол', 'Зерноградский 584', 'Задонский 8' (ФГБНУ ФРАНЦ); 'Приазовский 9' (ФГБНУ АНЦ «ДОНСКОЙ»); 'Одон', 'Наран' (ФГБНУ Бурятский НИИСХ); 'Хаджибей' (ФГБНУ «Белгородский федеральный АНЦ РАН»); 'Зевс', 'Княжич' (ОАО НПФ «Белселект»); 'Илек' (Восточно-Казахстанский научно-исследовательский институт сельского хозяйства); 'Двина', 'Северянин' (ФГБНУ Архангельский НИИСХ), 'Беатрис', 'Деспина' (SAATEN-UNION GMBH, Германия); 'Челябинский 99' (ФГБНУ «Челябинский НИИСХ»); 'Витязь' (ФГБНУ «Са-

марский НИИСХ им. Н.М. Тулайкова»); 'Волгарь', 'Поволжский 65', 'Казак' (ФГБНУ «Поволжский НИИ селекции и семеноводства им. П.Н. Константина»); 'Безенчукский 3' (ФГБНУ «Самарский НИИСХ»; ФГБНУ «Национальный центр зерна имени П.П. Лукьяненко»; ФГБНУ «Пензенский НИИСХ»).

Генетические паспорта по аллелям гордеин-кодирующих локусов у сортов ячменя, используемых в Российской Федерации, представлены на официальном сайте ФГБНУ «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова» Российской академии наук (Genetic profiles..., 2020) и получены по методике данного института (Laboratory vari-etal..., 2020).

Рассчитаны следующие параметры адаптивности сортов: гомеостатичность (Hom), индекс стабильности (ИС) сортов (Hangildin, Asfondiyarova, 1977), пластичность (Wi) (Wricke, 1962).

Для определения меры интенсивности отбора (*i*) гибридных популяций, независимой от величины изменчивости урожайности, селекционный дифференциал (*S*) выражали в единицах среднего квадратического отклонения признака (σ_p). Селекционный дифференциал (*S*) рассчитывался как разница между средней величиной урожайности в отобранных популяциях и соответствующей его величиной в исходной популяции (Shamanin, Trushchenko, 2006). Среднее квадратическое отклонение признака (σ_p) получили по способу вычисления статистических параметров для несгруппированных данных (Zielke, 2012).

Изменчивость исследуемых признаков определяли по коэффициенту вариации (CV). При $CV < 10\%$ изменчивость признака незначительна; $10\% < CV < 20\%$ – средняя; $CV \geq 20\%$ – значительная. Проведен дисперсионный анализ (Dospekhov, 2011), где DP – число степеней свободы; MS – средний квадрат; SS – сумма квадратов; S^2 – дисперсия. Статистическая обработка полученных данных выполнена в программе StarSoft STATISTICA for Windows 6.0.

Климатические условия в годы проведения исследований характеризовались как контрастные и довольно полно отражали особенности резко континентального климата. По данным Гидрометеорологического центра (ГМОС), достаточным увлажнением отличался период вегетации 2013 г.: сумма осадков превышала среднемноголетние данные в мае, июле и августе в 2-3 раза на фоне недостатка тепла (на $0,3\text{--}1,2^{\circ}\text{C}$ ниже нормы) в течение всего периода вегетации. В 2014 г. наблюдалось неравномерное распределение тепла: жаркая погода мая и июня сменилась холодным июлем с недобором суммы температур на $3,0^{\circ}\text{C}$ и превышением ее в августе на $1,2^{\circ}\text{C}$. В июне наблюдался недобор осадков ($-16,7\%$ к среднемноголетним данным), а в июле и августе – дожди ливневого характера ($132,9\text{--}122,3\%$ к норме). В период вегетации 2015 г. жаркие май и июнь (на $2,8$ и $2,5^{\circ}\text{C}$ выше нормы) сменились недобором суммы температур в июле и августе (на $1,2$ и $2,4^{\circ}\text{C}$ ниже нормы).

Результаты исследований и обсуждение

Для оценки адаптивности сортов ячменя коллекции ВИР в исследованиях принимали участие сорта, относящиеся к различным регионам допуска согласно Государственному реестру селекционных достижений РФ. К зоне резко континентального климата (10 и 7 регионы) относятся сорта 'Омский 91' (стандарт), 'Задел' (к-17981), 'Золотник' (к-17650), 'Ворсинский 2' (к-17914),

'Волгарь' (к-16641), 'Казак' (к-17982) и 'Поволжский 65' (к-17115). Также в исследование включены сорта, адаптивные как к зоне резко континентального климата, так и к другим зонам: 'Челябинский 99' (к-30777; 9, 10 регионы) – зона типичного горного климата; 'Приазовский 9' (к-17400; 3, 5, 6, 7, 10, 12 регионы) – умеренно континентальный, а также переходная зона от резко континентального к муссонному типу; 'Зерноградский 584' (к-17389; 6, 8, 9 регионы) соответствует зонам как умеренно континентального климата, так и типично горного; 'Зевс' (к-17648; 2, 3, 4, 5, 10 регионы) переходный от морского до умеренно континентального. Условиям континентального климата соответствуют сорта 'Наран' (к-17697) и 'Одон' (к-17923; 11 зона), умеренно континентального – 'Сокол' (к-17632), 'Задон-

и к локусу. Идентификация сортов ячменя осуществляется по спирторастворимым запасным белкам эндосперма – проламинам (гордеинам), которые контролируются семью сцепленно наследуемыми локусами – Hrd A, Hrd B, Hrd F (полиморфными), Hrd C, Hrd D, Hrd E и Hrd G (отсутствие отдельных компонентов).

В настоящее время определены генетические формулы гордеинов большинства сортов ячменя, допущенных к использованию на территории России и перспективных для включения в реестр. В таблице 1 приведены генетические формулы сортов ячменя, представленные на официальном сайте ФГБУН «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова» Российской академии наук (Genetic profiles..., 2020) и прошедшие сортоиспытание в Омском АИЦ.

Таблица 1. Генетические формулы гордеина и биотипы гетерозиготных сортов ячменя
(из: Genetic profiles..., 2020)

Table 1. Genetic formulas of hordein, and biotypes of heterozygous barley cultivars (from: Genetic profiles..., 2020)

Сорт / Cultivar	Генетические формулы гордеина / Genetic formulas of hordein			Биотипы гетерозиготных сортов / Biotypes of heterozygous cultivars		
	A	B	F	Hrd A2 B1 F2	Hrd A12 B1 F3	Hrd A12B1F3
Омский 91 / Omsky 91, st.	2+12	1+8	2+3	Hrd A2 B1 F2	Hrd A12 B1 F3	Hrd A12B1F3
Челябинский 99 / Chelyabinsky 99	2	8	2	–	–	–
Приазовский 9 / Priazovsky 9	14	8	2	–	–	–
Задел / Zadel	28	84	2	–	–	–
Сокол / Sokol	2	1	3	–	–	–
Зерноградский 584 / Zernogradsky 584	23	29	3	–	–	–
Задонский 8 / Zadonsky 8	2	17	3	–	–	–
Наран / Naran	2+23	19	1	Hrd A2 B19 F1	Hrd A23B19F1	–
Хаджибей / Khadzhibey	2	21	1	–	–	–
Беатрис / Beatrice	23	8	2	–	–	–
Волгарь / Volgar	24+28	8	2	Hrd A24 B8 F2	Hrd A28 B8 F2	–
Княжич / Knyazhich	2	17	3	–	–	–
Золотник / Zolotnik	2	1+8	2+3	Hrd A2 B8 F2	Hrd A2 B1 F3	–
Зевс / Zevs	2	17	3	–	–	–
Казак / Kazak	28	8	2	–	–	–

ский 8' (к-17257), 'Хаджибей' (к-17649), 'Княжич' (к-17112), 'Беатрис' (к-31175; 3, 5, 6 зоны). Исследуемые сорта 'Илек' (к-17785), 'Безенчукский 3' (к-17777) 'Витязь' (к-11924), 'Северянин' (к-17779), 'Деспина' (к-17937) и 'Илек' не включены в Государственный реестр селекционных достижений РФ.

Одним из методов идентификации сортов является анализ запасных белков при электрофоретических исследованиях (Zhou, Steffenson, 2013; Zobova et al., 2014). Данный метод широко применим в агрозоологической оценке коллекционного материала ячменя (Zobova et al., 2018). Основная масса видов растений характеризуется полиморфизмом как по отношению к заряду, так

Более 70% изучаемых сортов ('Челябинский 99', 'Приазовский 9', 'Задел', 'Сокол', 'Зерноградский 584', 'Задонский 8', 'Хаджибей', 'Беатрис', 'Княжич', 'Зевс' и 'Казак') являются линейными по гордеин-кодирующем локусам или мономорфными по гордеинам сортами. Такие сорта имеют только один тип электрофорограмм. Остальные сорта ('Омский 91', 'Наран', 'Волгарь' и 'Золотник') являются гетерогенными по гордеин-кодирующем локусам, то есть характеризуются двумя и более электрофоретическими спектрами гордеинов, отличающимися по вариантам блоков компонентов, контролируемым, соответственно, одним или более локусами (рис. 1, 2).

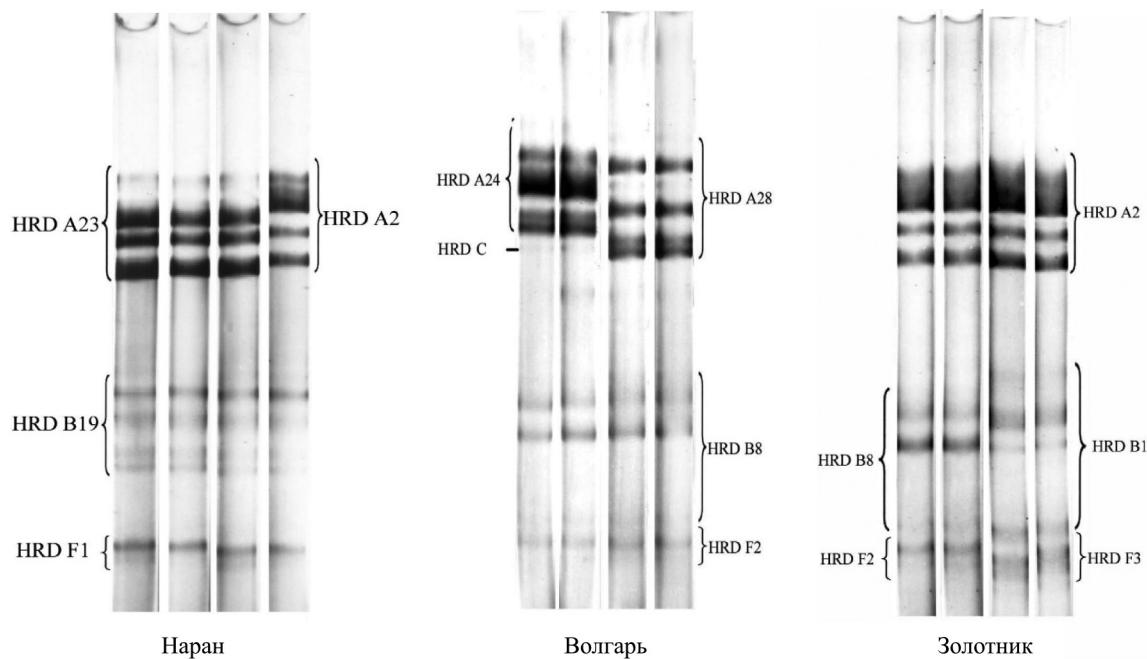


Рис. 1. Электрофоретические спектры гордеинов гетерогенных биотипов сортов Наран, Волгарь и Золотник
(спектры представлены на официальном сайте ФГБУН «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова»
Российской академии наук)

Fig. 1. Electrophoretic spectra of hordeins in the heterogenic biotypes of cvs. Naran, Volgar and Zolotnik
(the spectra are presented on the official website of the Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences)

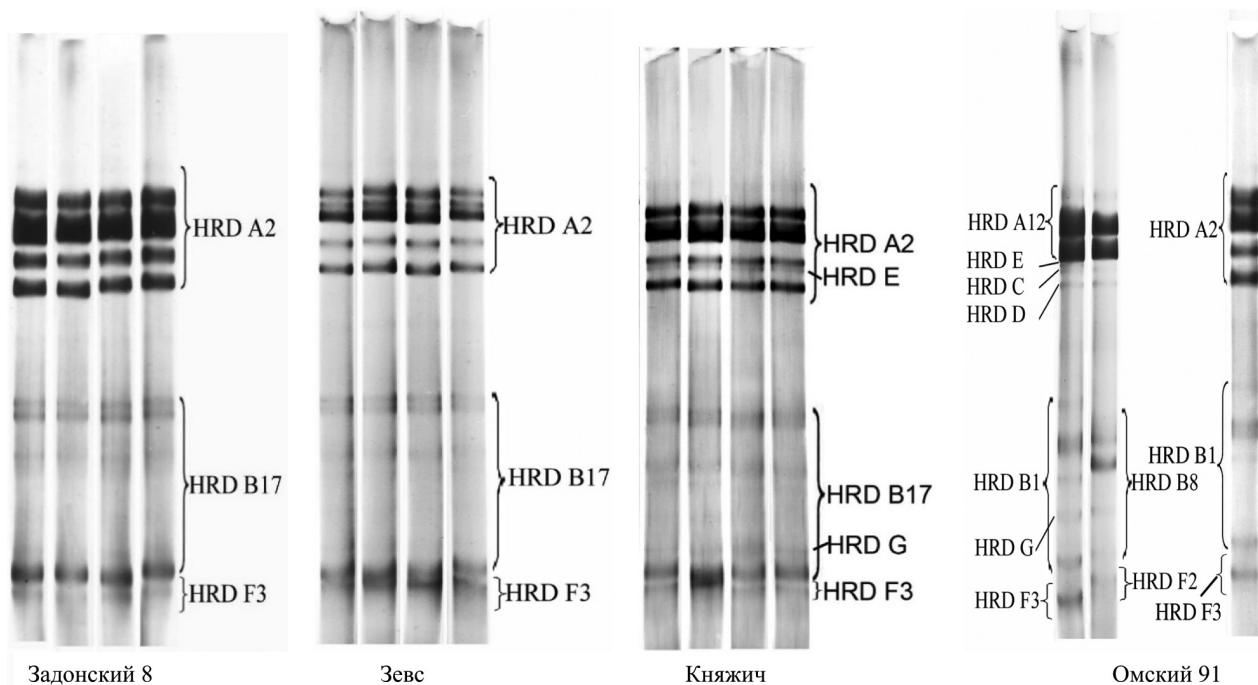


Рис. 2. Электрофоретические спектры гордеинов сортов Омский 91, Задонский 8, Зевс и Княжич
(спектры представлены на официальном сайте ФГБУН «Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова»
Российской академии наук)

Fig. 2. Electrophoretic spectra of hordeins for cvs. Omsky 91, Zadonsky 8, Zevs and Knyazhich
(the spectra are presented on the official website of the Vavilov Institute of General Genetics, Russian Academy of Sciences)

Гетерогенность каждого определенного сорта может быть определена гетерозиготностью родоначального растения, от количества локусов которого в конечном итоге зависит число биотипов сорта. Так, стандартный сорт 'Омский 91' характеризуется сложной структурой популяции по гордеин-кодирующим локусам, которая включает шесть биотипов, различающихся в свою очередь по блокам компонентов, контролируемым аллелями локусов – Hrd A (HRD A2 и HRD A12), Hrd B (Hrd B1 и Hrd B8) и Hrd F (Hrd F2 и Hrd F3) (см. рис. 2). Общая формула гордеинов сорта 'Омский 91': Hrd A2+21 B1+8 F2+3. Также в нашем опыте обнаружены три биотипа данного сорта: Hrd A12B1F3, Hrd A12B8F2 и Hrd A2B1F2.

Характерной особенностью сорта 'Наран' является наличие в его электрофорограмме двух биотипов, которые отличаются по блокам компонентов, контролируемым аллелями только локуса Hrd A: 1 – Hrd A23 B19 F1, 2 – Hrd A2 B19 F1. По всей видимости, родоначальное растение сорта 'Наран' характеризовалось гетерозиготностью по локусу Hrd A и было гомозиготным по локусу Hrd B. Процесс расщепления гетерозигот в последующих поколениях способствовал возникновению двух биотипов, различающихся только по аллелям локуса Hrd A. Сорт Поволжского НИИ селекции и семеноводства 'Волгарь' состоит из двух различающихся по блокам компонентов, контролируемым аллелями локусов Hrd A (Hrd A24 и Hrd A28). Сорт 'Золотник', в отличие от вышеуказанных гетерозиготных сортов, представлен двумя биотипами, отличающимися по блокам компонентов, контролируемым аллелями локусов Hrd B и Hrd F.

В ходе исследований выявлена идентичность исследуемых сортов. Так, один из биотипов сорта 'Волгарь' имеет схожую электрофорограмму с сортом 'Казак' (Hrd A28 B8 F2), а такие сорта как 'Задонский 8', 'Зевс' и 'Княжич' вовсе не отличались между собой по электрофоретическим спектрам гордеинов (Hrd A2 B17 F3) (см. рис. 2). В большинстве случаев это результат родственных связей и общей родословной сортов. Например, сорта 'Волгарь' и 'Казак' – это сложные гибриды, в родословных которых отмечены одни и те же сорта: 'Донецкий 8', 'БИОС 1', 'Нарым 6' и др.

Урожайность является основополагающим агрономическим показателем, определяющим результативность любых исследований (Hill, Li, 2016; Popolzukhin et al., 2018; Povilaitis et al., 2018; Nikolaev et al., 2020). Это интегральный признак, выражение которого зависит от многочисленных составляющих: абио- и биотических показателей, условий интенсификации земледелия, сортовых особенностей возделываемой культуры. В современных агроэкологических условиях, вследствие недостаточной стрессоустойчивости растений, потенциальная урожайность сельскохозяйственных культур реализуется крайне слабо – от 25 до 40% (Feng et al., 2014; Rybas, 2016). Улучшить данный фактор возможно путем более эффективного использования ресурсов сстанавливающей роли сорта, которая оказывает непосредственное влияние на потенциальную продуктивность, но в настоящий момент слабо изучена (Keshavarzi et al., 2013; Varga et al., 2015).

Согласно результатам проведенных исследований, в условиях резко континентального климата средняя урожайность сортов составила 2,9 т/га при максимуме в 2013 г. (3,1 т/га), таблица 2.

Таблица 2. Урожайность сортов ячменя коллекционного питомника, т/га
(ФГБНУ «Омский АНЦ», южная лесостепь Западной Сибири)

Table 2. Yields of barley cultivars grown at the collection nursery, t/ha
(Omsk Agrarian Scientific Center, southern forest-steppe of Western Siberia)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Cорт / Cultivar	2013	2014	2015	\bar{o}	Отношение к ст. / Correlation with ref., %
Стандарт/Reference	Омский 91 / Omsky 91	3,0	2,9	3,5	3,1	100,0
17981	Задел / Zadel	3,7*	3,4*	5,7*	4,3*	139,0
17632	Сокол / Sokol	3,0	1,7	1,8	2,2	71,0
17785	Илек / Ilek	4,3*	0,8	1,4	2,2	77,0
17923	Одон / Odon	3,2	1,9	3,6	2,9	93,0
17777	Безенчукский 3/ Bezenchuksky 3	2,7	2,4	3,3	2,8	90,0
17389	Зерноградский 584 / Zernogradsky 584	2,5	1,4	2,0	2,0	65,0
17914	Ворсинский 2 / Vorsinsky 2	3,4*	3,8*	3,5	3,6*	116,0
17257	Задонский 8 / Zadonsky 8	1,8	2,2	3,0	2,3	74,0
17697	Наран / Naran	3,6*	2,1	3,5	3,1	100,0
17649	Хаджибей / Khadzhibey	1,8	1,8	2,0	1,9	61,0
17400	Приазовский 9 / Priazovsky 9	3,2	3,0	3,1	3,1	100,0
17781	Двина / Dvina	4,2*	2,4	2,4	3,0	97,0
31175	Беатрис / Beatrice	3,0	1,6	2,4	2,3	74,0

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Cорт / Cultivar	2013	2014	2015	\bar{x}	Отношение к ст. / Correlation with ref., %
30777	Челябинский 99 / Chelyabinsky 99	2,9	3,0	2,9	2,9	93,0
11924	Витязь / Vityaz	2,8	2,3	2,2	2,4	77,0
16641	Волгарь / Volgar	3,6*	2,6	3,0	3,1	100,0
17115	Поволжский 65 / Povolzhsky 65	4,0*	3,3*	2,7	3,3	106,0
17112	Княжич / Knyazhich	4,0*	2,8	1,9	2,9	93,0
17650	Золотник / Zolotnik	1,5	3,2*	3,4	2,7	87,0
17648	Зевс / Zevs	4,5*	3,3*	3,6	3,8	122,0
17779	Северянин / Severyanin	3,0	2,6	3,1	2,9	93,0
17982	Казак / Kazak	2,9	1,8	3,2	2,6	84,0
17937	Деспина/Despina	2,7	2,6	3,8	3,0	97,0
Среднее по питомнику / Mean for the nursery		3,1	2,5	3,0	2,9	-
HCP ₀₅		0,3	0,2	0,3	-	-

* – различия достоверны при уровне значимости $p \leq 0,05$

* – differences are statistically significant at p -value $\leq 0,05$

Сорта 'Задел', 'Зевс' и 'Ворсинский 2' имели достоверную прибавку к стандартному сорту 'Омский 91' (+0,7...+1,2 т/га, что соответствует прибавке от 16,0 до 39,0%). Сорта 'Поволжский 65', 'Наран', 'Волгарь' и 'Приазовский 9' характеризовались урожайностью на уровне стандарта (3,1...3,3 т/га).

Достоверная оценка адаптивного потенциала исследуемых сортов требует проведения их экологического испытания при различных статистических методах оценки (Saad et al., 2013). Первый этап исследований включает дисперсионный анализ с целью установления существенности вклада генотипа сорта и климатических условий периода испытания на формирование урожайности.

Взаимные действия среды и генотипа имеют разный характер, разные сложность и степень проявления. Считается, что оценка взаимодействия «генотип \times среда» определенным образом характеризует стабильность и пластичность исследуемых генотипов; также оно может служить для оценки характерного типа взаимодействия генов (эпистаза) (Bnejdi, El Gazzah, 2010), патогеностойчивости (Cherif et al., 2010) независимо от вида исследуемой культуры (Abo-Hegazy et al., 2013). Согласно данным проведенных нами исследований, в коллекционном питомнике, представленном сортами различных агроклиматических зон, выявлена достоверно ($F_{\text{факт}} > F_{05}$) высокая доля влияния среды на урожайность (Фактор А = 83,0%), таблица 3.

Таблица 3. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа коллекционных образцов ячменя, рассчитанного по урожайности за 2013–2015 гг. (ФГБНУ «Омский АНЦ», южная лесостепь Западной Сибири)

Table 3. Results of a two-way analysis of variance for barley accessions, calculated on the basis of their yield in 2013–2015 (Omsk Agrarian Scientific Center, southern forest-steppe of Western Siberia)

Источник варьирования / Source of variation	DP	SS	MS	S ²	Доли / Fractions	F _{факт}	F ₀₅
Общее / Total	143,0	96,9	37,0	39,1	-	-	-
Повторности / Replications	2,0	0,9	37,0	39,4	-	-	-
Фактор А (среда) / Factor A (environment)	1,0	16,8	16,8	0,2	83,0	63460,9	3,9
Фактор Б (сорт) / Factor B (cultivar)	23,0	45,4	2,0	0,7	9,7	7455,2	1,6
Взаимодействие А \times Б / A \times B interaction	23,0	33,8	1,5	0,5	7,3	5547,8	1,6
Остаточное / Residual	94,0	0,0	0,0	0,0	0,0		

Примечание: DP – число степеней свободы; MS – средний квадрат; SS – сумма квадратов; S² – дисперсия; F – критерий Фишера

Note: DP is the number of degrees of freedom; MS is the mean square; SS is the sum of squares; S² is the dispersion; F is the Fisher criterion

Доли генотипа сорта и взаимодействия «генотип \times среда» незначительны (9,7 и 7,3% соответственно). Данный факт свидетельствует о том, что приспособительный характер данного селекционного материала крайне низок; соответственно, исследуемые сорта характеризуются низкой потенциальной урожайностью для резко континентальных условий. Однако, согласно литературным данным, подобная динамика (снижение доли генотипа на фоне возрастания доли, обусловленной экологическими факторами) наблюдается у сортов с высоким потенциалом урожайности (Goncharenko, 2015). Соответственно, можно предположить, что либо низкая урожайность данных сортов наблюдается лишь в исследуемых резко континентальных условиях, либо требуется повышение интенсификации возделывания.

Коэффициент вариации (CV) используется как показатель изменчивости исследуемого признака (Zhou, Steffenson, 2013), а также стабильности генотипов (Ceccarelli, Grando, 1991). Очевидно, что стабильность генотипа будет возрастать при снижении его изменчивости, что в свою очередь может сказаться отрицательно на его приспособительных качествах при возделывании в иных климатических зонах. В наших исследованиях незначи-

тельной изменчивостью урожайности обладали следующие сорта ячменя: 'Приазовский 9', 'Челябинский 99', 'Хаджибей' и 'Северянин' (CV = 3,2...10,4%).

Использование коэффициента вариации по урожайности зерна в качестве меры изменчивости сортов дает удовлетворительные результаты (Tahir, 2014), но при этом не учитывается уровень продуктивности. Ценностями с практической точки зрения являются сорта, сочетающие высокие показатели по урожайности и гомеостатичности (Kurkova et al., 2015). Гомеостатичность сортов (Hom) указывает прежде всего на способность генома сорта поддерживать низкую вариабельность признаков продуктивности, то есть, благодаря проявлению гомеостаза, сорт способен формировать относительно постоянную урожайность в изменяющихся климатических условиях (Hangildin, Asfondiyarova, 1977). Данное обстоятельство особенно актуально для условий резко континентального климата. Мерой гомеостаза служит способность к меньшему снижению урожая при ухудшении условий выращивания. В нашем случае максимально достоверная гомеостатичность зафиксирована у сортов 'Приазовский 9', 'Челябинский 99' и 'Ворсинский 2' (Hom = 0,562...0,968), что существенно превышает стандарт, таблица 4.

Таблица 4. Показатели адаптивной способности образцов ячменя коллекции ВИР, рассчитанной по урожайности за 2013–2015 гг., и их ранжирование
(ФГБНУ «Омский АНЦ», южная лесостепь Западной Сибири)

Table 4. Adaptability parameters in barley accessions from VIR, calculated on the basis of their yield in 2013–2015, and their ranking (Omsk Agrarian Scientific Center, southern forest-steppe of Western Siberia)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Сорт / Cultivar	CV, %		Hom		ИС		Wi		Сумма рангов / Sum of ranks
		X	ранг / rank	X	ранг / rank	X	ранг / rank	X	ранг / rank	
Стандарт/ Reference	Омский 91 / Omsky 91	10,4	5,0	0,30	5,0	7,7	19,0	0,27	8,0	37,0
17981	Задел / Zadel	29,1	6,0	0,15	13,0	25,5	4,0	2,70	20,0	43,0
17632	Сокол / Sokol	32,9	19,0	0,07	19,0	6,7	23,0	0,53	12,0	73,0
17785	Илек / Ilek	85,0	22,0	0,03	20,0	2,6	24,0	5,11	22,0	88,0
17923	Одон / Odon	30,3	17,0	0,10	16,0	9,5	14,0	0,71	14,0	61,0
17777	Безенчукский 3/ Bezenchuksky 3	16,3	9,0	0,17	11,0	17,1	10,0	0,30	10,0	40,0
17389	Зерноградский 584 / Zernogradsky 584	27,6	15,0	0,07	19,0	7,1	21,0	0,09	1,0	56,0
17914	Ворсинский 2 / Vorsinsky 2	16,4	10,0	0,56	3,0	21,9	6,0	0,64	13,0	32,0
17257	Задонский 8 / Zadonsky 8	26,6	13,0	0,09	17,0	8,6	17,0	1,06	16,0	63,0
17697	Наран / Naran	27,1	14,0	0,11	15,0	11,5	13,0	0,48	11,0	53,0
17649	Хаджибей / Khadzhibey	6,4	3,0	0,25	6,0	15,6	11,0	0,29	9,0	29,0

Таблица 4. Окончание
Table 4. The end

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Сорт / Cultivar	CV, %		Hom		ИС		Wi		Сумма рангов / Sum of ranks
		X	ранг / rank	X	ранг / rank	X	ранг / rank	X	ранг / rank	
17400	Приазовский 9/ Priazovsky 9	3,2	1,0	0,97	1,0	96,1	1,0	0,14	3,0	6,0
17781	Двина / Dvina	34,7	20,0	0,09	17,0	8,7	16,0	1,69	17,0	70,0
31175	Беатрис / Beatrice	30,6	18,0	0,07	19,0	7,5	2,0	0,18	4,0	43,0
30777	Челябинский 99/ Chelyabinsky 99	3,4	2,0	0,85	2,0	84,1	2,0	0,26	7,0	13,0
11924	Витязь / Vityaz	13,5	7,0	0,18	10,0	17,8	8,0	0,20	5,0	30,0
16641	Волгарь / Volgar	16,3	9,0	0,19	9,0	19,0	7,0	0,10	2,0	27,0
17115	Поволжский 65/ Povolzhsky 65	19,7	11,0	0,17	12,0	17,6	9,0	0,83	15,0	47,0
17112	Княжич / Knyazhich	36,2	21,0	0,08	18,0	8,0	18,0	1,96	18,0	75,0
17650	Золотник / Zolotnik	13,4	6,0	0,20	8,0	7,0	22,0	2,87	2,0	38,0
17648	Зевс / Zeves	16,1	8,0	0,24	7,0	23,6	5,0	0,18	4,0	24,0
17779	Северянин / Severyanin	9,1	4,0	0,32	4,0	31,8	3,0	0,22	6,0	17,0
17982	Казак / Kazak	27,6	15,0	0,09	17,0	9,4	15,0	2,20	19,0	66,0
17937	Деспина/Despina	22,2	12,0	0,12	14,0	13,5	12,0	0,83	15,0	53,0
$S\bar{x}$		3,69	1,4	0,05	1,4	7,61	2,4	0,04	2,1	4,3

Примечание: CV – коэффициент вариации по Б. А. Доспехову; Hom – гомеостатичность; ИС – индекс стабильности по В. Б. Хангильдину; Wi – пластичность сорта С. Wricke; $S\bar{x}$ – относительная ошибка средней

Note: CV is B.A. Dospekhov's coefficient of variation; Hom is the homeostasis; ИС is V.V. Hangildin's stability index; Wi is Wricke's cultivar plasticity; $S\bar{x}$ is the relative error of the mean

В настоящее время наличие у новых сортов только высокой потенциальной урожайности недостаточно: она должна оптимально сочетаться со стабильностью (Gudzenko et al., 2017; Nikolaev et al., 2019). Данное свойство возможно оценивать одним из многочисленных современных методов, а именно изменчивостью индекса стабильности (ИС) (Hangildin, Asfondiyarova, 1977). Сорта, характеризующиеся повышенным значением данного индекса, являются потенциально адаптивными к исследуемым условиям. Достоверно высокий показатель индекса стабильности в проведенных нами исследованиях отмечен у сортов 'Челябинский 99' и 'Приазовский 9' (ИС = 84,1 и 96,1 соответственно).

Зачастую недооценка важности исследований по экологической пластиности сортов может проявлять-

ся в таком отрицательном с точки зрения селекционной практики явлении, как низкая реализация урожайности в сложных климатических условиях (Migigova, 2016; Sadras, Slafer, 2012). При этом, учитывая высокую сопряженность экологической пластиности сорта с его урожайностью ($r > 0,7$), становится возможным утверждать об отзывчивости данного сорта на изменение условий возделывания (Sapega, 2018). Улучшение экологической устойчивости сортов, что означает повышение их способности к обеспечению высокой и стабильной урожайности независимо от условий произрастания, является основополагающей задачей селекции как в России (Sapega, Tursumbekova, 2015), так и в мировой практике (Mut et al., 2010; Raja et al., 2010). Указанная способность определяется нормой реакции генотипа сорта на факторы внешней среды.

При условии отсутствия генетической реакции сорта на почвенно-климатические условия (узкая экологическая устойчивость), данный сорт характеризуется как устойчивый к действию различных биотических и абиотических стрессоров (Goncharenko, 2015). Оценка сортов по пластичности проводится путем проведения многолетних исследований в контрастных условиях среды (Murguova, 2016).

Показатель эковаленты пластичности по G. Wricke определяется делением суммы квадратов взаимодействия «генотип \times среда» на две эковаленты W_i и указывает, насколько сильно тот или иной сорт реагирует на варьирование условий выращивания (Wricke, 1962). При условии высокой пластичности доля эковаленты W_i , вносимая сортом во взаимодействие «генотип \times среда», уменьшается. В нашем опыте высокой пластичностью обладали сорта 'Зерноградский 584', 'Волгарь', 'Приазовский 9', 'Беатрис', 'Зевс' и 'Витязь' ($W_i = 0,09 \dots 0,20$).

Оценка сортов несколькими методиками расчета адаптивности может показать противоречивые результаты, что приведет к значительному искажению картины исследований. С целью исключения подобного явления, большинство исследователей предлагают использовать метод ранжирования и окончательную оценку подводить по сумме рангов проведенных исследований (Vazhenina et al., 2013), учитывая, что 1-й ранг наиболее высокий. Таким образом, с 2013 по 2015 г. про-

ведено экологическое сортоиспытание сортов ячменя коллекции ВИР, относящихся к различным регионам допуска и климатическим зонам, на предмет адаптивности данных сортов в условиях резко континентального климата. В результате проведенных исследований отмечены сорта 'Приазовский 9', 'Челябинский 99' и 'Северянин', набравшие меньшую сумму рангов и занявшим первые места по большинству методов оценки (от 6,0 до 17,0). Данные сорта рекомендуются для использования в селекционном процессе при создании экологически адаптивных сортов в зонах резко континентального климата.

Один из выделившихся сортов ('Челябинский 99') в 2014 г. включен в схему гибридизации лаборатории зернофуражных культур Омского АНЦ. В качестве материнских форм использованы сорта селекции Омского АНЦ ('Омский 91' и 'Омский 95'). В 2019 г. отобранные гибридные популяции F_4 высеяны в селекционном питомнике второго года (СП-2), таблица 5. Проведенные исследования позволяют утверждать, что при отборе с соблюдением принципа высокой интенсивности наиболее урожайных популяций ($i = 0,35 \dots 3,03$) наблюдается сверхдоминирование признака ($hp > 1$), вследствие чего отмечена прибавка у полученных гибридных популяций как по отношению к средней урожайности родительских сортов (+1,20 т/га), так и к урожайности лучшего родительского сорта (+0,76 т/га).

Таблица 5. Урожайность выделившихся гибридных популяций, селекционный питомник второго года, 2019 г.
(ФГБНУ «Омский АНЦ», южная лесостепь Западной Сибири)

Table 5. Yields of the best hybrid populations identified in the second-year breeding nursery, 2019 (Omsk Agrarian Scientific Center, southern forest-steppe of Western Siberia)

Гибридная популяция / Hybrid population	Урожайность, т/га / Yield, t/ha			<i>i</i>	hp	S
	$\frac{P1+P2}{2}$	лучший родительский сорт / best parent cultivar	популяция / population			
Омский 91 \times Челябинский 99 (940)	4,74	4,69 (δ)	5,68*	1,75	10,00	0,94
Омский 91 \times Челябинский 99 (945)	4,74	4,69 (δ)	5,20	0,86	5,64	0,46
Омский 91 \times Челябинский 99 (946)	4,74	4,69 (δ)	5,04	0,56	4,18	0,30
Омский 95 \times Челябинский 99 (947)	4,74	4,69 (δ)	5,68*	1,75	10,00	0,94
Омский 95 \times Челябинский 99 (949)	4,85	5,01 (φ)	5,04	0,35	1,19	0,19
Омский 95 \times Челябинский 99 (950)	4,85	5,01 (φ)	6,00*	2,14	7,19	1,15
Омский 95 \times Челябинский 99 (953)	4,85	5,01 (φ)	6,48*	3,03	10,19	1,63
Среднее / Mean	4,79	4,83	5,59	1,49	6,91	0,80

Примечание: Р – родительская форма; *i* – интенсивность отбора; hp – степень доминирования; S – селекционный дифференциал; * – различия достоверны при уровне значимости $p \leq 0,05$

Note: P – is the parent form; *i* – is the selection intensity; hp – is the degree of dominance; S is the selection differential; * – differences are statistically significant at p -value ≤ 0.05

Наиболее перспективными популяциями, которые рекомендуются для дальнейших исследований, являются: Омский 91 × Челябинский 99 (940), Омский 91 × Челябинский 99 (947), Омский 95 × Челябинский 99 (950) и Омский 95 × Челябинский 99 (953). Данные популяции характеризуются максимальной по опыту урожайностью (+0,99...+1,47 т/га к лучшему родительскому сорту) при высокой интенсивности отбора ($i = 1,75...3,03$) и селекционном дифференциале ($S = 0,94...1,63$).

Заключение

Оценка адаптивной способности сортов рядом методов показала, что из 24 исследованных сортов коллекции ВИР наиболее приспособлены для условий резко континентального климата мономорфные сорта 'Приазовский 9' (к-17400) и 'Челябинский 99' (к-30777), а также не включенный в Государственный реестр селекционных достижений РФ сорт 'Северянин' (к-17779). Данные сорта по результатам исследований набрали меньшую сумму рангов (от 8 до 29). Адаптивность выделенных сортов подтверждена получением урожайных гибридных популяций выделенного адаптивного сорта 'Челябинский 99' с сортами селекции Омского АНЦ – 'Омский 91' и 'Омский 95'. Полученные линии имели прибавку по отношению как к средней урожайности родительских сортов (+1,20 т/га), так и к урожайности лучшего родительского сорта (+0,76 т/га).

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическим планам:

ФГБНУ «Омский АНЦ» по теме № 0797-2019-0009 «Создание новых сортов зернобобовых культур (горох и соя), зернофуражных (ячмень, овес) и многолетних трав (люцерна, кострец безостый) с улучшенными показателями продуктивности и качества, повышенной устойчивостью к болезням, к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам среды»;

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».

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plans of:

Omsk Agrarian Scientific Center, Theme No 0797-2019-0009 "Development of New Legume Crop (Pea and Soybean), Grain Forage (Barley and Oat) and Perennial Grass (Alfalfa and Awnless Bromegrass) Cultivars with Improved Indicators of Productivity and Quality, Increased Resistance to Diseases, Unfavorable Biotic and Abiotic Environmental Stressors"; and

VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search For and Viability Maintenance, and Disclosing the Potential of Hereditary Variation in the Global Collection of Cereal and Groat Crops at VIR for the Development of an Optimized Genebank and Its Sustainable Utilization in Plant Breeding and Crop Production".

References/Литература

Abo-Hegazy S.R.E., Selim T., Ashrie A.A.M. Genotype × environment interaction and stability analysis for yield and its components in lentil. *Journal of Plant Breeding and Crop*

- Science.* 2013;5(5):85-90. DOI: 10.5897/JPBCS12.066
- Bnejdi F, El Gazzah M. Epistasis and genotype-by-environment interaction of grain yield related traits in durum wheat. *Journal of Plant Breeding and Crop Science.* 2010;2(2):24-29. DOI: 10.5897/JPBCS.9000047
- Ceccarelli S., Grando S. Selection environment and environmental sensitivity in barley. *Euphytica.* 1991;57(2):157-167. DOI: 10.1007/BF00023074
- Chayka V.M., Rubezhniak I.G., Grib O.G. Effect of climatic changes on the productivity of agrocoenoses and semi-natural forest-steppe ecosystems. *Science and Society.* 2013;1:192-201.
- Cherif M., Rezgui S., Devaux P., Harrabi M. Genotype × environment interactions and heritability of quantitative resistance to net blotch in Tunisian barley. *Journal of Plant Breeding and Crop Science.* 2010;2(5):110-116.
- Dospelkhov B.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Alyans; 2011. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Альянс; 2011).
- Feng B., Liu P., Li G., Dong S.T., Wang F.H., Kong L.A. et al. Effect of heat stress on the photosynthetic characteristics in flag leaves at the grain-filling stage of different heat-resistant winter wheat varieties. *Journal of Agronomy and Crop Science.* 2014;200(2):143-155. DOI: 10.1111/jac.12045
- Genetic profiles for alleles of hordein-coding loci in the barley cultivars of *Hordeum vulgare* L. used in the Russian Federation (Geneticheskiye pasporta po allelyam gordeinkodiruyushchikh lokusov u sortov yachmenya *Hordeum vulgare* L., ispolzuyemykh v Rossiyskoy Federatsii). Vavilov Institute of General Genetics. 2011-2020. [in Russian] (Генетические паспорта по аллелям гордеинкодирующих локусов у сортов ячменя *Hordeum vulgare* L., используемых в Российской Федерации). Институт общей генетики имени Н.И. Вавилова. URL: <http://vigg.ru/database/rastenija/genetics-veg/test-lab/hordeum-vulgare/> [дата обращения: 30.07.2020].
- Goncharenko A.A. Problem of ecological stability of grain crop varieties and breeding tasks. *Agrarian Reporter of South-East.* 2015;1-2(12-13):32-35. [in Russian] (Гончаренко А.А. Проблема экологической устойчивости сортов зерновых культур и задачи селекции. *Аграрный Вестник Юго-Востока.* 2015;1-2(12-13):32-35).
- Gudzenko V.M., Demidov O.A., Vasilkivskiy S.P., Kolyadenko S.S. Graphical analysis of adaptability of spring barley breeding lines in the Central Forest-Steppe zone of Ukraine. *Plant Varieties Studying and Protection.* 2017;13(1):20-27. [in Ukrainian] (Гудзенко В.М., Демидов О.А., Васильківський С.П., Коляденко С.С. Графічний аналіз адаптивності селекційних ліній ячменю ярого в Центральному Лісостепу України. *Сортовивчення та охорона прав на сорти рослин.* 2017;13(1):20-27). DOI: 10.21498/2518-1017.1.2017.97233
- Hangildin V.V., Asfondiyarova R.R. Manifestation of homeostasis in pea hybrids (Proyavleniye gomeostaza u gibrividov gorokha posevnogo). *Biologicheskiye nauki = Biological Sciences.* 1977;(1):116-121. [in Russian] (Хангильдин В.В., Асфондиярова Р.Р. Проявление гомеостаза у гибридов гороха посевного. *Биологические науки.* 1977;(1):116-121).
- Herger N., Angélil O., Abramowitz G., Donat M., Stone D., Lehmann K. Calibrating climate model ensembles for assessing extremes in a changing climate. *JGR Atmospheres.* 2018;123(11):5988-6004. DOI: 10.1029/2018JD028549
- Hill C.B., Li C. Genetic architecture of flowering phenology in cereals and opportunities for crop improvement. *Frontiers in Plant Science.* 2016;7:1906. DOI: 10.3389/fpls.2016.01906
- Keshavarzi M., Miri H.R., Haghghi B.J. Effect of water deficit

- stress on grain yield and yield components of wheat cultivars. *Agronomy and Plant Production*. 2013;4(6):1376-1380.
- Klykov A.G., Moiseyenko L.M., Murugova G.A. Evaluation of cultivars adaptation of spring barley productivity in Primorsky Krai. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2014;2:27-29. [in Russian] (Клыков А.Г., Моисеенко Л.М., Муругова Г.А. Оценка адаптивности сортов ярового ячменя по продуктивности в приморском крае. *Достижения науки и техники АПК*. 2014;2:27-29).
- Kurkova I.V., Kuznetsova A.S., Terekhin M.V. Parameters of environmental plasticity of cultivars and varieties of Amur spring barley. *Bulletin of NSAU (Novosibirsk State Agrarian University)*. 2015;3(36):19-24. [in Russian] (Куркова И.В., Кузнецова А.С., Терехин М.В. Параметры экологической пластичности сортов и сортообразцов ярового ячменя Амурской селекции. *Вестник НГАУ*. 2015;3(36):19-24).
- Laboratory varietal control of barley seeds by electrophoretic analysis of grain storage proteins (Laboratory sortovoy kontrol semyan yachmenya metodom elektroforeticheskogo analiza zapasnykh belkov zerna). UAPDF.COM. [in Russian] (Лабораторный сортовой контроль семян ячменя методом электрофоретического анализа запасных белков зерна). UAPDF.COM. URL: http://vigg.ru/fileadmin/user_upload/Podrazdeleniya/Ispytatelnaja_laboratoriya/Metodika_elektroforeza_gordeinov.pdf [дата обращения: 30.07.2020].
- Labudová L., Faško P., Ivanáková G. Changes in climate and changing climate regions in Slovakia. *Moravian Geographical Reports*. 2015;23(3):70-81. DOI: 10.1515/mgr-2015-0019
- Lipka O.N. Methodological approaches to Climate change vulnerability assessment of Protected Areas. *Nature Conservation Research*. 2017;2(3):68-79. DOI: 10.24189/ncr.2017.036
- Murugova G.A. Evaluation of spring barley initial material on ecological plasticity in the conditions of Primorsky Krai. *Agrarny vestnik Primorya = Agrarian Bulletin of Primorye*. 2016;3(3):26-30. [in Russian] (Муругова Г.А. Оценка исходного материала ярового ячменя по экологической пластичности в условиях Приморского края. *Аграрный вестник Приморья*. 2016;3(3):26-30).
- Mut Z., Aydin N., Bayramoglu H.O., Ozcan H. Stability of some quality traits in bread wheat (*Triticum aestivum*) genotypes. *Journal of Environmental Biology*. 2010;31(4):489-495.
- Nevo E. Evolution of wild barley at "Evolution Canyon": adaptation, speciation, pre-agricultural collection, and barley improvement. *Israel Journal of Plant Sciences*. 2015;62(1-2):22-32. DOI: 10.1080/07929978.2014.940783
- Nikolaev P.N., Yusova O.A., Aniskov N.I., Safonova I.V. Agrobiological characteristics of hulless barley cultivars developed at Omsk Agrarian Scientific Center. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(1):38-43. [in Russian] (Николаев П.Н., Юсова О.А., Анисков Н.И., Сафонова И.В. Агробиологическая характеристика многорядных голозерных сортов ячменя селекции Омского АНЦ. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(1):37-43). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-1-38-43
- Polonskiy V.I., Sumina A.V., Shaldaeva T.M. Proteins and carbohydrates content in barley and oats seeds at Siberian breeding. *Advances in Current Natural Sciences*. 2018;1:49-55. [in Russian] (Полонский В.И., Сумина А.В., Шалдаева Т.М. Содержание белков и углеводов в зерне ячменя и овса Сибирской селекции. *Успехи современного естествознания*. 2018;1:49-55).
- Popolzukhin P.V., Nikolaev P.N., Aniskov N.I., Yusova O.A., Safonova I.V. Evaluation of productivity and adaptive properties of spring barley varieties under conditions of the Siberian Irtysh region. *Zemledelie = Crop Farming*. 2018;3:40-43. [in Russian] (Поползухин П.В., Николаев П.Н., Анисков Н.И., Юсова О.А., Сафонова И.В. Оценка продуктивности и адаптивных свойств сортов ярового ячменя в условиях Сибирского Прииртышья. *Земледелие*. 2018;3:40-43). DOI: 10.24411/0044-3913-2018-10309
- Potanin W.G., Aleinikov A.L., Stepochnik P.I. Stepochnik P.I. A new approach to estimation of the ecological plasticity of plant varieties. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2014;18(3):548-552. [in Russian] (Потанин В.Г., Алейников А.Л., Стёпачкин П.И. Новый подход к оценке экологической пластичности сортов растений. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2014;18(3):548-552).
- Povilaitis V., Lazauskas S., Antanaitis Š., Feizienė D., Feiza V., Tilvikienė V. Relationship between spring barley productivity and growing management in Lithuania's lowland. *Acta Agriculturae Scandinavica. Section B – Soil and Plant Science*. 2018;68(1):86-95. DOI: 10.1080/09064710.2017.1367834
- Prikaziuk Y.G. Specific features of wild barley (*Hordeum spontaneum* C. Koch) varieties distribution connection with species origin problem. *Eastern European Scientific Journal*. 2013;5:20-21. DOI: 10.12851/EESJ201310ART05
- Raja S., Bagle B.G., More T.A. Drumstick (*Moringa oleifera* Lamk.) improvement for semiarid and arid ecosystem: Analysis of environmental stability for yield. *Journal of Plant Breeding and Crop Science*. 2013;5(8):164-170. DOI: 10.5897/JPBCS12.029
- Rapacz M., Stepień A., Skorupa K. Internal standards for quantitative RT-PCR studies of gene expression under drought treatment in barley (*Hordeum vulgare* L.): the effects of developmental stage and leaf age. *Acta Physiologiae Plantarum*. 2012;34:1723-1733. DOI: 10.1007/s11738-012-0967-1
- Robinson L.H., Juttner J., Milligan A., Lahnstein J., Eglinton J.K., Evans D.E. The identification of a barley haze active protein that influences beer haze stability: Cloning and characterisation of the barley SE protein as a barley trypsin inhibitor of the chloroform/methanol type. *Journal of Cereal Science*. 2007;45(3):343-352. DOI: 10.1016/j.jcs.2006.08.012
- Rybas I.A. Breeding grain crops to increase adaptability (review). *Agricultural Biology*. 2016;51(5):617-626. [in Russian] (Рыбас И.А. Повышение адаптивности в селекции зерновых культур (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2016;51(5):617-626). DOI: 10.15389/agrobiology.2016.5.617rus
- Saad F.F., El-Mohsen A.A.A., Al-Soudan I.H. Parametric statistical methods for evaluating barley genotypes in multi-environment trials. *World Essays Journal*. 2013;1(4):125-136.
- Sadras V.O., Slafer G.A. Environmental modulation of yield components in cereals: Heritabilities reveal a hierarchy of phenotypic plasticities. *Field Crops Research*. 2012;127:215-224. DOI: 10.1016/j.fcr.2011.11.014
- Sapega V.A. Assessment productivity, ecological plasticity and adaptability of spring barley varieties. *Agrarian Russia*. 2018;1:3-8. [in Russian] (Сапега В.А. Оценка сортов ярового ячменя по урожайности, экологической пластичности и адаптивности. *Аграрная Россия*. 2018;1:3-8).
- Sapega V.A., Tursumbekova G.Sh. Productivity and adaptability

- of the winter rye variety in North Transurals. *Zemledelie = Crop Farming*. 2015;2:45-46. [in Russian] (Сапега В.А., Турсумбекова Г.Ш. Урожайность и адаптивность сортов озимой ржи в Северном Зауралье. *Земледелие*. 2015;2:45-46).
- Sarkar B., Sharma R.C., Verma R.P.S., Sarkar A., Sharma I. Identifying superior feed barley genotypes using GGE biplot for diverse environments in India. *Indian Journal of Genetics and Plant Breeding*. 2014;74(1):26-33. DOI: 10.5958/j.0975-6906.74.1.004
- Shamanin V.P., Trushchenko A.Yu. General breeding and variety studies of field crops (Obshchaya selektsiya i sortovedeniye polevykh kultur). Omsk; 2006. [in Russian] (Шаманин В.П., Трушченко А.Ю. Общая селекция и сортоведение полевых культур. Омск; 2006).
- Surin N.A., Lyakhova N.E., Gerasimov S.A. Comprehensive breeding patterns assessment on adaptability in the Eastern Siberia region in the selection of barley. *Bulletin of Kemerovo State University*. 2015;4(64):98-103. [in Russian] (Сурин Н.А., Ляхова Н.Е., Герасимов С.А. Комплексная оценка селекционного материала в селекции ячменя на адаптивность в Восточносибирском регионе. *Вестник Кемеровского государственного университета*. 2015;4(64):98-103).
- Tahir N.A.R. Comparison of Rapd-Pcr and Sds-Page techniques to evaluate genetic variation among nine barley varieties (*Hordeum* spp.). *Malaysian Applied Biology*. 2014;43(1):107-117.
- Varga B., Vida G., Varga-László E., Bencze S., Veisz O. Effect of simulating drought in various phenophases on the water use efficiency of winter wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2015;201(1):1-9. DOI: 10.1111/jac.12087
- Vazhenina O.E., Kozachenko M.R., Vasko N.I., Naumov A.G. Environmental sustainability of productivity elements of spring barley varieties and efficiency of breeding on the bases of hybridization. *Bulletin of Sumy National Agrarian University*. 2013;11:164-169. [in Russian] (Важенина О.Е., Козаченко М.Р., Васько Н.И., Наумов А.Г. Экологическая стабильность элементов продуктивности сортов ячменя ярового и эффективность селекции на основе их использования в гибридизации. *Вестник Сумского национального аграрного университета*. 2013;11:164-169).
- Wricke G. Über eine Methode zur Erfassung der ökologischen Strenbreite in Feldversuchen. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*. 1962;47(1):92-96. [in German]
- Yusova O.A., Nikolaev P.N., Safonova I.V., Aniskov N.I. Changes in oat grain yield and quality with increased adaptability of cultivars. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(2):42-49. [in Russian] (Юсова О.А., Николаев П.Н., Сафонова И.В., Анишков Н.И. Изменение урожайности и качества зерна овса с повышением адаптивности сортов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(2):42-49). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-2-42-49
- Zhou H., Steffenson B. Genome-wide association mapping reveals genetic architecture of durable spot blotch resistance in US barley breeding germplasm. *Molecular Breeding*. 2013;32:139-154. DOI: 10.1007/s11032-013-9858-4
- Zielke R.A. Applied genetics: Lecture course. Novosibirsk: Novosibirsk State Agrarian University; 2012. [in Russian] (Цильке Р.А. Прикладная генетика: Курс лекций. Новосибирск: Новосибирский государственный аграрный университет; 2012).
- Zobova N.V., Onuphrienok T.V., Chuslin A.A. Polymorphism traits of Siberian barley prolamines. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2014;6:7-10. [in Russian] (Зобова Н.В., Онуфриенок Т.В., Чуслин А.А. Особенности полиморфизма проламинов сортов ячменя, возделываемых в Красноярском крае. *Достижения науки и техники АПК*. 2014; 6:7-10).
- Zobova N.V., Surin N.A., Gerasimov S.A., Chuslin A.A., Onufrienok T.V. Spectra of prolamines in agroecological evaluation of the collection barley. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2018;32(5):45-47. [in Russian] (Зобова Н.В., Сурин Н.А., Герасимов С.А., Чуслин А.А., Онуфриенок Т.В. Спектры проламинов в агроэкологической оценке коллекционного материала ячменя. *Достижения науки и техники АПК*. 2018;32(5):45-47).

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

Юсова О.А., Николаев П.Н., Бендина Я.Б., Сафонова И.В., Анишков Н.И. Стressоустойчивость сортов ячменя различного агроклиматического происхождения для условий резко континентального климата. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(4):44-55. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-44-55

Yusova O.A., Nikolaev P.N., Bendina Ya.B., Safonova I.V., Aniskov N.I. Stress resistance in barley cultivars of various agroecological origin under extreme continental climate conditions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(4):44-55. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-44-55

ORCID

Yusova O.A. <https://orcid.org/0000-0003-3679-8985>
 Nikolaev P.N. <https://orcid.org/0000-0002-5192-2967>
 Safonova I.V. <https://orcid.org/0000-0001-8138-930X>
 Aniskov N.I. <https://orcid.org/0000-0002-7819-8286>

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/10.30901/2227-8834-2020-4-44-55>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Изучение хозяйственно ценных признаков и технологических свойств коллекции *Zea mays* L. ВИР

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-56-64



УДК 633.15:631.52

Поступление/Received: 13.05.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

М. Р. ГОНИКОВА¹, В. И. ХОРЕВА¹, В. Г. ГОЛЬДШТЕЙН²,
Л. П. НОСОВСКАЯ², Л. В. АДИКАЕВА², Э. Б. ХАТЕФОВ^{1*}

¹Федеральный исследовательский центр

Всероссийский институт генетических ресурсов

растений имени Н.И. Вавилова,

190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44

*✉ haed1967@rambler.ru

²Всероссийский научно-исследовательский институт
крахмалопродуктов – филиал ФГБНУ «Федеральный
научный центр пищевых систем им. В.М. Горбатова» РАН,
140051 Россия, Московская обл., Красково,
ул. Некрасова, 11

Study of economically valuable traits and
technological properties in maize from
the *Zea mays* L. collection of VIR

М. Р. ГОНИКОВА¹, В. И. ХОРЕВА¹, В. Г. ГОЛЬДШТЕЙН²,
Л. П. НОСОВСКАЯ², Л. В. АДИКАЕВА², Э. Б. ХАТЕФОВ^{1*}

¹N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,

St. Petersburg 190000, Russia
✉ haed1967@rambler.ru

²All-Russian Research Institute for
Starch Products, branch of the V.M. Gorbatov Federal
Research Center for Food Systems of the RAS,
11 Nekrasova St., Kraskovo,
Moscow Province 140051, Russia

Актуальность. Инновационные технологии глубокой переработки зерна широко применяются при переработке зерна кукурузы с выделением зародыша зерна с последующим получением из него масла, крахмала и производством из него заменителей сахара в виде фруктозного сиропа и спирта, хлебопекарного или кормового белка. Поиск хозяйственно ценных источников крахмала кукурузы, ценных побочных продуктов его переработки и природной модификации крахмала для глубокой переработки актуален. **Материалы и методы.** Исследованы 10 образцов высококрахмалистой кукурузы из коллекции ВИР, выделенных методом ИК-спектрометрии. Определение крахмала проведено по ГОСТ 10845-98, ГОСТ 13586.5-93, ГОСТ 10847-74, ГОСТ ISO 6647-1-2015; переработка зерна на крахмал с определением содержания амилозы и побочных продуктов осуществлялась во ВНИИК – филиале ФГБНУ «ФНЦ пищевых систем им. В.М. Горбатова» в 2018 г. по Л. П. Носовской и др. Определяли значение фактического содержания крахмала и его побочных продуктов при глубокой переработке зерна. Определяли значения фактического содержания в зерне доли сухих веществ (СВ, %), массовой доли крахмала, зольности, а также выход экстракта, мезги, зародыша, глютена, процессовой воды и крахмала. **Результаты.** Определены образцы с высоким выходом крахмала (к-4520; к-9301; к-24730), зародыша (к-4520; к-8785; к-24731), мезги (к-4520, к-8785, к-9991, к-24732), белка (к-8785), с долей амилопектина в крахмале выше 82% (к-24730, к-24733) и 100% (к-5461, к-9991), амилозы выше 30% (к-4520, к-9301). **Заключение.** Практический интерес по фактическому выходу крахмала (% сухих веществ зерна) представляют образцы: к-4520; к-9301; к-24730; к-9991; к-5461; к-4520, а по результатам селекционного испытания образцы: к-24730; к-24732; к-24733 со значением сбора крахмала в пересчете с урожая зерна 4,66 т/га, 4,41 т/га и 4,18 т/га соответственно.

Ключевые слова: кукуруза, крахмал, белок, зародыш, сухие вещества, процессовая вода, мезга, глубокая переработка зерна, урожай зерна, сбор крахмала.

Background. Innovative technologies for deep processing of grain are widely used in maize grain processing with the release of the grain germ for subsequent extraction of oil and starch from it or production of sugar substitutes in the form of fructose syrup and alcohol, bakery or feed protein. A search for economically valuable sources of maize starch, useful byproducts of its processing, and natural modification of starch for deep processing is vital. **Materials and methods.** Ten high-starch maize accessions from the VIR collection, isolated by IR spectrometry, were studied. Starch content was measured according to GOST 10845-98, GOST 13586.5-93, GOST 10847-74 and GOST ISO 6647-1-2015 standards. Processing of grain into starch and assessment of the content of amylose and byproducts were carried out at the All-Russian Scientific Research Institute for Starch Products in 2018 according to L. P. Nosovskaya et al. The actual content of starch and its byproducts during deep grain processing was determined. The values of the actual percentage of dry matter (DM, %) in grain, mass fraction of starch, ash content, as well as the yield of extract, pulp, embryo, gluten, process water and starch were determined. **Results.** Accessions with a high yield of starch (k-4520, k-9301 and k-24730), germ (k-4520, k-8785 and k-24731), pulp (k-4520, k-8785, k-9991 and k-24732) and protein (k-8785) were identified as well as those with a percentage of amylopectin in starch above 82% (k-24730 and k-24733) and 100% (k-5461 and k-9991), and amylose above 30% (k-4520 and k-9301). **Conclusion.** Of practical interest in terms of the actual yield of starch (% DM in grain) are accessions k-4520, k-9301, k-24730, k-9991, k-5461 and k-4520. According to the results of breeding tests, accessions k-24730, k-24732 and k-24733 had the following values of starch harvest calculated for grain yield: 4.66, 4.41 and 4.18 t/ha, respectively.

Key words: maize, starch, protein, germ, dry matter, process water, pulp, deep processing of grain, grain yield, starch yield.

Введение

В Российской Федерации производство зерна занимает одно из ключевых мест в обеспечении ее продовольственной безопасности. За последнее десятилетие в России наблюдается стабильный рост высоких урожаев зерновых культур. Согласно данным Росстата, урожай зерна и зернобобовых культур в 2019 году составил почти 120,7 млн т в весе после доработки (+7,4 млн т к уровню 2018 г.). В том числе урожай кукурузы составил более 13,9 млн т (+2,5 млн т) (Cereal crop yield ..., 2020).

Одним из инновационных направлений развития агропромышленного комплекса является глубокая переработка зерна, базирующаяся на передовых технологиях и технических средствах. Такая технология широко применяется при глубокой переработке зерна кукурузы с выделением зародыша зерна и последующим получением из него масла, крахмала, из которого производят заменители сахара в виде глюкозных и глюкозно-фруктозного сиропов, крахмальной и мальтозной патоки, кристаллической глюкозы, мальтодекстринов, а также модифицированных крахмалов, кукурузного глютена и кормопродуктов. Модифицированные крахмалы получают путем обработки крахмала химическими веществами (щелочи или кислоты) или физическим воздействием (нагревание), и они не являются генетически модифицированным продуктом. Использование достижений биотехнологии предусматривает производство на основе глюкозного сиропа пищевых кислот, аминокислот, полиолов (мальтит, ксилит, сорбит) и биопластиков.

Усилиями генетиков представляется возможным разрабатывать коммерческие сорта кукурузы, способствующие высокому извлечению крахмала из кукурузного зерна и природной модификации крахмала. Коммерческие сорта восковидной кукурузы содержат крахмал, состоящий из 100% амилопектина. Другие коммерческие сорта позволяют при их переработке получать крахмал с массовой долей амилозы до 70%. Эти виды крахмала обладают разными уникальными свойствами: так, крахмал, полученный из восковидной кукурузы, желируется так же, как и традиционный кукурузный крахмал, но образует гели, обладающие высокой вязкостью. По данным Ассоциации переработчиков кукурузы США (Corn Starch..., 2006), крахмал, выработанный из зерна с высокой массовой долей амилозы в крахмале, не превращается в желе даже при кипячении и обладает высокими резистентными свойствами.

Резистентные крахмалы, в отличие от гликемических, не расщепляются в желудочно-кишечном тракте человека, но улучшают его перистальтику и используются кишечными бактериями с получением жирных кислот с короткой цепью, которые могут снижать уровень онкологических молекул, способствующих развитию рака прямой и толстой кишки (Koptelova et al., 2017). Интенсивное развитие этой отрасли активно вовлекает в производство ряд других, смежных отраслей промышленности: металлургическую, строительную, машиностроение и др. Глубокая переработка зерна начинается с производства крахмалов из зерна (пшеница, кукуруза), выработке которого сопутствуют такие побочные продукты, как кормовые добавки и их компоненты, различные модифицированные крахмалы, сиропы и мальтодекстрин, кристаллическая глюкоза, незаменимые аминокислоты (L-лизин сульфат) и прочие. По данным аналитического центра «Агроинвестор» (Karabut, 2019), первое место в доле на внутреннем рынке (по данным 2018 г.) занима-

ют корма на основе помолов зерна пшеницы и кукурузы, составляющих 2,1 и 0,8 млн т соответственно. На втором месте – производство кормовых дрожжевых белков, составившее 331 тыс. т. Третье место на внутреннем рынке занимают производства крахмальной патоки, мальтодекстринов и глюкозно-фруктозных сиропов. По данным Ассоциации российских производителей крахмалопаточной продукции, в России работают 10 кукурузокрахмальных комбинатов. Ежегодно отрасль осваивает около 1,5 млн т зерна, из них почти 1 млн т кукурузы и 500 тыс. т пшеницы (Karabut, 2019). Принятая в Российской Федерации программа развития биотехнологий до 2020 года (An integrated program..., 2012) предусматривает увеличение объема производства продуктов с использованием биотехнологий более чем в 30 раз. Ресурсный потенциал России в развитии отрасли по глубокой переработке зерна имеет тенденцию активно развиваться уже в ближайшем будущем. Такие оптимистические прогнозы основываются на наличии большой сырьевой базы и перепроизводстве зерна до 10 млн тонн в год, которое при низких темпах прироста животноводства может быть использовано в целях глубокой переработки (Skryabin et al., 2020).

Крахмал относится к полимерам, получаемым из возобновляемых растительных источников. Производство нативного крахмала в РФ имеет тенденцию роста. Объем производства с 2017 по 2019 г. вырос с 228,9 до 290 тыс. т, при этом объем импорта сократился с 37,2 до 25,1 тыс. т.

Нативный кукурузный крахмал и кукурузный амилопектиновый крахмал применяются в различных отраслях пищевой промышленности, чаще всего в качестве загустителя. Клейстеры, полученные из амилопектинового крахмала, обладают высокой вязкостью и прозрачностью. Для амилопектиновых крахмалов свойственна низкая температура желатинизации, устойчивость к интенсивной температурной обработке и к циклам замораживания и оттаивания.

Кукурузный крахмал после различных операций модификации химическими или ферментативными методами можно применять в самых различных областях человеческой деятельности. Объем производства модифицированных крахмалов в РФ вырос с 20,5 тыс. т в 2017 г. до 51,4 тыс. т в 2019 г. Вместе с ростом производства наблюдается рост импорта модифицированных крахмалов от 95,0 тыс. т в 2017 г. до 96,9 тыс. т в 2019 г. Около 25% от общего объема модифицированных крахмалов использует пищевая промышленность (хлебопекарная, кондитерская, мясная, производство мороженого и замороженных полуфабрикатов, молочная и другие отрасли), а основной объем модифицированных крахмалов используется на непищевые цели в текстильном производстве, химической промышленности, фармацевтике.

Одним из таких направлений является модифицированный кукурузный крахмал для бурения. Этот продукт используют в своей деятельности различные зарубежные и отечественные компании. Такой кукурузный крахмал применяют в качестве бурильного реагента в процессе бурения нефте- и газодобывающих скважин в различных регионах нашей страны и мира. Этот крахмал также активно используют в разных регионах России и в странах СНГ при строительстве скважин месторождений для обработки буровых минерализованных растворов. Лидеры на российском рынке нефтегазовых компаний – «Газпром», «Лукойл». В результате увеличения производства картона и бумаги были востребованы различные модификации крахмала (в том числе кационного) для бумажной промышленности.

Для производства нативного и модифицированного крахмала используется около 50% кукурузного зерна импортного происхождения, а для производства амилопектинового крахмала наблюдается 100-процентная импортозависимость от семян восковидных сортов кукурузы.

Создание линий и гибридов высококрахмалистой кукурузы с амилозным и амилопектиновым крахмалом обеспечит вытеснение импортных гибридов кукурузного зерна, используемого для переработки на крахмал, и позволит обеспечить импортозамещение нативного и модифицированного крахмала.

Целью исследований являлось выявление источников сырья для производства крахмала из зерна кукурузы для селекции отечественных сортов и гибридов крахмалистой кукурузы в целях обеспечения замещения импорта в Российской Федерации.

Материалы и методика

Материалом для эксперимента послужили 10 образцов из коллекции кукурузы ВИР с высоким содержанием крахмала в зерне. Для проведения эксперимента были подобраны образцы, показавшие содержание крахмала в сухом зерне выше 70% по данным лаборатории биохимии ВИР. Содержание в зерновках крахмала определяли методом инфракрасной спектроскопии на приборе Infratec 1241 Grain Analyzer (Швеция) (табл. 1).

Таблица 1. Исходный материал кукурузы коллекции ВИР, включенный в исследования в 2018/2019 г.

Table 1. The source material from the VIR collection of maize used in the research in 2018/2019

№ по каталогу ВИР	Цвет зерна	<i>Zea mays L.</i>
к-24733	Желтое	subsp. <i>indentata</i> (Sturt.) Zhuk.
к-24731	Желтое	subsp. <i>indurate</i> (Sturt.) Zhuk.
к-23994	Белое	subsp. <i>indentata</i> (Sturt.) Zhuk.
к-4520	Белое	subsp. <i>indurate</i> (Sturt.) Zhuk.
к-24732	Желтое	subsp. <i>indurate</i> (Sturt.) Zhuk.
к-8785	Желтое	subsp. <i>indurate</i> (Sturt.) Zhuk.
к-9301	Желтое	subsp. <i>amylacea</i> (Sturt.) Zhuk.
к-24730	Желтое	subsp. <i>indentata</i> (Sturt.) Zhuk.
к-5461	Желтое	subsp. <i>ceratina</i> (Kulesh.) Zhuk.
к-9991	Желтое	subsp. <i>ceratina</i> (Kulesh.) Zhuk.

Определение фактического содержания крахмала и побочных продуктов его переработки в зерне представленных образцов проведено по ГОСТ 10845-98 «Зерно и продукты его переработки. Метод определения крахмала»; определение массовой доли сухих веществ (влажности зерна) – по ГОСТ 13586.5-93 «Зерно. Метод определения влажности»; определение зольности – по ГОСТ 10847-74 «Зерно. Методы определения зольности»; определение амилозы в крахмале – по ГОСТ ISO 6647-1-2015 «Рис (*Oryza sativa* L.). Определение содержания амилозы». Переработка зерна на крахмал и побочные продукты осуществлялась на лабораторной установке « завод на столе», разработанной во ВНИИК – филиал ФГБНУ

роприятия – по методическим указаниям по производству гибридных семян кукурузы (Sotchenko et al., 2019). Описание биометрических показателей даны согласно Широкому унифицированному классификатору СЭВ вида *Zea mays* L. (Kukekov, 1977). Статистическая обработка полученных данных проводилась при помощи пакета программ Statistica 10.0 (Statistica 10.0..., 2018).

Результаты и обсуждение

Для обнаружения источников и доноров высокого содержания амилозы и амилопектина в зерне кукурузы были проведены исследования качества крахмала

10 образцов кукурузы с выделением оригинальных образцов крахмала на базе НИИ крахмалопродуктов им. В.М. Горбатого (табл. 2). Результаты анализа были близки к данными анализа, проведенного в лаборатории биохимии ВИР методом ИК-спектрометрии. Значения фактического соотношения в крахмале амилозы и амилопектина показали, что образцы к-5461 и к-9991 представляют собой восковидный тип кукурузы со 100-процентным амилопектиновым крахмалом. Восковидная кукуруза служит источником генов *ixh* и может служить ценным исходным материалом для создания гибридов восковидной кукурузы. Образцы к-4520 и к-9301 можно характеризовать как высокоамилозные, с содержанием амилозы выше 30%. Такие образцы служат ценным источником генов *ae* для селекции гибридов высокоамилозной кукурузы. По содержанию крахмала в зерне, определенного методом ИК-спектрометрии и его фактическим извлечением, максимальное значение (%) из изученных образцов обнаружено у к-24730 (75,3/75,3%).

ве антибиотиков и в качестве питательной среды для выращивания различных микроорганизмов (Yarovenko et al., 1965). При глубокой переработке кукурузного зерна наравне с крахмалом выделяют несколько продуктов (экстракт, мезга, зародыш, глютен, процессовая вода), имеющих важное хозяйственное значение (табл. 3). Результаты анализа выхода продуктов при глубокой переработке зерна показали, что высокие значения выхода экстракта (6,0% и выше) обнаружены у образцов к-4520 и к-5461, а минимальные значения – у образца к-23994 (4,0%). Зародыш кукурузы содержит до 50% жиров, поэтому эта часть побочных продуктов переработки после сушки служит источником кукурузного масла. Анализ выхода зародышей в зерне показал, что у образцов к-24731, к-8785 и к-4520 выход зародышей выше 9,0% (9,9; 9,5 и 9,1% соответственно), а у образцов к-24733 и к-24730 – процент минимальный (по 7,7%). Остатки зародышей после отжима масла входят в состав кукурузного белкового корма. Образующиеся оболочки эндосперма

Таблица 2. Содержание крахмала (ИК-спектрометрия, ВИР) в зерне кукурузы и значения выхода продуктов его переработки (ВНИИК – филиал ФГБНУ «ФНЦ пищевых систем им. В.М. Горбатова», 2018 г.)

Table 2. The starch content (IR spectrometry, VIR) in maize grain and the values of the yield of its processing products (All-Russian Research Institute for Starch Products, 2018)

№ по каталогу ВИР	Содержание крахмала в зерне, % (ИК-спектрометр)	Соотношение амилоза/амилопектин в крахмале, % СВ крахмала	Фактическое содержание в зерне массовой доли		
			крахмала, % СВ зерна*	сухих веществ (СВ), %	зольности, % СВ зерна
к-24733	71,1	15,2 / 84,8 ± 1,0	69,4 ± 0,3	92,1 ± 0,4	1,43 ± 0,16
к-24731	71,3	26,4 / 73,6 ± 0,9	70,9 ± 0,1	92,1 ± 0,3	1,35 ± 0,14
к-23994	72,7	21,0 / 79,0 ± 0,9	73,0 ± 0,1	91,4 ± 0,3	1,50 ± 0,13
к-4520	70,4	38,0 / 62,0 ± 0,1	69,3 ± 0,3	91,2 ± 0,5	1,50 ± 0,12
к-24732	70,9	23,0 / 77,0 ± 0,7	69,7 ± 0,4	91,7 ± 0,2	1,60 ± 0,12
к-8785	71,0	29,0 / 71,0 ± 1,0	69,2 ± 0,2	92,7 ± 0,4	1,69 ± 0,15
к-9301	71,9	32,0 / 68,0 ± 0,9	71,3 ± 0,3	92,0 ± 0,3	1,48 ± 0,17
к-24730	75,1	17,5 / 82,5 ± 1,0	75,3 ± 0,2	92,1 ± 0,2	1,30 ± 0,10
к-5461	70,6	0,0 / 100 ± 0,9	70,5 ± 0,1	92,2 ± 0,2	1,65 ± 0,17
к-9991	72,0	0,0 / 100 ± 0,8	71,9 ± 0,3	92,3 ± 0,4	1,45 ± 0,11

* Определение массовой доли крахмала проводилось с поправкой на растворимые углеводы

* The mass fraction of starch was determined with a correction for soluble carbohydrates

Отличить фенотип зерновки только с амилопектином от зерновок с присутствием амилозы в крахмале сложно, если не пользоваться специальным йодным тестом. Амилопектиновый крахмал окрашивается йодом в светлый, красно-коричневый цвет (рисунок, С), тогда как присутствие амилозы дает темную, синюю окраску (рисунок, А). Зерновки всех изученных в опыте образцов были подвергнуты тесту на йодную реакцию крахмала на срезе эндосперма зерновки. Окрашивание зерновок образцов к-4520 и к-9301 раствором Люголя подтвердило присутствие в зерне только амилопектинового крахмала.

Кукурузный экстракт в упаренном виде находит применение в приготовлении кормов, а также в производст-

и клеточных стенок в виде клетчатки после удаления воды относят к кукурузной мезге. Питательность кукурузной мезги варьирует в зависимости от влажности. Ее используют на корм животным как в сыром и засыпанном виде, так и после высушивания. Среди изученных в опыте образцов кукурузы значения выше 12% показали образцы к-4520, к-8785, к-9991, к-24732 (12,9, 12,4, 12,2 и 12,0% соответственно), а наименьшие значения (8,9%) – у образца к-24733.

Кукурузный белок (ГОСТ Р 55489-2013 «Глютен кукурузный. Технические условия») представляет собой высокобелковое растительное сырье, которое получают отделением от остальных частей зерна (крахмала, клетчатки и жира) в процессе его переработки; он состоит

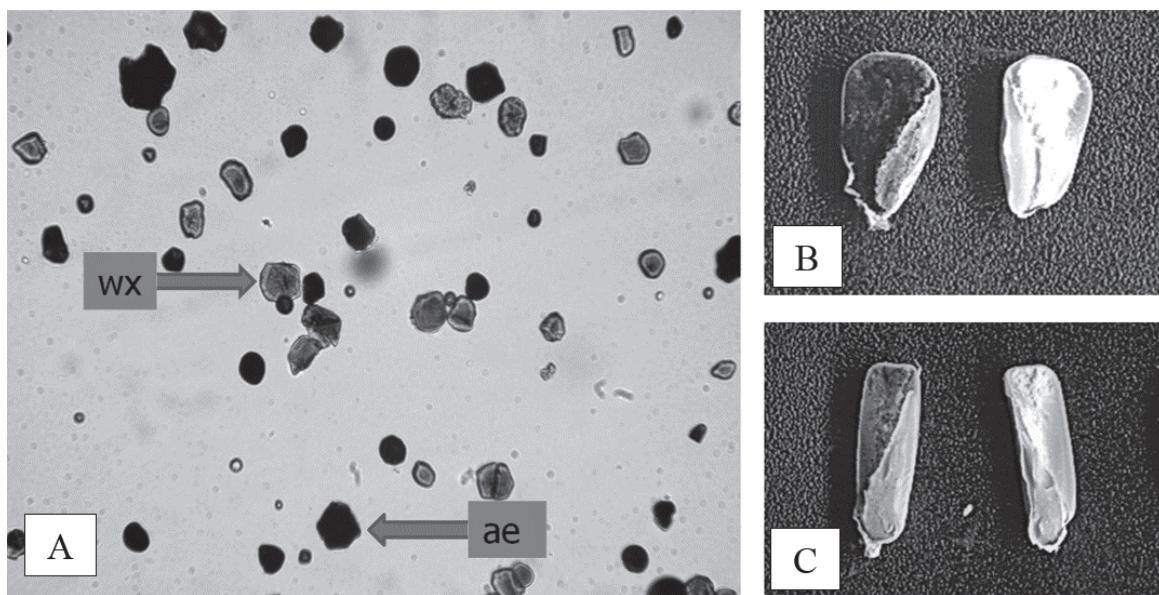


Рисунок. Крахмальные зерна амилопектинового (wx) и амилозного (ae) крахмалов под микроскопом (А) и зерновки высокоамилозной (В) и амилопектиновой (С) кукурузы, окрашенные раствором Люголя

Figure. Starch grains of amylopectin (wx) and amylose (ae) starches under the microscope (A), and high amylose (B) and amylopectin (C) maize kernels stained with Lugol's iodine

Таблица 3. Выход продуктов глубокой переработки зерна
(ВНИИК – филиал ФГБНУ «ФНЦ пищевых систем им. В.М. Горбатова», 2018 г.)

Table 3. The yield of deep grain processing products (All-Russian Research Institute for Starch Products, 2018)

№ по каталогу ВИР	Выход продуктов, % СВ зерна					
	Экстракт	Мезга	Зародыш	Белок*	Крахмал	Процессовая вода
к-24733	5,6 ± 0,3	8,9 ± 0,6	7,7 ± 0,4	10,9 ± 0,8	62,2 ± 0,5	4,7 ± 0,1
к-24731	5,7 ± 0,1	10,1 ± 0,4	9,9 ± 0,6	11,3 ± 0,7	56,8 ± 0,4	7,2 ± 0,3
к-23994	4,0 ± 0,1	11,9 ± 0,5	8,5 ± 0,3	12,3 ± 0,9	59,9 ± 0,6	0,7 ± 0,1
к-4520	6,3 ± 0,2	12,9 ± 0,4	9,1 ± 0,6	12,2 ± 0,8	62,6 ± 0,7	1,9 ± 0,1
к-24732	5,4 ± 0,3	12,0 ± 0,6	8,6 ± 0,7	12,6 ± 0,8	57,8 ± 0,5	3,6 ± 0,2
к-8785	4,8 ± 0,1	12,4 ± 0,6	9,5 ± 0,4	15,1 ± 0,6	56,0 ± 0,6	2,2 ± 0,2
к-9301	5,2 ± 0,1	10,1 ± 0,4	8,5 ± 0,3	13,5 ± 0,9	62,0 ± 0,8	0,7 ± 0,1
к-24730	4,8 ± 0,3	9,1 ± 0,6	7,7 ± 0,6	11,9 ± 0,7	64,7 ± 0,7	1,8 ± 0,2
к-5461	6,0 ± 0,3	9,3 ± 0,5	8,3 ± 0,4	13,7 ± 0,9	58,6 ± 0,7	4,1 ± 0,3
к-9991	5,3 ± 0,1	12,2 ± 0,6	8,1 ± 0,6	12,6 ± 0,8	59,9 ± 0,5	1,9 ± 0,2

* ГОСТ Р 55489-2013 «Глютен кукурузный. Технические условия»

* GOST R 55489-2013 "Maize gluten. Technical specifications"

в основном из зеина и глютелина. Несмотря на название, «кукурузный глютен» не содержит истинный глютен, который образуется в результате взаимодействия между белками глиадином и глютенином (Heuzé et al., 2018). Кукурузный белок относится к малоценным белкам из-за низкого содержания незаменимых аминокислот.

На его основе синтезируют кукурузный белковый корм с различными долями, соединяя замочную кукурузную воду, жмы кукурузных зародышей, кукурузную мезгу. Образец к-8785 показал высокое, до 15,1%, содержание глютена, а образцы к-5461 и к-9301 немногим меньше – 13,7% и 13,5% соответственно. Низкое содержание глютена (до 10,9%) отмечено у образца к-24733.

значения достигали 7,2%, тогда как минимальные значения обнаружились у образцов к-23994 и к-9301 – 0,7% для каждого (Jeroch, 2017, Jeroch et al., 1998). Наиболее высокий выход крахмала получен при переработке зерна кукурузы следующих наименований: к-4520; к-9301; к-24730, значения которых составили 62,6%, 62,0% и 64,7% соответственно.

В процессе выработки крахмала из образцов кукурузы удалось произвести учет потерь массовой доли мезги, зародыша и белка. Результаты анализа значений потери крахмала с побочными продуктами переработки зерна показали, что наименьшие потери крахмала с зародышем выявлены у образцов к-24730, к-5461, к-9991 (табл. 4).

Таблица 4. Массовые доли мезги, зародыша и белка при выделении крахмала из образцов кукурузы
(ВНИИК – филиал ФГБНУ «ФНЦ пищевых систем им. В.М. Горбатова», 2018 г.)

Table 4. Mass fractions of pulp, germ and protein during the isolation of starch from maize accessions
(All-Russian Research Institute for Starch Products, 2018)

№ по каталогу ВИР	Побочные продукты переработки зерна, содержащие крахмал					
	мезга		зародыш		глютен	
	Массовая доля крахмала, % СВ мезги	Потери крахмала, % СВ мезги	Массовая доля крахмала, % СВ зародыша	Потери крахмала, % СВ зародыша	Массовая доля крахмала, % СВ глютена	Потери крахмала, % СВ глютена
к-24733	32,6 ± 0,7	2,9	24,0 ± 0,4	1,8	17,9 ± 1,3	1,9
к-24731	40,6 ± 0,7	4,1	37,4 ± 0,7	3,7	22,1 ± 1,1	2,5
к-23994	37,0 ± 0,5	4,4	24,7 ± 0,6	2,1	13,8 ± 1,1	1,7
к-4520	37,2 ± 0,6	4,8	28,6 ± 0,4	2,6	12,3 ± 1,2	1,5
к-24732	36,7 ± 0,7	4,4	25,6 ± 0,7	2,2	18,3 ± 1,4	2,3
к-8785	35,5 ± 0,8	4,4	24,4 ± 0,3	2,3	25,7 ± 1,6	3,8
к-9301	22,7 ± 0,6	2,3	22,4 ± 0,7	1,9	18,5 ± 1,4	2,5
к-24730	25,3 ± 0,7	2,3	13,0 ± 0,6	1,0	31,9 ± 1,1	3,8
к-5461	31,1 ± 0,4	2,9	17,2 ± 0,3	1,4	18,0 ± 1,3	2,6
к-9991	36,9 ± 0,8	4,5	22,2 ± 0,8	1,8	21,4 ± 1,6	2,7

В процессе замачивания кукурузного зерна в процессовую воду переходят водорастворимые вещества (гидролизат крахмала, минеральные вещества, витамины, водорастворимые белки и углеводы в виде молочной кислоты, ферментированные лактобактериями). При этом содержание сухого вещества может достигать 6%, после чего его доводят мягким выпариванием до 50%, а затем перерабатывают вместе с другими побочными продуктами (Jeroch, 2017). Среди изученных образцов максимальную концентрацию веществ в процессовой воде показал образец к-24731. Его

наименьшие потери крахмала с белком определены у образцов к-23994, к-4520, к-24732, к-9301, к-5461, к-24733, к-9991. Наименьшие потери крахмала с мезгой получены при переработке зерна образцов к-9301 и к-24730. Анализ результатов исследований, приведенных в таблицах 2 – 4, позволяет выделить наиболее ценные для глубокой переработки зерна образцы к-24730, к-4520, к-9301, а также образцы восковидной кукурузы к-5461 и к-9991.

Значения фактической урожайности зерна и сбора крахмала в пересчете на т/га, приведенные в таблице 5,

Таблица 5. Фактический урожай зерна и сбор крахмала в пересчете на т/га
(ИПА ООО ОТБОР, г. Прохладный; 2018/2019 г.)

Table 5. Actual grain yield and starch harvest recalculated in t/ha
(LLC OTBOR, Town of Prokhladny; 2018/2019)

№ по каталогу ВИР	Выход крахмала, % СВ зерна	Урожай зерна, т/га (14% влажность)	Влажность зерна при уборке	Выход зерна с початка, %	Сбор крахмала в пересчете т/га
к-24733	62,2	6,72	18,5	82,5	4,18
к-24731	56,8	5,21	17,5	86,0	2,96
к-23994	59,9	5,70	17,6	82,3	3,41
к-4520	62,6	5,41	17,7	84,7	3,38
к-24732	57,8	7,64	19,1	81,1	4,41
к-8785	56,0	6,32	18,3	84,3	3,54
к-9301	62,0	5,79	17,6	84,9	3,59
к-24730	64,7	7,21	16,8	88,2	4,66
к-5461	58,6	5,31	16,7	81,8	3,11
к-9991	59,9	5,34	19,7	82,0	3,20
Ср. по опыту		6,06			
Точность опыта, %		4,13			
HCP ₀₅		0,61			

показали, что максимальные значения сбора крахмала обеспечивают образцы к-24730, к-24732 и к-24733 со значениями 4,66, 4,41 и 4,18 т/га соответственно. Образцы к-5461 и к-9991 со 100-процентным амилопектиновым крахмалом показали значения сбора крахмала 3,11 и 3,20 т/га соответственно.

Низкая урожайность этих образцов окупается за счет высокой рыночной стоимости амилопектина и 100-процентной чистоты амилопектинового крахмала в зерне, поскольку у более урожайных образцов со смешанным типом крахмала процесс отделения амилопектина от амилозы требует значительных трудозатрат и финансовых вложений. Значения урожайности и сборов крахмала у высокоамилозных образцов к-4520 и к-9301 также были невысоки и составили 3,38 и 3,59 т/га соответственно, но за счет повышенного содержания амилозы в крахмале зерновки ценность зерна и крахмала значительно возрастает.

Коллекция образцов кукурузы ВИР, отобранных на основании данных ИК-спектрометрии по содержанию крахмала в зерне выше 70%, характеризуется широким диапазоном изменчивости признаков, связанных с выходом побочной продукции при извлечении крахмала из зерна, а также урожаю зерна и фактического выхода крахмала (сбор крахмала) с урожая зерна в перерасчете на т/га. Опыт показал, что образцы кукурузы различаются между собой по содержанию в зерне амилозного и амилопектинового крахмалов. Этот признак в первую

очередь позволяет выделить источники высокого содержания амилозного или амилопектинового крахмалов. Процесс извлечения крахмала из зерна сопровождается получением побочной продукции, которая имеет важное экономическое значение, определяя рентабельность производства крахмала и снижение себестоимости выходной продукции. Основными побочными продуктами при переработке зерна кукурузы на крахмал является зародыш, в котором содержатся масла и белки, клетчатка, кукурузный белок (лютен) и кормовой продукт. Каждый из этих компонентов имеет свою рыночную стоимость, привнося в бюджет перерабатывающего предприятия дополнительную прибыль. Селекция высококрахмалистой кукурузы неразрывно связана с проблемой сочетания в зерновке высокого содержания крахмала, масла и белка. Эти три компонента имеют отрицательную корреляцию между собой, и селекционерам редко удается получить их незначительные по эффективности сочетания. Создание гибридов кукурузы с высоким содержанием различных крахмалов (амилозного, амилопектинового) наравне с высоким содержанием побочных продуктов существенно улучшит эффективность и рентабельность глубокой переработки зерна на крахмал. Проведенные исследования показали, что коллекция ВИР обладает широким генетическим полиморфизмом хозяйственными ценных признаков для создания исходного материала высококрахмалистой кукурузы. Правильный подбор родительских пар в гибридных комбинациях с учетом

том оптимальных значений этих компонентов (крахмал, масло, белок) позволит найти новые пути в селекции высококрахмалистой кукурузы, получить новые знания о генетических закономерностях формирования в зерне крахмалов и его побочных продуктов.

Заключение

На основании проведенных исследований значения фактического выхода крахмала (% СВ зерна) можно заключить, что для промышленного производства крахмалов и изучения физико-химических особенностей крахмала представляют селекционную ценность образцы кукурузного зерна: к-4520, к-9301, к-24730, к-9991, к-5461, к-4520. Образцы к-4520, к-9301 относятся к ценным источникам высокого содержания амилозы и могут служить источниками генов *ae*, способствующих повышению доли амилозы в крахмале у гибридов кукурузы. Образцы к-5461 и к-9991 со 100-процентным амилопектиновым крахмалом являются ценным источником генов *wx* для создания сортов и гибридов восковидной кукурузы. Результаты селекционного испытания исходного материала высококрахмалистых образцов кукурузы позволили рекомендовать для вовлечения в селекционный процесс образцы к-24730, к-24732, к-24733, характеризующиеся высокой урожайностью зерна и показавшие высокие (4,66, 4,41 и 4,18 т/га соответственно) значения сбора крахмала в пересчете с урожая зерна. Изучение комбинационной способности проанализированных образцов в тест-кроссах позволяет получить высокоурожайные, рентабельные гибриды крахмалистой кукурузы.

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическим планам:

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»;

ВНИИ крахмалопродуктов – филиала ФГБНУ «ФНЦ пищевых систем им. В.М. Горбатова» РАН № 585-2018-0015 «Разработать теоретические и практические основы глубокой переработки крахмалсодержащего сырья на основе системного анализа его технологических свойств и разработать технологии извлечения крахмала и белковых концентратов с применением мембранных технологий и биоконверсии сырья».

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plans of:

VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for and viability maintenance, and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production";

All-Russian Scientific Research Institute for Starch Products, branch of the V.M. Gorbatov Federal Research Center for Food Systems of the RAS, No. 585-2018-0015 "To develop theoretical and practical foundations for deep processing of starch-containing raw materials based on a systematic analysis of their technological properties, and to develop technologies for extracting starch and protein concentrates using membrane technologies and bioconversion of raw materials".

References/Литература

- Aksenov V.V. Biotechnological fundamentals for deep processing of starch-containing grain raw materials (Biotehnologicheskiye osnovy glubokoy pererabotki zernovogo krakhmalosoderzhashchego syrya). Novosibirsk; 2010. [in Russian] (Аксенов В.В. Биотехнологические основы глубокой переработки зернового крахмалсодержащего сырья. Новосибирск; 2010).
- An integrated program for the development of biotechnology in the Russian Federation for the period until 2020 (Kompleksnaya programma razvitiya biotekhnologiy v Rossiyskoy Federatsii na period do 2020 goda). Moscow; 2012. [in Russian] (Комплексная программа развития биотехнологий в Российской Федерации на период до 2020 года. Москва; 2012).
- Cereal crop yield in Russia has grown on average by 4.7% according to the results of 2019 (Urozhaynost zernovykh v Rossii po itogam 2019 goda v sredнем выросла на 4,7%). Agrotime. Analytical Science and Production Journal; 2020. [in Russian] (Урожайность зерновых в России по итогам 2019 года в среднем выросла на 4,7%. Агротайм. Аналитический научно-производственный журнал; 2020). URL: <http://agrotime.info/?p=16317> [дата обращения: 26.04.2020].
- Corn Starch. 11th ed. Corn Refiners Association; 2006. Available from: <https://corn.org/wp-content/uploads/2009/12/Starch2006.pdf> [accessed May 5, 2020].
- Heuzé V., Tran G., Sauvant D., Renaudeau D., Lessire M., Lebas F. Corn gluten meal. Feedipedia. Animal Feed Resources Information System. 2018. Available from: <https://www.feedipedia.org/node/715> [accessed April 10, 2020].
- Jeroch H. Byproducts of maize starch production (Pobochnye produkty proizvodstva kukuruznogo krakhmala). Translated by Elena Babenko specially for the soft-agro.com project; 2017. [in Russian] (Ерох Х. Побочные продукты производства кукурузного крахмала. Перевод Елены Бабенко специально для проекта soft-agro.com; 2017. URL: <https://soft-agro.com/kormovoe-syre/pobochnye-produkty-proizvodstva-kukuruznogo-krakhmala.html> [дата обращения: 20.07.2017]).
- Jeroch H., Denike S., Strobel E., Richter G. Feed mixtures of own production (Kormosmesi sobstvennogo proizvodstva). Novoye selskoye khozyaystvo = New Agriculture. 1998;2:46-50. [in Russian] (Ерох Х., Денике С., Штробель Э., Рихтер Г. Кормосмеси собственного производства. Новое сельское хозяйство. 1998;2:46-50).
- Karabut T. Difficulties of conversion. What hinders the development of deep processing of grain (Trudnosti peredela. Chto meshayet razvitiyu glubokoy pererabotki zerna) AgroInvestor; 2019. [in Russian] (Карабут Т. Трудности передела. Что мешает развитию глубокой переработки зерна. АгроИнвестор; 2019). URL: <https://www.agroinvestor.ru/analytics/article/32529-trudnosti-peredela/> [дата обращения: 04.10.2019].
- Koptelova E.K. Kuz'mina L.G., Gulakova V.A., Lukin N.D. Assessment of resistance of starch of different origin and modification to amylase cleavage. Achievements of Science and Technology of AIC. 2017;31(5):60-62. [in Russian] (Коптелова Е.К. Кузьмина Л.Г., Гулакова В.А., Лукин Н.Д. Оценка амилорезистентности крахмалов различного происхождения и модификации. Достижения науки и техники АПК. 2017;31(5):60-62).

- Kukekov V.G. (comp.) Broad unified COMECON list of descriptors and international COMECON list of descriptors for sp. *Zea mays* L. Leningrad: VIR; 1977. [in Russian] (Широкий унифицированный классификатор СЭВ и международный классификатор СЭВ видов *Zea mays* L. / сост.: В.Г. Кукеков. Ленинград: ВИР; 1977).
- Nosovskaya L.P., Adikaeva L.V., Goldshtain V.G. Use of innovative winter rye with a low content of pentosans as a raw material for the production of starch and starch products. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2018;32(7):83-85. [in Russian] (Носовская Л.П., Адикаева Л. В., Гольдштейн В.Г. Изучение использования инновационной низкопентозанной озимой ржи как сырья для производства крахмала и крахмалопродуктов. *Достижения науки и техники АПК*. 2018;32(7):83-85). DOI: 10.24411/0235-2451-2018-10720
- Shmaraev G.E. (ed.) Studying and maintenance of maize collection accessions: Guidelines (Izuchenie i podderzhaniye obraztsov kollektii kukuruzy: metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1985. [in Russian] Изучение и поддержание образцов коллекции кукурузы: методические указания / под ред. Г.Е. Шмараева. Ленинград: ВИР; 1985).
- Skryabin V.A., Saboiev I.A., Chirkin A.P. Innovative processes of using biotechnologies for deep processing of grain (Innovatsionnye protsessy ispolzovaniya biotekhnologiy glubokoy pererabotki zerna). In: *Innovative Processes in Food Technologies: Science and Practice* (Innovatsionnye protsessy v pishchevykh tekhnologiyakh: nauka i praktika). Proceedings of the International Scientific and Practical Conference Dedicated to the 90th Anniversary of the All-Russian Research Institute of Grain and Products of Its
- Processing. Moscow; 2019. [in Russian] (Скрябин В.А., Сабоев И.А., Чиркин А.П. Инновационные процессы использования биотехнологий глубокой переработки зерна. В кн.: *Инновационные процессы в пищевых технологиях: наука и практика. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 90-летию Всероссийского научно-исследовательского института зерна и продуктов его переработки*. Москва; 2019. URL: <https://vniiz.org/science/publication/article-383/conf90-article-62> [дата обращения: 26.04.2020].
- Sotchenko V.S., Gorbacheva A.G., Bagrinseva V.N., Sotchenko E.F., Lavrenchuk N.F., Suprunov A.I., Toloraya T.R., Zhukov N.I., Smirnova L.A. Guidelines for the production of hybrid maize seed (Metodicheskiye ukazaniya po proizvodstvu gibridnykh semyan kukuruzy). Pyatigorsk: Kolos; 2019. [in Russian] (Сотченко В.С., Горбачева А.Г., Багринцева В.Н., Сотченко Е.Ф., Лавренчук Н.Ф., Супрунов А.И., Толорая Т.Р., Жуков Н.И., Смирнова Л.А. Методические указания по производству гибридных семян кукурузы. Пятигорск: Колос; 2019).
- Statistica 10.0 Software Package. StatSoft Russia. 1999-2020. [in Russian] (Пакет программ Statistica 10.0. StatSoft Russia. 1999-2020. URL: <http://statsoft.ru/> [дата обращения: 01/10/2018].
- Yarovenko V.L., Ustinnikov B.A., Pykhova S.V. Combined production of alcohol and starch in distilleries (Kombinirovannoye proizvodstvo spirta i krakhmala na spirtovykh zavodakh). Moscow; 1965. [in Russian] (Яровенко В.Л., Устинников Б.А., Пыхова С.В. Комбинированное производство спирта и крахмала на спиртовых заводах. Москва; 1965).

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

Гоникова М.Р., Хорева В.И., Гольдштейн В.Г., Носовская Л.П., Адикаева Л.В., Хатефов Э.Б. Изучение хозяйственно ценных признаков и технологических свойств коллекции *Zea mays* L. ВИР. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):56-64. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-56-64

Gonikova M.R., Khoreva V.I., Goldstein V.G., Nosovskaya L.P., Adikaeva, Khatefov E.B. Study of economically valuable traits and technological properties in maize from the *Zea mays* L. collection of VIR. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):56-64. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-56-64

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/10.30901/2227-8834-2020-4-56-64>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

- Gonikova M.R. <https://orcid.org/0000-0001-6995-9015>
Khoreva V.I. <https://orcid.org/0000-0003-2762-2777>
Goldstein V.G. <https://orcid.org/0000-0002-2042-0681>
Nosovskaya L.P. <https://orcid.org/0000-0003-0973-0408>
Adikaeva L.V. <https://orcid.org/0000-0002-3858-9071>
Khatefov E.B. <https://orcid.org/0000-0001-5713-2328>

Оценка генофонда моркови по урожайности и качеству на Волгоградской опытной станции ВИР

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-65-70



УДК 635.13:581.19

Поступление/Received: 13.02.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

В. Е. ПРЯНИШНИКОВА¹, Т. В. ХМЕЛИНСКАЯ^{2*}

¹Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
Волгоградская опытная станция – филиал ВИР,
404160 Россия, Волгоградская обл., г. Красноснободск,
квартал Опытная станция ВИР, 30

²Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
✉ t.khmelinskaya@vir.nw.ru

Evaluation of the carrot gene pool for
yield and quality indicators at Volgograd
Experiment Station of VIR

V. E. PRYANISHNIKOVA¹, T. V. KHMELINSKAYA^{2*}

¹N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
Volgograd Experiment Station
of VIR,
30 VIR Exp. Station Block,
Krasnoslobodsk 404160, Russia

²N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
*✉ t.khmelinskaya@vir.nw.ru

Волго-Ахтубинская пойма относится к районам с недостаточным выпадением осадков, где высокая температура воздуха в летний период сочетается с низкой влажностью. Подбор сортов моркови, приспособленных для возделывания на орошении – актуальная задача. На Волгоградской опытной станции – филиале ВИР изучен 101 образец моркови столовой коллекции ВИР из разных стран мира. Исследование проведено согласно методическим указаниям, разработанным в ВИР. Выявлена разная реакция коллекционных образцов моркови на резкие изменения температурного и водного режимов. Сравнительно стабильной высокой урожайностью характеризовались образцы: 'Несравненная' (к-1528, РФ), 'Ленинаканская' (к-1936, Армения), 'Asmer Early market' (к-2304, Великобритания) и 'Консервная-63' (к-2320, Молдова). Высокой урожайностью и товарностью продукции отличались: 'Нантская' (к-1438, Болгария), 'Ленинаканская' (к-1936, Армения), 'Danvers' (к-2167, США), 'Консервная-63' (к-2320, Молдова), 'All Season' (к-2598, Австралия), 'Рогнеда' (к-2611, Россия). Указанные сорта происходят в основном из засушливых районов. Установлено, что содержание химических веществ в корнеплодах значительно варьирует в зависимости от сорта (гибрида) и условий выращивания. Так, содержание сахаров колебалось от 3,0 до 6,85%, аскорбиновой кислоты – от 7,9 до 12,2 мг/100 г, каротина – от 9,5 до 17,9 мг/100 г.

Выявлена значительная изменчивость основных хозяйствственно ценных признаков, особенно у высокоурожайных образцов, которые оказывались наиболее чувствительными к выращиванию в засушливых условиях Волго-Ахтубинской поймы. Выделены перспективные образцы – высокоурожайные, высокотоварные, с повышенным содержанием химических веществ – для использования в селекционной работе при создании сортов, приспособленных к выращиванию в районах, где высокие летние температуры сочетаются с низкой влажностью.

Ключевые слова: образец, селекция, товарность продукции, химический состав корнеплодов, исходный материал.

The Volga-Akhtuba Floodplain is among the areas with insufficient rainfall, where high air temperatures in summer are coupled with low humidity. An urgent task is to select carrot cultivars adapted to irrigated cultivation conditions. For this purpose, 101 carrot accessions of diverse origin were studied at Volgograd Experiment Station. The study was accomplished according to the guidelines developed by VIR.

The tested carrot accessions demonstrated different responses to abrupt changes in the temperature and water regimes. At the same time, differences were found in the yield and quality of roots. An important indicator was the stability of root yield. High-yielding cultivars with relatively stable yields were identified: 'Nesravnennaya' (k-1528, Russia), 'Leninakanskaya' (k-1936, Armenia), 'Asmer Early market' (k-2304, UK), and 'Konservnaya-63' (k-2320, Moldova). High yields and good marketability were shown by cvs. 'Nantes' (k-1438, Bulgaria), 'Leninakanskaya' (k-1936, Armenia), 'Danvers' (k-2167, USA), 'Konservnaya-63' (k-2320, Moldova), 'All Season' (k-2598, Australia), and 'Rogneda' (k-2611, Russia). These cultivars originated mostly from arid areas. The content of chemical compounds in roots was highly variable, depending on the cultivar (hybrid) and, in particular, on the growing conditions. For example, the sugar content ranged from 3.0 to 6.85%, ascorbic acid from 7.9 to 12.2 mg/100 g, and carotene from 9.5 to 17.9 mg/100 g. The tests revealed a considerable variability in main agro-economic characters of the carrot accessions, especially when high-yielding cultivars were concerned: they were the most sensitive to cultivation in arid environments and suffered a decrease in marketability. As a result of the study, carrot accessions combining high yield, good marketability and beneficial chemical composition were identified. They are promising for breeding programs aimed at the development of cultivars adaptable to high summer temperatures and low humidity.

Key words: accessions, breeding, marketability, chemical composition, variability of characters, source material.

Введение

Морковь (*Daucus carota* L. var. *sativus* Hoffm.) – широко распространенная овощная культура, возделываемая практически во всех зонах земледелия, включая районы с недостаточным увлажнением. Как ценный диетический продукт морковь, помимо провитамина А, содержит почти все необходимые человеку витамины, а также углеводы, минеральные соли и микроэлементы.

Одно из центральных мест в селекции овощных и бахчевых культур занимает проблема адаптации сортов. Недостаточная устойчивость к экстремальным абиотическим (зимостойкость, устойчивость к засухе, заморозкам и дефициту влаги) и биотическим (устойчивость к болезням и вредителям) факторам среди приводит к существенному недобору урожаев, снижению качества продукции (Yudaeva et al., 2017). В пределах ареала возделывания культуры в продолжение всего периода онтогенеза не бывает только благоприятных или только неблагоприятных условий. Для селекционеров и растениеводов важно знать, какие результаты можно получить по конкретному сорту в разных условиях среды (Dobrutskaya et al., 2015). Волго-Ахтубинская пойма относится к районам с высокой температурой воздуха, низкой его влажностью и небольшим количеством осадков во время вегетации растений. Поэтому изучение сортового разнообразия в экстремальных условиях является необходимым для выделения исходного материала, пригодного для создания засухоустойчивых сортов и гибридов, характеризующихся комплексом хозяйствственно ценных признаков, включая урожайность и качество продукции.

Материал, условия и методы проведения исследований

Условия Волгоградской опытной станции ВИР типичны для Волго-Ахтубинской поймы, характеризующейся резко континентальным климатом. Весна короткая, сухая, с быстрым нарастанием дневных температур и частыми ветрами. Лето сухое, знойное. Максимальная температура поднимается до 40–45°C. Наибольшая сумма температур за вегетационный период – 3830°C. Почвы – аллювиальные суглинки. Орошение на опытном поле капельное, проводилось с учетом складывающихся погодных условий. Годы исследований (2008–2016) охватывали период с различающимися агроклиматическими показателями, что позволило наиболее полно охарактеризовать генофонд моркови и выделить пластичные образцы со стабильным проявлением признаков урожайности и товарности.

В изучении был 101 коллекционный образец моркови из 36 стран мира. Оценку и описание их проводили согласно методическим указаниям ВИР (Sazonova et al., 1981). Каждый образец исследовали в течение трех лет. В качестве стандарта использовали районированный сорт 'Шантенэ 2461' (к-1285).

Результаты исследований

Уровень урожайности. Селекционная работа с морковью столовой селекционерами ведется по многим направлениям, в том числе на получение сортов и гибридов с высокими показателями качества и продуктивности (Derevenskih, Leunov, 2010). Основная цель сельско-

хозяйственного производства – получение стабильных урожаев возделываемых культур, включая районы с неблагоприятными условиями выращивания. Поэтому важно знать потенциальные возможности сорта (гибрида), позволяющие судить о его адаптации, то есть приспособленности к условиям конкретного района (зоны) выращивания. В результате экспериментов была выявлена неодинаковая реакция образцов, проявившаяся в первую очередь в величине урожая корнеплодов моркови (табл. 1). Из таблицы видно, что большая часть (около 70%) образцов характеризовалась урожайностью от 3,1 до 6,0 кг/м², независимо от страны происхождения. Однако высокоурожайными (6,1–7,9 кг/м²) были только 12% образов. Это в основном сорта и гибриды из Западной и Южной Европы, США, Австралии и России.

Вместе с тем важным является стабильность урожайности корнеплодов по годам изучения. Из восьми высокоурожайных образцов только четыре характеризовались сравнительно стабильной урожайностью: 'Несравненная' (к-1528, Россия), 'Ленинаканская' (к-1936, Армения), 'Asmer Early market' (к-2304, Великобритания) и 'Консервная-63' (к-2320, Молдова). Различия урожайности по годам исследований у них составила менее 1,0 кг/м². Близки к ним были также образцы 'Nantes' (к-2934, Италия), 'Mic' (к-1628, Румыния), 'Flakke' (к-2585, Бельгия), 'All Season' (к-2598, Австралия), у которых размах изменчивости урожая корнеплодов составлял 2,0–2,5 кг/м². По стабильности уровня урожайности корнеплодов выделились также образцы: 'Rouge Demi-courte obtuse de Guerande' (к-499, Германия), 'Red cored' (к-2156, Великобритания), 'Scarlet' (к-2294, США), Местная (к-2279, Афганистан), Местная (к-2317, Тунис), 'Апшеронская' (к-2416, Азербайджан), Местная (к-2619; Чувашия, Россия), у которых колебания по годам составляли 1,0–1,5 кг/м², но по общему урожаю корнеплодов они несколько уступали (на 10–15%) описанным выше сортам. Представленные материалы далее проанализированы с учетом качества полученного урожая.

Выход товарной продукции является важным показателем эффективности производства, а, следовательно, соответствия современным требованиям рынка. На качество урожая моркови в засушливых условиях на орошении влияют количество растреснутых и уродливых, а также пораженных болезнями корнеплодов (Khmelinskaya et al., 2017). В годы исследований наблюдали сравнительно небольшое поражение посевов моркови болезнями и вредителями, средние показатели поражения составили: мучнистой росой – 2,68 балла, бурой пятнистостью – 0,82 балла, мокрой бактериальной гнилью – 0,36 баллов. Таким образом, заболевания в годы изучения оказали несущественное влияние на товарность продукции. В большей степени на уровень товарности моркови влияли условия ее выращивания, связанные с неравномерным увлажнением почвы, вызывающие растрескивание корнеплодов. Количество треснувших корнеплодов варьировало от 5,2 до 11,0%, уродливых – от 3,2 до 24,6%. Причем отмечено, что образцы с высокой средней массой корнеплодов более подвержены растрескиванию, чем образцы со средней и низкой массой корнеплода.

Вместе с тем удалось выделить высокоурожайные образцы, характеризующиеся и высокой товарностью продукции. К ним относятся: 'Нантская' (к-1438, Болгария), 'Ленинаканская' (Армения), 'Danvers' (к-2167,

Таблица 1. Распределение изученных образцов моркови в зависимости от их происхождения и урожайности (Волгоградская ОС ВИР, 2008–2016 гг.)

Table 1. Distribution of the studied carrot accessions by their origin and yield
(Volgograd Experiment Station of VIR, 2008–2016)

Происхождение образцов / Origin of accessions	Количество образцов с уровнем урожайности, кг/м ² / Number of accessions with the yield levels, kg/m ²							Всего / Total
	≤ 2,0	2,1–3,0	3,1–4,0	4,1–5,0	5,1–6,0	6,1–6,9	≥ 7,0	
Западная Европа (Франция, Германия, Нидерланды, Дания, Бельгия, Швеция, Великобритания)	-	2	6	9	9	2	-	28
Южная Европа (Италия, Болгария, Югославия)	-	1	1	2	2	1	1	8
Восточная Европа (Венгрия, Чехия, Польша, Румыния, Украина, Молдова, Эстония)	1	1	2	6	4	-	-	14
Азия (Китай, Индия, Япония, Монголия)	-	2	2	-	1	-	-	5
Средняя Азия (Узбекистан, Таджикистан, Киргизия)	-	3	3	-	-	-	-	6
Закавказье (Армения, Азербайджан)	-	1	1	-	2	-	-	4
Африка (Тунис, Гана, Бурунди)	-	1	2	-	2	-	-	5
Америка (США, Канада, Чили, Бразилия)	1	1	5	7	5	1	-	20
Австралия	-	-	1	-	1	-	-	2
Россия	-	-	2	2	3	2	-	9
Итого:	2	12	24	27	29	6	1	101

США), 'Консервная-63' (Молдова), 'All Season' (к-2598, Австралия), 'Рогнеда' (к-2611, Россия). Характерно, что указанные образцы происходят в основном из засушливых районов. Однако образцы 'Nantes' (Италия), 'Консервная-63' (Молдова) и Местная (Афганистан), несмотря на происхождение из засушливых районов, характеризовались различным соотношением показателей урожайности и товарности корнеплодов. Полученные данные свидетельствуют о разной реакции образцов на условия выращивания, обусловленной их наследственными особенностями. Наименьшими колебаниями товарности характеризовались 'Rouge Demi-courte obtuse de Guerande' (Германия), 'Нантская' (к-1438, Болгария), 'Шантенэ' (к-1439, Украина), 'Danvers' (США), 'Консервная-63' (к-2320, Молдова), 'Hybrid AV 7901' (к-2574,

США) и 'Несравненная' (Россия). Значительное варьирование товарности наблюдали у образцов 'Nantes' (Италия), 'Нантская' (к-1709, Украина), Местная (к-1847, КНР), 'Improved Half Long White' (к-1964, Канада), 'Asmer Early market' (Великобритания), 'Kuroda' (к-2566, Дания), 'Flakke All Season' (к-2599, Австралия).

Образцы, отличающиеся повышенной (106,0–172,0% к стандарту) урожайностью и высокой товарностью корнеплодов, приведены в таблице 2.

Морковь характеризуется ценным биохимическим составом, в особенности, содержанием β-каротина (прогиатамина А), обладающим иммуностимулирующим действием и антиоксидантными свойствами. Корнеплоды моркови отличаются также повышенным содержанием сахара и аскорбиновой кислоты. Вместе с тем, содержа-

Таблица 2. Характеристика образцов моркови, выделившихся по урожайности и товарности
(Волгоградская ОС ВИР, 2008–2016 гг.)

Table 2. Description of the carrot accessions identified for their yield and marketability
(Volgograd Experiment Station of VIR, 2008–2016)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Происхождение / Origin	Урожайность, кг/м ² / Yield, kg/m ²				Товарность, % / Marketability, %		
			Сред- няя / Mean	Min	Max	% к стан- дарту % to the ref.	Сред- няя / Mean	Min	Max
1438	Нантская	Болгария	6,5	4,8	8,1	114	94	90	97
1528	Несравненная	Россия	7,9	7,2	8,6	172	88	83	93
1936	Ленинаканская	Армения	7,3	5,9	8,2	159	92	87	97
2167	Danvers	США	6,3	3,3	9,3	106	97	96	98
2304	Asmer Early market	Великобритания	5,3	3,7	7,2	117	71	55	88
2320	Консервная 63	Молдова	7,9	6,3	8,5	172	90	89	92
2573	Bonanza	Франция	6,1	4,7	7,0	132	84	79	90
2577	Karotka	Чехословакия	7,0	5,2	7,2	152	91	86	96
2585	Flakkese	Бельгия	7,8	5,9	9,6	171	96	95	98
2598	All Season	Австралия	7,5	5,9	9,1	135	89	85	93
2604	№ 9541	США	5,1	3,5	6,3	112	97	92	99
2611	Рогнеда	Россия	6,3	4,3	8,6	138	89	85	93
1285	Шантенэ 2461, стандарт	Россия	4,6	3,75	4,8	100	75	68	79
	HCP ₀₅		1,25						

ние химических веществ в корнеплодах значительно варьирует в зависимости от сорта (гибрида), и в особенностях, от условий выращивания, что проявилось при изучении набора коллекционных образцов моркови в засушливых условиях. Так, содержание сахаров колебалось от 3,0 до 6,85%, аскорбиновой кислоты – от 7,9 до 12,2 мг/100 г, каротина – от 9,5 до 17,9 мг/100 г. Заслуживают внимания образцы с повышенным содержанием наиболее важных химических веществ.

Высоким содержанием (15,0–17,5 мг/100 г) каротина в годы исследований отличались следующие сорто-

образцы: Местная (к-1543, Узбекистан), 'Ameliorée a forcer' (к-1785, Франция), 'Karotka' (к-2577, Чехословакия), 'Amton' (к-2616, ФРГ), 'Polar' (к-2652, ФРГ), 'Sutton' (к-1846, Индия), 'Шантенэ' (Украина) и 'Рогнеда' (Россия). Для них было характерно и повышенное содержание сахаров и аскорбиновой кислоты, за исключением образца 'Karotka', у которого отмечено сравнительно не-высокое (4,7%) содержание сахаров.

Представляет интерес и анализ химического состава образцов моркови, характеризующихся стабильной урожайностью и товарностью корнеплодов (табл. 3).

Таблица 3. Биохимический состав образцов моркови, выделившихся по урожайности и товарности
(Волгоградская ОС ВИР, 2008–2016 гг.)

Table 3. Biochemical composition of the carrot accessions identified for their yield and marketability
(Volgograd Experiment Station of VIR, 2008–2016)

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Образец / Accession	Происхождение / Origin	Содержание /Content of			
			сухих веществ, % / dry matter, %	суммы сахаров, % / sugars, %	аскорбиновой к-ты, мг/100 г / ascorbic acid, mg/100 g	каротина, мг/100 г / carotene, mg/100 g
к-1528	Несравненная	Россия	13,65* 12,70–14,6	6,25 5,5–7,0	11,20 9,1–13,3	13,65 13,1–14,2
к-1936	Ленинаканская	Армения	11,75 11,0–12,5	5,40 4,4–6,4	10,15 8,6–11,7	13,25 10,6–16,5
к-2304	Asmer Early market	Великобритания	12,45 12,1–12,8	5,55 5,0–6,1	10,90 10,1–11,7	11,55 9,0–10,6
к-2320	Консервная 63	Молдова	12,75 12,4–13,1	5,95 4,4–7,4	9,20 7,4–11,0	10,90 6,9–15,0
к-2573	Bonanza F ₁	Франция	11,70 11,5–11,9	5,20 4,1–6,3	9,50 8,4–10,6	15,35 15,0–15,7
к-2577	Karotka	Чехословакия	12,50 12,1–12,9	4,70 4,5–4,9	12,05 10,1–14,0	15,15 13,1–17,2
к-2585	Flakkese	Бельгия	10,70 10,4–11,0	4,35 4,0–4,7	10,85 8,4–13,3	13,5 11,3–15,7
к-2604	№ 9541	США	13,15 12,3–14,0	6,25 6,1–6,4	9,30 8,0–10,6	13,88 12,7–15,6
к-2611	Рогнеда	Россия	13,80 13,1–14,5	6,75 6,3–7,2	9,40 8,0–10,8	20,20 19,4–21,0
к-1285	Шантенэ 2461 (стандарт)	Россия	12,65 12,4–12,9	5,45 5,18–5,73	8,51 7,5–11,0	12,5 11,9–13,1
	HCP ₀₅		0,4	0,7	0,3	1,1

Примечание: * X_{cp} , min–max

Note: * X_{mean} , min–max

Невысоким содержание каротина, аскорбиновой кислоты и сахаров характеризовался сорт 'Консервная-63' (Молдова), но содержание сухих веществ в его корнеплодах было достаточно высокое, и он был наиболее урожайным при высокой товарности (90,5%) продукции.

Выделенные в результате изучения образцы моркови представляют интерес в качестве исходного селекционного материала для условий Волго-Ахтубинской поймы. Особенно ценным материалом являются образцы с повышенным содержанием каротина в корнеплодах.

Заключение

При изучении набора образцов моркови на Волгоградской опытной станции ВИР выявлена неодинаковая реакция образцов, в зависимости от их происхождения и генетических особенностей, на контрастные условия выращивания, при резком переходе от засухи к переувлажнению почвы, что нередко приводит к распространяемости корнеплодов, их уродливости и неизбежно оказывается как на урожайности, так и на качестве продукции.

При этом наблюдали снижение товарности корнеплодов моркови у образцов с высокой массой корнеплода.

Выделены образцы со стабильной урожайностью: 'Несравненная' (к-1528, РФ), 'Лениннаканская' (к-1936, Армения), 'Asmer Early market' (к-2304, Великобритания) и 'Консервная-63' (к-2320, Молдова). Высокой урожайностью и качеством продукции характеризовались 'Нантская' (к-1438, Болгария), 'Лениннаканская' (к-1936, Армения), 'Консервная-63' (к-2320, Молдова), 'All Season' (к-2598, Австралия) и 'Рогнеда' (к-2611, Россия). По уровню товарности проявилось варьирование от 71,0 до 97,0%.

Наивысшими показателями содержания каротина (провитамина А) отличались образцы 'Местная', (к-1543, Узбекистан), 'Amelioree a forcer' (к-1785, Франция) и 'Amton' (к-2616, ФРГ). Выделенные в результате исследований образцы представляют интерес в качестве исходного материала для селекции.

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».

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-003 "Genetic Resources of Vegetable and Cucurbit Crops in the VIR Global Collection: Effective Ways to Expand Their Diversity, Disclose the Patterns of Hereditary Variability, and Use Their Adaptive Potential".

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

Приянишникова В.Е., Хмелинская Т.В. Оценка генофонда моркови по урожайности и качеству на Волгоградской опытной станции ВИР. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):65-70. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-65-70

Pryanishnikova V.E., Khmelinskaya T.V. Evaluation of the carrot gene pool for yield and quality indicators at Volgograd Experiment Station of VIR. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):65-70. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-65-70

ORCID

Pryanishnikova V.E. <https://orcid.org/0000-0002-1255-6378>
Khmelinskaya T.V. <https://orcid.org/0000-0001-5425-1268>

References/Литература

- Derevenskih O.A., Leunov V.I. Basic trends of root crops selection. *Potato and Vegetables*. 2010;(5):22-23. [in Russian] (Деревенских О.А., Леунов В.И. Основные направления селекции корнеплодов. *Картофель и овощи*. 2010;(5):22-23).
- Dobrutskaya E.G., Ushakova O.V., Smirnova A.M. Varietal features of carrot plants (*Daucus carota L.*) in the context of individual variation of qualitative traits. *Vegetable Crops of Russia*. 2015;(3-4):44-47. [in Russian] (Добруцкая Е.Г., Ушакова О.В., Смирнова А.М. Сортовые особенности растений моркови столовой (*Daucus carota L.*) в связи с индивидуальной изменчивостью количественных признаков. *Овощи России*. 2015;(3-4):44-47). DOI: 10.18619/2072-9146-2015-3-4-44-47
- Khmelinskaya T.V., Burenin V.I., Pryanishnikova V.E. Ecological aspects of carrot trait variation. *Vegetable Crops of Russia*. 2017;(2):24-29. [in Russian] (Хмелинская Т.В., Буренин В.И., Приянишникова В.Е. Экологические аспекты изменчивости признаков моркови. *Овощи России*. 2017;(2):24-29). DOI: 10.18619/2072-9146-2017-2-24-29
- Sazonova L.V., Levandovskaya L.I., Krivchenko V.I., Vlasova E.A., Ermakov A.I., Voskresenskaya V.V. (comp.). VIR Guidelines. Study and maintenance of the collection of vegetable plants (carrot, celery, parsley, parsnip, daikon and radish) (Metodicheskiye ukazaniya VIR. Izuchenie i podderzhaniye kollektii ovoshchnykh rastenii [morkov, selderey, petrushka, pasternak, redka i redis]). Leningrad: VIR; 1981. [in Russian] (Методические указания ВИР. Изучение и поддержание коллекции овощных растений (морковь, сельдерей, петрушка, пастернак, редька и редис) / сост.: Л.В. Сазонова, Л.И. Левандовская, В.И. Кривченко, Э.А. Власова, А.И. Ермаков, В.В. Воскресенская. Ленинград: ВИР; 1981).
- Yudaeva V.E., Bokhan A.I., Motyleva S.M. Genetic resources of root vegetables crops in Central Region of Russia. *Vegetable Crops of Russia*. 2017;(4):32-37. [in Russian] (Юдаева В.Е., Бокхан А.И., Мотылева С.М. Генетические ресурсы корнеплодных овощных культур в условиях Центрального региона России *Овощи России*, 2017; (4):32-37). DOI: 10.18619/2072-9146-2017-4-32-37
- 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/10.30901/2227-8834-2020-4-65-70>
- 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
- Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript
- Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на севере Среднего Поволжья

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-71-82



УДК 633.111.1:574.24

Поступление/Received: 06.07.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

И. Д. ФАДЕЕВА¹, И. Н. ГАЗИЗОВ¹, А. Г. ХАКИМОВА²,
О. П. МИТРОФАНОВА^{2*}

¹Федеральный исследовательский центр
«Казанский научный центр Российской академии наук»,
420111 Россия, г. Казань, ул. Лобачевского, 2/31
✉ fad-ir2540@mail.ru

²Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
*✉ o.mitrofanova@vir.nw.ru

Source material for breeding winter bread
wheat in the north of the Middle Volga region

I. D. FADEEVA¹, I. N. GAZIZOV¹, A. G. KHAMICOVA²,
O. P. MITROFANOVA^{2*}

¹Kazan Scientific Center
of the Russian Academy of Sciences,
2/31 Lobachevskogo St., Kazan 420111, Russia
✉ fad-ir2540@mail.ru

²N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
*✉ o.mitrofanova@vir.nw.ru

Актуальность. Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.), благодаря значительному прогрессу в селекции, имеет высокий биологический потенциал продуктивности, однако реализация его довольно низкая. Для изменения ситуации в лучшую сторону необходимо повысить устойчивость создаваемых сортов к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам в регионах возделывания культуры. Для решения этой задачи требуется исходный материал. Цель исследований – в условиях севера Среднего Поволжья охарактеризовать набор образцов озимой мягкой пшеницы коллекции ВИР из числа новых поступлений и рабочей коллекции ФИЦ КазНЦ РАН по хозяйствственно ценным признакам, выявить источники, перспективные для включения в программу скрещиваний. **Материалы и методы.** Проведено трехлетнее полевое изучение 166 образцов озимой мягкой пшеницы по перезимовке и признакам продуктивности растений и колоса согласно методикам ВИР и ГСИ. Лучшие образцы, или источники, отбирали путем сравнения с сортом-стандартом 'Казанская 560', а также с учетом количественных значений параметров «общей адаптивной способности» (OAC_g), дисперсии «специфической адаптивной способности» ($\sigma^2_{CAC_g}$) и «относительной стабильности» (S_{gl}) каждого образца, которые рассчитывали по А. В. Кильчевскому и Л. В. Хотылевой. **Результаты и заключение.** Даны характеристика образцам озимой мягкой пшеницы по хозяйственно ценным признакам. Выявлены группы и подгруппы образцов с разным уровнем изменчивости признаков. Некоторые образцы со стабильным уровнем проявления признаков превосходили сорт-стандарт по продуктивности колоса. Все они представляют интерес для вовлечения в селекцию пшеницы. Показано, что группы образцов, «слабо изменяющиеся» за годы изучения и «умеренно/сильно изменяющиеся», различаются по величинам корреляции между признаками и количеству значимых корреляций.

Ключевые слова: образец, полевая оценка, хозяйственно ценные признаки, относительная стабильность образца, корреляции.

Background. Bread wheat (*Triticum aestivum* L.), due to significant progress in breeding, has high potential of biological productivity, but its implementation is quite low. To change the situation for the better, it is necessary to increase the resistance of developed cultivars to unfavorable abiotic and biotic factors in the regions of its cultivation. To solve this problem, source material is required. The purpose of this research was to evaluate a set of winter wheat accessions from the VIR collection, and first of all, the newly introduced accessions, and the accessions from the working collection of Kazan Scientific Center of the Russian Academy of Sciences for variability of agronomic traits and stability under the conditions of the north of the Middle Volga region, and to identify sources promising for inclusion in the crossing programs. **Materials and methods.** A three-year field study of 166 winter bread wheat accessions was carried out. All accessions were assessed for their overwintering and plant and ear productivity traits using the methods developed by VIR and the State Variety Trials. The best accessions, or sources, were selected by comparing them with the reference cv. 'Kazan 560', taking into account the quantitative values of such indicators as "general adaptability" (OAC_g), variance of "specific adaptability" ($\sigma^2_{CAC_g}$) and "relative stability" (S_{gl}) for each accession according to A. V. Kilchevsky and L. V. Khotyleva. **Results and conclusion.** Descriptions of winter bread wheat accessions are presented in the context of their agronomic traits. Groups and subgroups of accessions with different trait variability levels were identified. Some accessions with stable levels of trait manifestation exceeded the reference in ear productivity. All of them are promising for wheat breeding programs. It is shown that the group of accessions "weakly changing" over the years of study differs from the group of "moderately/strongly changing" accessions in values of correlations between traits and the number of significant correlations.

Key words: accession, field assessment, agronomic traits, relative stability of an accession, correlations.

Введение

Мягкую пшеницу (*Triticum aestivum* L.) возделывают на шести континентах мира и на основании ее географического распространения причисляют к ограниченному числу видов-космополитов. Одна из приоритетных задач современной селекции – повысить устойчивость пшеницы к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам среды, встречающимся в различных регионах возделывания этой культуры, и тем самым поднять реализацию продуктивных возможностей сортов (Pryanishnikov, 2018; Syukov, Menibaev, 2015; Tshikunde et al., 2019; Zhuchenko, 2010). Известно, что создание новых сортов в значительной мере зависит от успешного подбора исходного материала. Цель, задачи и методы, используемые при подборе материала, сменяются по мере усложнения задач селекции, расширения требований, предъявляемых к создаваемым сортам и/или увеличения знаний о биологической природе признаков (Merezhko, 1994). Коллекция пшеницы ВИР, в которой собрано мировое генетическое разнообразие этой культуры, служит базой для поиска исходного материала (Fadeeva, Valiullina, 2009; Maltseva et al., 2019; Maslova et al., 2018; Sokolenko, Komarov, 2016). Цель наших исследований – охарактеризовать набор образцов коллекции озимой мягкой пшеницы ВИР из числа новых поступлений и образцов рабочей коллекции пшеницы ФИЦ КазНЦ РАН по хозяйствственно важным признакам, определить реакцию образцов на условия севера Среднего Поволжья и выявить источники хозяйствственно ценных признаков, наиболее пригодные для использования в селекции в этом регионе.

Материалы и методы

Изучение коллекционных образцов озимой мягкой пшеницы проводили на опытном поле Татарского НИИСХ в 2016/2017, 2017/2018 и 2018/2019 годах; предшественник – чистый пар. Посев осуществляли сеялкой ССФК-7, а уборку урожая – селекционным комбайном Sampo Rosenlew SR 2010. В коллекционном питомнике каждый образец высевали на делянках площадью 2 м². Исходный набор включал 171 образец из коллекции пшеницы ВИР и рабочей коллекции ФИЦ КазНЦ РАН. В составе были 63 образца из разных регионов России, 3 – Белоруссии, 3 – Болгарии, 6 – Казахстана, 6 – Словакии, 3 – Швеции, по одному образцу из Германии, Франции и Молдавии, 8 – Китая, 12 – США, 64 – Украины. Посев проводили в оптимальные сроки (28–31 августа). В первый год зимовки погибло пять образцов (к-65909 'Nebokraj', Украина; к-65940 'Hermes', Германия; к-65935 'Verita', к-65938 'Solaria' и к-65932 'Vanda 9' – из Словакии); все они были исключены из дальнейшего изучения.

В 2016 г. период осеннего кущения озимой пшеницы характеризовался низкими температурами воздуха и большим количеством осадков, что привело к раннему прекращению вегетации. В декабре произошло значительное кратковременное понижение температуры воздуха. В феврале аномально теплая погода с оттепелями и высокий снежный покров способствовали сохранению условий для повышенного расхода питательных веществ в тканях растений. Однако в целом зимние условия не оказали значительного негативного влияния на состояние растений. В 2017 г. в период возобновления весенней вегетации и прохождения растениями фазы кущения условия по влагообеспеченности были благоприятными, в то время как в периоды нали-

ва зерна преобладали влажные условия (Гидротермический коэффициент увлажнения Селянинова, сокращенно ГТК, был равен 4,7), а в период созревания зерна – засушливые (ГТК = 0,2...0,4).

Погода в зимний период вегетации 2017/2018 гг. не осложняла перезимовку растений. Однако весенняя вегетация озимой пшеницы началась позже среднемноголетних сроков. Полный сход снега с опытных полей Татарского НИИСХ произошел 20 апреля. Развитие растений сдерживали низкие температуры воздуха и почвы. Как и в предыдущем году, формирование зерновки и налив зерна проходили в засушливых условиях, что ускорило отток пластических веществ в зерновку и созревание пшеницы.

В зимний период 2018/2019 гг. минимальная температура почвы на глубине залегания узла кущения озимых культур не опускалась ниже -1...+7°C. Длительное сохранение снежного покрова на полях было неблагоприятным фактором для растений озимой пшеницы. Резкие суточные перепады температуры воздуха после схода снежного покрова привели к дополнительной гибели ослабленных перезимовкой растений. В период налива и созревания зерна ГТК составил 1,3...1,8, что способствовало формированию хорошо выполненного зерна.

Полевые учеты перезимовки, полевую и лабораторную оценку признаков продуктивности растений и колоса (число продуктивных стеблей на 1 м², масса зерна колоса, число зерен с колоса, масса 1000 зерен и урожайность зерна с 1 м²) проводили с использованием общепринятых методик (Methods..., 1989; Merezhko, 1999). Отбор лучших образцов осуществляли в сравнении с сортом-стандартом 'Казанская 560', а также с учетом отклонений средних значений признаков образца от средних, рассчитанных для всей совокупности образцов за все годы изучения, и отклонений значений признаков образцов в конкретные годы от их средних за два или три года. Такой отбор – аналог комбинированного отбора, где каждая часть отклонений содержит некоторую информацию о селекционной ценности образца (Falconer, 1981). Названные выше отклонения количественных значений признаков образцов рассмотрены с использованием параметров, предложенных А. В. Кильчевским и Л. В. Хотылевой (Kilchevsky, Khotyleva, 1985a, b), то есть как общая адаптивная способность (OAC_{gi}) образца, варианса его специфической адаптивной способности ($\sigma^2_{CAC_i}$) и относительная стабильность образца (S_{gi}), которую вычисляли по формуле

$$S_{gi} = [(\sigma_{CAC_i}/u + OAC_i) \times 100]%,$$

где u – среднее значение признака для всей совокупности изученных образцов за два или три года.

Два последних параметра применяли для характеристики стабильности образцов. В первом случае – при сравнении их по проявлению одного и того же признака, во втором – разных признаков. Все расчеты и статистическую обработку полученных данных методами вариационного, дисперсионного и корреляционного анализов проводили в соответствии с рекомендациями справочного биометрического пособия (Zaitsev, 1984) и с использованием программ Microsoft Excel и Statistica 7. Следует отметить, что для 16 образцов были получены лишь двухлетние данные, поэтому объем выборок при обработке статистическими методами колебался: в одних случаях составлял 166 образцов, в других – 150, а суммарно с учетом двух- и трехлетнего изучения – 482 и 450 образцов соответственно.

Результаты

Сорта озимой мягкой пшеницы 'Казанская 560', 'Казанская 285', 'Надежда', 'Дарина', 'Универсиада', созданные в Татарском НИИСХ, занимают свыше 150 тысяч га на полях Республики Татарстан. Они обладают высоким уровнем зимостойкости, устойчивости к засухе, толерантны к резким переменам погоды. Статистическая обработка результатов проведенного нами полевого изучения образцов выявила средний уровень вариации у них хозяйственными ценных признаков, за исключением урожайности зерна (табл. 1). Величина коэффициентов вариации (CV) колебалась от 12,5% до 19,4%, а по урожайности зерна – от 21,5% до 22,7%. Двухфакторным дисперсионным анализом показано достоверное влияние на изменчивость признаков как генетических особенностей образцов, так и года изучения (табл. 2). На основании фактических значений критерия Фишера можно предположить, что различия в условиях года больше влияли на изменчивость признаков, чем генетические особенности образцов. Исключением был признак «число зерен с колоса», на который в равной степени оказывали действие оба фактора.

Таблица 1. Изменчивость признаков по результатам трехлетней (2016/2017, 2017/2018, 2018/2019) оценки образцов озимой мягкой пшеницы на опытном поле Татарского НИИСХ

Table 1. Variability of traits based on the results of a three-year evaluation of winter bread wheat accessions in the experimental field of the Tatar Research Institute of Agriculture (2016/2017, 2017/2018, 2018/2019)

Признак	Средняя, ошибка средней/лимиты			Коэффициент вариации и его ошибка, %		
	2016/2017	2017/2018	2018/2019	2016/2017	2017/2018	2018/2019
	n = 150	n = 166	n = 166	n = 150	n = 166	n = 166
Перезимовка, балл	$4,3 \pm 0,1$ 1,4...5,0	$3,9 \pm 0,1$ 1,0...5,0	$4,1 \pm 0,1$ 1,0...5,0	$15,8 \pm 0,9$	$19,2 \pm 1,1$	$18,4 \pm 1,0$
Число продуктивных стеблей, шт./м ²	$301,8 \pm 3,9$ 100...366	$273,2 \pm 4,1$ 56...350	$288,7 \pm 4,2$ 65...362	$16,0 \pm 0,9$	$19,4 \pm 1,1$	$18,6 \pm 1,1$
Масса зерна колоса, г	$1,5 \pm 0,0$ 0,6...2,3	$1,4 \pm 0,0$ 0,7...2,0	$1,5 \pm 0,0$ 0,9...2,1	$19,3 \pm 1,2$	$18,3 \pm 1,0$	$13,9 \pm 0,8$
Число зерен с колоса, шт.	$41,5 \pm 0,6$ 21...63	$40,9 \pm 0,5$ 23...63	$42,6 \pm 0,5$ 26...65	$16,5 \pm 1,0$	$16,0 \pm 0,9$	$14,3 \pm 0,8$
Масса 1000 зерен, г	$35,5 \pm 0,4$ 20,7...45,2	$34,4 \pm 0,4$ 20,3...46,8	$36,5 \pm 0,4$ 20,9...48,2	$13,3 \pm 0,8$	$13,2 \pm 0,7$	$12,5 \pm 0,7$
Урожайность, г/м ²	$433,2 \pm 8,0$ 140,0...638,9	$387,4 \pm 7,4$ 69,0...585,3	$442,8 \pm 7,4$ 77,4...623,3	$22,7 \pm 1,4$	$24,5 \pm 1,4$	$21,5 \pm 1,2$

Для получения высоких урожаев мягкой пшеницы в регионе Среднего Поволжья необходимо создавать сорта с высоким уровнем зимостойкости. В годы изучения в период зимовки не было аномально низких отрицательных температур воздуха. Основными факторами, влияющими на жизнеспособность растений, были длительное нахождение под снежным покровом и выпревание из-за усиленного дыхания при температурах на уровне узла кущения $-1 \dots +2^{\circ}\text{C}$. На основании данных осеннего и весеннего учетов состояния посевов средний уровень зимостойкости за три года сорта-стандарта 'Казанская 560' (к-62565) составил 5,0 баллов, то есть за зимние

периоды в годы изучения состояние посевов не ухудшалось. Примерно такой же уровень зимостойкости имели сорта 'Казанская 84' (к-62431) и 'Универсиада' из Татарстана, к-59048 'Ульяновка 3' из Ульяновской области, сорт 'Поволжская 86' Самарской области, образец 'Artemida' (к-64344) из Украины. Напротив, наиболее изреженными (сохранилось менее 50% растений, зимостойкость 1 балл) оказались образцы к-65059 'Vinnychanka', к-65057 'Лутанивка', к-65629 'Nakhodka 4', все из Украины, и образцы 'Hong zhong 1', к-65072 'Zhong Pin 1507', к-65038 'Yu Mai 31' и к-65033 'Xiao Yan 107' из Китая. Зимостойкость остальных образцов была 3-4 балла (сохранилось 60-80% растений). Доверительный интервал средней перезимовки по всему опыту составил 4,0-4,2 балла (при $P = 99,9\%$, $df = 165$), при этом 119 образцов превысили эти значения, а 47 оказались ниже их. Наиболее стабильными по годам ($\sigma_{\text{CACI}}^2 = 0,00 \dots 0,01$) были 30 образцов, в том числе сорт-стандарт. Среди них 14 образцов из России (к-65760 'Московская 56', к-65374 'Донской простор', к-65372 'Донской маяк', к-65219 'Новоершовская', 'Волжская 29' и другие), а также образцы из Казахстана ('Лютесценс 410 Н39', 'Лютесценс 499 Н8', 'Лютесценс 471 Н8'), Украины (к-64344 'Artemida', к-65047 'Kolos Myronivshchyny', к-65067 'Manzheliya', к-65903 'Spasivka', к-65916 'Zhajvir' и Эритроспер-

ум 14289'), США (к-59322 'Scotty', к-65414 'N 02 Y 4648', к-65416 'N 02 Y 4529', 'Moral'), Словакии (к-65931 'Sarlota') и Китая (к-65076 'Zhong Pin 1630').

Известно, что густота продуктивного стеблестоя озимой мягкой пшеницы зависит от нормы высева, посевной всхожести семян, биологических особенностей образца, сохранности растений в ходе вегетации. В годы изучения число колосоносных стеблей на единице площади перед уборкой у разных образцов варьировало от 56 до 366, а доверительный интервал средней плотности стеблестоя в трехгодичном опыте изменился от 273,0 до 300,0 шт./м² ($P = 99,9\%$, $df = 165$). Ма-

Таблица 2. Влияние генотипа (образца) и года изучения на изменчивость признаков озимой мягкой пшеницы в условиях севера Среднего Поволжья

Table 2. Effect of the genotype (accession) and year of study on the variability in winter bread wheat in the north of the Middle Volga

Варьирование данных	Урожайность, г/м ²			Перезимовка, балл			Число продуктивных стеблей, штука			Масса зерна колоса, г			Число зерен с колоса, штука			Масса 1000 зерен, г		
	$S^2_{\text{ср.}}$	F_{Φ}	S^2_{ep}	F_{Φ}	$S^2_{\text{ср.}}$	F_{Φ}	$S^2_{\text{ср.}}$	F_{Φ}	$S^2_{\text{ср.}}$	F_{Φ}	$S^2_{\text{ср.}}$	F_{Φ}	$S^2_{\text{ср.}}$	F_{Φ}	$S^2_{\text{ср.}}$	F_{Φ}		
Общее df = 449	9119,2	–	0,50	–	2488,6	–	0,07	–	41,8	–	22,1	–	22,1	–	22,1	–		
По градациям фактора «генотип» df = 149	23643,2	26,8**	0,14	6,1**	6952,5	69,1**	0,18	18**	108,5	13,9**	63,2	90,3**	63,2	90,3**	63,2	90,3**		
По градациям фактора «год изучения» df = 2	154415,5	175,1**	5,2	236,4**	25742,1	255,9**	0,7	70**	107,6	13,8**	166,0	237,1**	166,0	237,1**	166,0	237,1**		
Остаточное df = 298	882,1	–	0,02	–	100,6	–	0,01	–	7,8	–	0,7	–	0,7	–	0,7	–		

Обозначения: $S^2_{\text{ср.}}$ – средняя сумма квадратов; F_{Φ} – фактическое значение критерия Фишера; df – число степеней свободы.

** – влияние фактора достоверно при $P = 99\%$ ($F_{\text{табл.}} = 1,15_{\text{p=0,05}}$ и $F_{\text{табл.}} = 1,22_{\text{p=0,01}}$ при $df = 149$ для большей дисперсии, соответственно; $F_{\text{табл.}} = 3,03_{\text{p=0,05}}$ и $F_{\text{табл.}} = 4,68_{\text{p=0,01}}$ при $df = 2$ для большей и $df = 298$ меньшей дисперсии, соответственно)

Designations: $S^2_{\text{ср.}}$ is the mean sum of squares; F_{Φ} is the actual value of the Fisher criterion; df is the number of degrees of freedom.

** – фактор влияния является значимым при $P = 99\%$ ($F_{\text{табл.}} = 1,15_{\text{p=0,05}}$ и $F_{\text{табл.}} = 1,22_{\text{p=0,01}}$ with $df = 149$ for larger and $df = 298$ for smaller variances, respectively; $F_{\text{табл.}} = 3,03$ $P = 0,05$ and $F_{\text{табл.}} = 4,68$ $P = 0,01$ with $df = 2$ for larger and $df = 298$ for smaller variances, respectively)

лое число продуктивных стеблей (до 153 шт./м²) наблюдали у низкозимостойких образцов, а наиболее высокое (306–366 шт./м²) – у всех хорошо зимующих образцов, как названных выше, так и у к-55759 'Луна', к-64327 'Garant', к-65366 'Odes'ka 200', к-65049 'Vduachna' – из Украины, 'Лютесценс 471 Н8' – Казахстана, к-64009 'Eroica II' – Швеции и 'Moral' – США. Сорт-стандарт 'Казанская 560', входящий в эту группу, имел в среднем 346,3 стеблей на 1 м², ОАС_i = 59,9; σ²_{CACi} = 3,0, то есть у него стабильно к уборке сохранялось больше стеблей, чем в среднем по опыту. По плотности стеблестоя его незначительно превосходили образцы 'Универсиада' (x_{cp} = 359,3; ОАС_i = 72,9; σ²_{CACi} = 69,3), 'Казанская 84' (x_{cp} = 350,3; ОАС_i = 63,9; σ²_{CACi} = 134,3), 'Поволжская 86' (x_{cp} = 350,3; ОАС_i = 63,9; σ²_{CACi} = 94,30) и 'Artemida 86' (x_{cp} = 351,3; ОАС_i = 64,9; σ²_{CACi} = 37,3), но они были менее стабильными. Превышал по стабильности сорт-стандарт лишь образец 'Ульяновка 3' (x_{cp} = 345,0; ОАС_i = 58,6; σ²_{CACi} = 1,0).

Доверительные интервалы средних значений основных параметров продуктивности колоса, а именно массы зерна и числа зерен, а также массы 1000 зерен, составили 1,41...1,54 г, 40,1...43,3 шт. и 34,3...36,6 г соответственно. По результатам трехлетней оценки наиболее высокую среднюю массу зерна колоса (1,77–2,09 г) и одновременно числа зерен с колоса (49,7–55,7 шт.) имели девять образцов, причем у некоторых из них средние значения обоих признаков были выше показателей сорта-стандарт (табл. 3). Наряду с этими образцами по числу зерен с колоса превосходили сорт-стандарт к-65025 'Enola' (Болгария) – 50,7 шт., к-65925 'Ignis' и к-65930 'Stanislava' (Словакия) – 54,3 и 52,3 шт. соответственно; к-65364 'Zustrich' – 50,1 шт., к-65057 'Lytanivka' – 51,1 шт., к-64501 'Luganchanka' – 51,3 шт., к-65902 'Zluka' – 53,3 шт. и к-64335 'Yana' – 63,7 шт. (все из Украины) и другие. Самая высокая озерненность колоса была у к-65059 'Vinnychanka', к-65902 'Zluka', к-65902 'Luganchanka' и 'Hong zhong 3', при этом все эти образцы были также стабильными (σ²_{CACi} = 0,28...0,80) по проявлению этого признака. Что касается массы 1000 зерен, то наиболее высокие значения признака имели 18 образцов (41,0–46,1 г; ОАС_i = 5,5...10,7 г), они были выше и средней по опыту, и сорта-стандарт. Среди них стабильными (σ²_{CACi} = 0,25...1,34) были российские образцы 'Лыговская 8' (Курская обл.), к-65370 'Дон 107' и к-65372 'Донской маяк' (Ростовская обл.), к-65608 'Волжская 16' (Ульяновская обл.), а также образцы из Казахстана ('Лютесценс 474 Н18'), Украины (к-65044 'Monolog', к-65059 'Vinnychanka', к-65633 'Poshana', к-65917 'Zolotoglava') и Швеции (к-63997 'Bore II'). Однако 'Карабалыкская озимая' (Казахстан) и к-58531 'Славянка' (Владимирская обл.) с наиболее высокой средней массой 1000 зерен (46,1 и 45,1 г) были нестабильными (σ²_{CACi} = 9,6 и σ²_{CACi} = 4,3 соответственно).

Традиционный путь увеличения производства зерна озимой мягкой пшеницы – рост ее урожайности. Сравнение средней урожайности образцов по всему опыту (420,7 ± 7,4 г/м²) со средней урожайностью образцов в конкретный год показало, что наиболее благоприятные условия для проявления признаков продуктивности сложились в 2019 г. (442,8 ± 7,4 г/м²), а более жесткие – в 2018 г. (387,4 ± 7,4 г/м²). Рассчитанные отклонения (ОАС_i) средней урожайности образцов за годы изучения от средней урожайности по опыту варьировали от -343,3 до 190,3, причем 74 образца (44,6% всех изученных образцов) имели урожайность ниже средней по опыту,

а 92 образца (55,4%) превышали ее. Наиболее высокую среднюю урожайность показали семь образцов из России, в том числе сорт-стандарт (611,1 г/м²), три из Украины и к-64009 'Eroica II' из Швеции (табл. 4). Превосходила по средней урожайности сорт-стандарт в течение двух лет лишь 'Поволжская 86'. Сравнение варианс лучших по урожайности образцов свидетельствовало в пользу меньшей изменчивости по годам к-64581 'Донэко' (σ²_{CACi} = 161,4; Россия, Ростовская обл.) и к-61966 'Безенчукская 380' (σ²_{CACi} = 228,3; Россия, Самарская обл.), наиболее изменчивым был сорт 'Кинельская 8' (σ²_{CACi} = 2389,0; Россия, Самарская обл.). Следует также отметить, что плюс-отклонения по урожайности в сочетании с плюс-отклонениями по всем другим изученным признакам от соответствующих их средних по опыту наблюдали у 63 образцов, из них все три года у к-55759 'Луна', к-61966 'Безенчукская 380', к-65219 'Новоершовская', 'Кинельская 8' и 'Поволжская 86' из России и бывшего СССР, к-65067 'Manzheliya' и к-65047 'Kolos Mytronivshchyny' из Украины и к-64009 'Eroica II' из Швеции. Сорт-стандарт не вошел в эту группу, поскольку в 2017 и 2018 г. имел массу 1000 зерен ниже средней по опыту.

Способность адаптироваться к неблагоприятным условиям среды без существенного снижения уровня урожайности – одно из важнейших свойств, которым должны обладать новые сорта пшеницы. Поскольку по существу показатель относительной стабильности S_{gi} аналогичен коэффициенту вариации при оценке генотипа в ряде сред (Kilchevsky, Khotyleva, 1985a), представляло интерес классифицировать образцы с учетом значений S_{gi} одновременно всех изученных признаков. Величина S_{gi} по отдельным признакам варьировала от 0 до 50,3%. Принимая во внимание общепринятую качественную характеристику вариабельности любого признака в зависимости от величины коэффициента вариации, мы условно объединили образцы в группы: «слабо изменяющиеся», у которых S_{gi} по каждому изученному признаку была менее 10%, «умеренно и сильно изменяющиеся» – S_{gi} = 0...20% и S_{gi} > 20% соответственно. Численность полученных групп составила 110, 46 и 10 образцов. Группу «слабо изменяющиеся» образовали образцы в основном из России (51) и Украины (36), а также Белоруссии (3), Казахстана (4), Болгарии (2), Словакии (1), Швеции (3), Китая (4) и США (6). Поскольку в эту группу входили образцы как с высокими, так и низкими значениями признаков, ее рассматривали как полиморфную. Так, из упомянутых выше 63 образцов, у которых значения всех признаков превысили средние по опыту, 19 были отнесены к «слабо изменяющимся» (13 образцов из России и бывшего СССР, 5 – Украины и один – Швеции). В такую же группу, но с низкими значениями признаков, вошли к-65297 'Barvina' и к-65319 'Utes' из Украины, к-65395 KS92WGRC19 и к-65393 KS96WGRC39 из США. Среди «умеренно и сильно изменяющихся» были 17 образцов, у которых по годам наилучше варьировала урожайность (S_{gi} = 10,1–15,8%), 22 образца с колеблющимися массой зерна колоса (S_{gi} = 10,0–42,2%), числом зерен с колоса (S_{gi} = 11,1–42,2%) и урожайностью зерна (S_{gi} = 11,5–45,4%), а также 15 образцов с разным уровнем перезимовки (S_{gi} = 10,1–21,2%) и числом продуктивных стеблей на квадратном метре (S_{gi} = 8,5–22,0%). Лучшими по комплексу признаков и близкими к «слабо изменяющимся» образцам были к-62733 'Инна' (Россия, Московская обл.), к-65303 'Slik' и к-65903 'Spasivka' (Украина). У образца к-65057 'Lytanivka' (Украина) все признаки, за исключением массы 1000 зерен, сильно варьировали

Таблица 3. Характеристика образцов озимой мягкой пшеницы с наибольшими значениями признаков продуктивности колоса по параметрам адаптивности и стабильности

Table 3. Description of winter bread wheat accessions with the highest values of ear productivity traits according to the adaptability and stability parameters

Номер по каталогу-ВИР	Образец	Масса зерна колоса, г				Число зерен с колоса, штук				Масса 1000 зерен, г			
		X_{cp}	OAC_i	σ^2_{CACi}	$S_{gi} \%$	X_{cp}	OAC_i	σ^2_{CACi}	$S_{gi} \%$	X_{cp}	OAC_i	σ^2_{CACi}	$S_{gi} \%$
Россия													
63565	Казанская 560 (ст.)	1,77	0,30	0,003	3,3	50,9	9,3	0,7	1,7	34,7	-0,8	1,2	3,2
	Константиновская	2,08	0,61	0,006	3,7	49,7	8,1	2,0	2,8	41,9	6,5	2,7	3,9
61966	Безенчукская 380	1,83	0,36	0,003	3,2	50,5	8,8	4,9	4,4	36,3	0,9	0,6	2,1
Китай													
	Hong zhong 1	2,03	0,56	0,003	2,8	51,8	10,1	2,3	2,9	39,3	3,8	0,4	1,6
	Hong zhong 3	2,07	0,60	0,003	2,8	53,8	12,1	0,8	1,7	38,4	3,0	1,2	3,2
Украина													
65045	Mykolayivka	1,89	0,42	0,013	6,1	49,8	8,1	8,8	6,0	38,0	2,5	0,3	1,3
65059	Vinnychanka	2,07	0,60	0,003	2,8	50,0	8,3	0,3	1,1	41,3	5,9	1,1	2,6
65369	Tsyghanka	2,07	0,60	0,016	6,1	55,7	14,0	12,5	6,3	37,3	1,8	2,2	4,0
65636	Fantaziya odes'ka	2,09	0,62	0,023	7,2	52,8	11,1	12,1	6,6	39,5	4,1	0,8	2,3

Обозначения: X_{cp} – среднее; OAC_i – общая адаптивная способность; σ^2_{CACi} – варианса специфической адаптивной способности; S_{gi} – относительная стабильность образца (генотипа)

Designations: X_{cp} is the average; OAC_i means general adaptability; σ^2_{CACi} means variance of specific adaptability; S_{gi} means relative stability of the accession (genotype)

Таблица 4. Характеристики высокурожайных образцов по перезимовке, числу стеблей на 1 м² и параметрам общой и специфической адаптивной способности и относительной стабильности

Table 4. Description of high-yielding accessions in terms of their overwintering, number of stems per 1 m² and parameters of general and specific adaptability and relative stability

Номер по каталогу ВИР	Образец	Урожайность зерна, г/м ²				Перезимовка, балл				Число стеблей шт./м ²			
		X _{cp}	OAC _i	σ ² _{OAC_i}	S _{gi}	X _{cp}	OAC _i	σ ² _{OAC_i}	S _{gi}	X _{cp}	OAC _i	σ ² _{OAC_i}	S _{gi}
Россия													
64581	Донэко	535,9	115,1	161,4	2,4	4,1	0,03	0,003	1,4	287,7	1,3	17,6	1,5
	Тарасовская 70	556,4	135,7	894,7	5,4	4,6	0,47	0,023	3,5	319,7	33,3	136,3	3,7
	Кинельская 8	547,8	127,1	2389,0	8,9	4,6	0,50	0,070	6,2	320,0	33,6	388,0	6,2
61966	Безенчукская 380	561,2	140,5	228,3	2,7	4,4	0,30	0,000	0,0	306,2	19,8	2,7	0,5
	Константиновская	565,7	144,9	1551,8	7,0	3,9	-0,23	0,023	3,8	272,0	-14,4	85,2	3,4
	Поволжская 86	608,7	188,0	1542,5	6,5	5,0	0,87	0,003	1,2	350,3	63,9	94,3	2,8
63565	Казанская 560 ст.	611,1	190,3	498,4	3,7	5,0	0,87	0,003	1,2	346,3	59,9	3,0	0,5
Украина													
65067	Manzheliya	530,3	169,5	1140,8	6,4	4,5	0,43	0,003	1,3	319,3	32,9	26,3	1,6
65365	Lagidna	535,3	114,6	840,0	5,4	4,6	0,47	0,093	7,1	319,7	33,3	464,3	6,7
65636	Fantaziya odes'ka	552,6	131,9	538,7	4,2	3,8	-0,33	0,023	4,2	265,4	-21,0	97,2	3,7
Швеция													
64009	Eroica II	555,0	134,3	1364,0	6,7	4,7	0,60	0,070	6,0	328,3	41,9	412,3	6,2

Обозначения: OAC_i – общая адаптивная способность; σ²_{OAC_i} – варианса специфической адаптивной способности; S_{gi} – относительная стабильность образца (генотипа)
 Designations: OAC_i means general adaptability; σ²_{OAC_i} means variance of specific adaptability; S_{gi} means relative stability of the accession (genotype)

($S_{gi} = 30,1\text{--}50,1\%$). Возможно, это обусловило его низкую урожайность ($69,0\text{...}216,0 \text{ г/м}^2$) в годы изучения. Таким образом, в условиях севера Среднего Поволжья образцы различались по уровню изменчивости признаков, при этом некоторые образцы, независимо от того относились они к группам «слабо» или «умеренно и сильно изменяющимся», имели сходные значения отдельных признаков.

Для выяснения вопроса, влияют ли выявленные различия по уровню изменчивости признаков у образцов на характер и силу линейных корреляций между признаками, сравнили группу из 100 фенотипически «слабо изменяющихся» образцов с группой из 33 «умеренно плюс сильно изменяющихся» образцов в разные годы изучения (табл. 5). В первом случае обнаружены статистически значимые (при $P = 0,95$ и $df = 98$) положительные корреляции слабой и средней силы ($r = 0,25\text{...}0,68$) в зависимости от года между урожайностью и всеми другими признаками. Прямая очень высокой силы связь ($r = 0,95\text{...}1$) выявлена лишь между перезимовкой и числом продуктивных стеблей, причем вариации обоих признаков были слабо и отрицательно сопряжены ($r = -0,23\text{...}-0,35$) с изменчивостью числа зерен и массы зерна колоса и независимо варьировали от массы 1000 зерен. Средней и слабой силы прямые связи обнаружены между массой зерна колоса и числом зерен ($r = 0,65\text{...}0,75$), массой зерна колоса и массой 1000 зерен ($r = 0,32\text{...}0,40$). В то же время между числом зерен с колоса и массой 1000 зерен показана слабой силы отрицательная связь ($r = -0,29\text{...}-0,42$). Какого-либо существенного влияния условий года на силу и характер корреляций в группе «слабо изменяющихся» образцов не отмечено. Во второй выборке по сравнению с первой (см. табл. 5) наблюдали сохранение сильной зависимости ($r = 0,95\text{...}1$) между вариациями признаков «перезимовка» и «число стеблей перед уборкой на 1 м²», усиление прямых связей этих признаков с урожайностью ($r = 0,39\text{...}0,84$), особенно в 2018 и 2019 г., и отрицательных – с массой зерна колоса ($r = -0,36\text{...}-0,62$) и числом зерен с колоса ($r = -0,34\text{...}-0,72$). Корреляции достоверны при $P = 0,95$ и $df = 31$. Наряду с этими изменениями существенно снизилось число достоверных корреляций между урожайностью и признаками продуктивности колоса, а также между отдельными признаками продуктивности. Проявились различия и по силе связей между признаками в разные годы изучения образцов. В целом корреляции между признаками в группе «слабо изменяющихся» образцов сохранялись в разные годы и отличались от таковых в группе «умеренно плюс сильно изменяющихся» образцов, которые по годам варьировали сильнее.

Обсуждение результатов

Для селекции пшеницы в различных регионах России требуются источники не только превосходящие возделываемые сорта по отдельным улучшаемым признакам или их комплексам, но обладающие разнообразными адаптивными реакциями, способствующими получению стабильных урожаев. Благодаря проведенному полевому изучению образцов озимой мягкой пшеницы из разных стран мира и регионов России и применению различных методов статистического анализа, получена информация о характере изменчивости ряда хозяйствственно ценных признаков пшеницы в условиях севера Среднего Поволжья, разнородности изученных образцов коллекции ВИР и рабочей коллекции ФИЦ КазНЦ РАН по уровню из-

менчивости их признаков, а также влиянии величины этого параметра на количество достоверных корреляционных связей между признаками и степень их выраженности.

Если рассматривать стабильное проявление признаков у образцов в разных условиях их выращивания в качестве параметра их адаптивной способности, то в пределах изученной выборки можно выделить группы образцов, в разной степени приспособленных к условиям севера Среднего Поволжья. Эти группы будут соответствовать группам «слабо», «умеренно» и «сильно изменяющихся» образцов. В пределах каждой из них обнаружены подгруппы. Например, в составе группы «слабо изменяющиеся» – подгруппы с разными количественными значениями признаков, а «умеренно плюс сильно изменяющиеся» – подгруппы, различающиеся по комплексам наиболее сильно варьирующих признаков. Некоторые из подгрупп описаны при изложении результатов исследований. Как проявляется такая дифференциация на генетическом, биохимическом и/или физиологическом уровнях еще предстоит выяснить. Лишь после этого можно будет определить значимость использования такого подхода для характеристики образцов коллекции ВИР.

Среди образцов, наиболее интересных для вовлечения в селекционные программы ФИЦ КазНЦ РАН, можно назвать 'Волжскую 16', 'Донэко', 'Поволжскую 86', 'Славянку' из России и 'Monolog' из Украины. У всех этих образцов признаки слабо варьировали по годам, а значения отдельных признаков продуктивности колоса и массы 1000 зерен превосходили значения соответствующих признаков контрольного сорта 'Казанская 560' или были на их уровне. Сорт-стандарт в рамках предложенной классификации можно охарактеризовать как высоко адаптивный (значения S_{gi} по разным признакам от 0,5 до 3,7%), зимостойкий, высокоурожайный, с большим числом зерен с колоса, большой массой зерна колоса, но низкой массой 1000 зерен (см. табл. 3 и 4). Более высокие, чем у сорта 'Казанская 560', значения всех трех признаков продуктивности колоса наблюдали у образцов из Китая 'Hong zhong 1' и 'Hong zhong 3', которые были стабильными по всем признакам, при этом низко зимостойкими. Возможно, из-за лучшей обеспеченности более редкого стеблестоя питательными веществами эти образцы формировали крупное зерно, или у них, благодаря селекции, на более высоком энергетическом уровне достигнут компромисс между числом и размерами образующихся зерновок в колосе. Хотя эти предположения нуждаются в дальнейшей экспериментальной проверке, образцы можно рекомендовать для использования в селекции.

Следует также отметить, что линии к-65395 KS92W-GRC19 и к-65393 KS96WGRС39 из США, которые были стабильными, но с пониженными показателями перезимовки и урожайности, представляют ценность для селекции как источники различных генов устойчивости. Показано, что линия KS92WGRС19 несет ржаные транслокации T4BS.4BL-6RL и T1AL.1RS от сорта 'Amigo' и устойчива к гессенской мухе (*Mayetiola destructor* Say) (Sebesta et al., 1997), а линия KS96WGRС39 устойчива к желтой пятнистости (*Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs.), бурой ржавчине (*Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*) (Brown-Guedira et al., 1999) и стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks. et Henn) (Baranova et al., 2018).

Известно, что хозяйственно ценные признаки в большинстве своем находятся под полигенным контролем,

Таблица 5. Коэффициенты корреляции Пирсона между признаками в группе из 100 фенотипически «слабо изменяющихся» образцов (верхняя диагональ) и группе из 33 «умеренно плюс сильно изменяющихся» образцов (нижняя диагональ)

Table 5. Pearson's correlation coefficients between traits in a group of 100 phenotypically "weakly changing" accessions (lower diagonal) and a group of 33 "moderately plus strongly changing" accessions (upper diagonal)

Признак	Год изучения	Признак																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
Урожайность, г/м ²	2017	0,50	0,71	0,49	0,39	0,44	0,50	0,39	0,43	0,36	0,23	0,27	0,09	0,02	-0,16	0,46	0,31	0,32
Урожайность, г/м ²	2018	0,90	0,82	0,62	0,63	0,63	0,63	0,63	-0,10	0,42	0,16	-0,50	0,25	-0,37	0,37	0,41	0,41	
Урожайность, г/м ²	2019	0,95	0,94	0,83	0,78	0,84	0,83	0,78	0,84	-0,17	0,09	0,04	-0,50	-0,07	-0,35	0,30	0,25	0,32
Перезимовка, балл	2016/2017	0,56	0,52	0,65	0,95	0,96	1,00	0,95	0,96	-0,59	-0,38	-0,47	-0,63	-0,34	-0,40	-0,12	-0,15	-0,06
Перезимовка, балл	2017/2018	0,58	0,58	0,68	0,95	0,95	0,95	1,00	0,96	-0,62	-0,39	-0,51	-0,72	-0,42	-0,52	-0,09	-0,08	0,00
Перезимовка, балл	2018/2019	0,55	0,56	0,68	0,97	0,96	0,97	0,96	1,00	-0,60	-0,36	-0,48	-0,69	-0,36	-0,47	-0,09	-0,10	-0,02
Число стеблей, шт./м ²	2017	0,57	0,52	0,66	1,00	0,95	0,97	0,95	0,97	-0,58	-0,37	-0,47	-0,63	-0,35	-0,40	-0,11	-0,15	-0,06
Число стеблей, шт./м ²	2018	0,58	0,57	0,68	0,95	1,00	0,96	0,95	0,96	-0,62	-0,38	-0,50	-0,72	-0,42	-0,53	-0,08	-0,07	0,01
Число стеблей, шт./м ²	2019	0,55	0,56	0,68	0,97	0,96	1,00	0,97	0,96	-0,60	-0,36	-0,49	-0,69	-0,36	-0,48	-0,09	-0,10	-0,01
Масса зерна колоса, г	2017	0,55	0,53	0,43	-0,34	-0,27	-0,30	-0,33	-0,27	-0,30	0,73	0,85	0,68	0,45	0,22	0,65	0,55	0,52
Масса зерна колоса, г	2018	0,52	0,56	0,44	-0,33	-0,29	-0,30	-0,33	-0,29	-0,30	0,96	0,87	0,25	0,75	0,07	0,68	0,68	0,61
Масса зерна колоса, г	2019	0,58	0,59	0,51	-0,28	-0,23	-0,25	-0,27	-0,24	-0,25	0,95	0,96	0,44	0,58	0,27	0,67	0,63	0,59
Число зерен, шт.	2017	0,34	0,33	0,23	-0,35	-0,31	-0,33	-0,35	-0,32	-0,34	0,75	0,73	0,72	0,46	0,74	-0,09	-0,18	-0,24
Число зерен, шт.	2018	0,32	0,33	0,23	-0,30	-0,31	-0,30	-0,30	-0,32	-0,31	0,66	0,71	0,68	0,95	0,53	0,06	0,04	-0,03
Число зерен, шт.	2019	0,33	0,31	0,26	-0,28	-0,28	-0,28	-0,27	-0,28	-0,29	0,65	0,67	0,69	0,95	0,96	-0,49	-0,54	-0,61
Масса 1000 зерен, г	2017	0,34	0,34	0,33	0,01	0,06	0,04	0,02	0,06	0,04	0,39	0,37	0,40	-0,29	-0,34	-0,35	0,96	0,97
Масса 1000 зерен, г	2018	0,25	0,31	0,27	-0,02	0,03	0,01	-0,03	0,03	0,02	0,34	0,33	0,35	-0,31	-0,40	-0,39	0,96	0,96
Масса 1000 зерен, г	2019	0,29	0,32	0,31	0,03	0,08	0,06	0,02	0,08	0,06	0,33	0,32	0,34	-0,33	-0,39	-0,42	0,97	0,97

Статистически незначимые коэффициенты даны жирным курсивом, прямым шрифтом – значимые с вероятностью 0,95 при df = 98 или df = 31
Statistically insignificant coefficients are given in bold italics; significant ones with a probability of 0.95 for df = 98 or df = 31 are in roman type

причем коррелированный ответ, проявляющийся в изменении фенотипических значений двух и более признаков, может быть связан с плейотропными эффектами локусов, контролирующих эти количественные признаки, неравновесием по сцеплению близко расположенных локусов или внутрilocусными взаимодействиями (Kartavtsev, 2009). Изменения в системе связей между признаками обычно происходят под действием внешних факторов, однако закономерности этих изменений исследованы пока недостаточно (Rostova, 2002). Выявленные нами различия в системе корреляций между признаками свидетельствовали, во-первых, о влиянии уровня изменчивости признаков у образцов на проявление корреляционных связей и, во-вторых, об усилении корреляционных зависимостей между отдельными парами признаками при увеличении размаха их варьирования. Эффект, когда изменяющиеся условия жизни для популяции или групп объектов приводят к росту разброса (дисперсии) различных физиологических параметров (в нашем случае хозяйственными ценных признаков) и одновре-

менно к увеличению корреляции между ними, хорошо известен (Gorban et al., 1997). Наши данные лишь подтверждают этот приспособительный эффект, однозначного объяснения которому пока нет.

Выводы

Набор образцов из коллекции ВИР и рабочей коллекции ФИЦ КазНЦ РАН охарактеризован по хозяйственными признакам и их изменчивости в условиях севера Среднего Поволжья. Выявлены источники, превосходящие сорт-стандарт по отдельным признакам и комплексам признаков, при этом стабильно проявляющие свои свойства в разные годы выращивания. Эти образцы рекомендованы для включения в селекционные программы. Полученные знания о характере изменчивости признаков, системе корреляций между ними, их зависимости от уровня изменчивости признаков у образцов могут найти применение при определении стратегии отбора в гибридных поколениях.

Работа выполнена в рамках государственных заданий по тематическим планам:

ВИР, проект № 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»;

Там НИИСХ, обособленного структурного подразделения ФИЦ КазНЦ РАН, (номер регистрации АААА-A18-118031390148-1) «Мобилизация генетических ресурсов растений и животных, создание новаций, обеспечивающих производство биологически ценных продуктов питания с максимальной безопасностью для здоровья человека и окружающей среды».

The research was performed within the frameworks of the State Tasks according to the theme plans of:

VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for and viability maintenance, and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production";

Tatar Research Institute of Agriculture, a separate structural subdivision of Kazan Scientific Center of the RAS, (registration number: АААА-А18-118031390148-1) "Mobilitation of plant and animal genetic resources, creation of innovations that ensure the production of biologically valuable food products with maximum safety for human health and the environment".

References/Литература

- Baranova O.A., Mikhailova L.A., Kovalenko N.M., Khakimova A.G., Pykkenen V.P., Mitrofanova O.P. Resistance of winter bread wheat accessions from the VIR plant genetic resources collection to stem rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*). A catalogue (Ustoychivost obraztsov ozimoy myagkoy pshenitsy iz kollektii geneticheskikh resursov rasteniy VIR k steblevoy rzhavchine [*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*]. Katalog). St. Petersburg: AlfaMig; 2018. [in Russian] (Баранова О.А., Михайлова Л.А., Коваленко Н.М., Хакимова А.Г., Пюккенен В.П., Митрофанова О.П. Устойчивость образцов озимой мягкой пшеницы из коллекции генетических ресурсов растений ВИР к стеблевой ржавчине (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*). Каталог. Санкт-Петербург: АльфаMиг; 2018).
- Brown-Guedira G.L., Cox T.S., Bockus W.W., Gill B.S., Sears R.G., Leath S. Registration of KS96WGRC38 and KS96WGRC39 tan spot-resistant hard red winter wheat germplasms. *Crop Science*. 1999;39(2):596-596. DOI: 10.2135/cropsci1999.0011183X003900020069x
- Fadeeva I.D., Valiullina G.N. The use of collection of VIR for selection of winter wheat in condition Everage Volga region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2009;166:578-583. [in Russian] (Фадеева И.Д., Валиуллина Г.Н. Использование коллекции ВИР для создания сортов озимой пшеницы в условиях сред- него Поволжья. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2009;166:578-583).
- Falconer D.S. *Introduction to Quantitative Genetics*, 2nd ed. London; New York: Longmans Green; 1981.
- Gorban A.N., Smirnova E.V., Cheusova E.P. Group stress: dynamics of correlations during adaptation and organization of systems of environmental factor systems (Gruppovoy stress: dinamika korrelyatsiy pri adaptatsii i organizatsii system ekologicheskikh faktorov). Krasnoyarsk;1997. [in Russian] (Горбань А.Н., Смирнова Е.В., Чеусова Е.П. Групповой стресс: динамика корреляций при адаптации и организация систем экологических факторов. Красноярск; 1997. URL: <http://ievbras.ru/ecostat/Kiril/Article/A28/Adapt1.pdf> [дата обращения: 24.10.2020].
- Kartavtsev Yu.F. *Molecular evolution and population genetics: a tutorial* (Molekulyarnaya evolyutsiya i populyatsionnaya genetika. 2nd ed. Vladivostok: Publishing House of the Far Eastern University; 2009. [in Russian] (Картавцев Ю.Ф. Молекулярная эволюция и популяционная генетика. 2-е изд. Владивосток: издательство Дальневосточного университета; 2009).
- Kilchevsky A.V., Khotyleva L.V. A method for estimation of genotypes adaptive ability and stability, of environment's differentiative ability. I. Grounds of the method. *Genetika*. 1985a;21(9):1481-1490. [in Russian] (Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, дифференцирую-

- щей способности среды. Сообщение I. Обоснование метода. *Генетика*. 1985a;21(9):1481-1490).
- Kilchevsky A.V., Khotyleva L.V. *A method for estimation of genotypes adaptive ability and stability, of environment's differentiative ability. II. Numerical model and discussion*. *Genetika*. 1985b;21(9):1481-1490. [in Russian] (Кильчевский А.В., Хотылева Л.В. Метод оценки адаптивной способности и стабильности генотипов, дифференцирующей способности среды. Сообщение II. Числовой пример и обсуждение. *Генетика*. 1985b;21(9):1491-1498).
- Maltseva L.T., Filippova E.A., Bannikova N.Yu. Features of winter wheat breeding in the Urals. In: N.A. Surin, N.B. Zobova (eds). *Optimization of the breeding process as a factor in the stabilization and growth of crop production in Siberia (Optimizatsiya selektsionnogo protsessa – faktor stabilizatsii i rosta produktivnosti rasteniy v Sibiri)*. Krasnoyarsk; 2019. p.127-131. [in Russian] (Мальцева Л.Т., Филиппова Е.А., Банникова Н.Ю. Особенности селекции озимой пшеницы в Зауралье. В кн.: *Оптимизация селекционного процесса – фактор стабилизации и роста продукции растениеводства Сибири* / под ред. Н.А. Сурина, Н.В. Зобовой. Красноярск; 2019. С.127-131). URL: <https://ksc.krasn.ru/upload/medialibrary/0b9/0b94c6cee3826ba952f4edfd6be23c98.pdf> [дата обращения: 02.10.2020].
- Maslova G.Ya., Abdryaev M.R., Sharapov I.I., Sharapova Yu.A. The results of studying collection material of winter wheat in the conditions of Samara region. *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2018;20(2(3)):446-449. [in Russian] (Маслова Г.Я., Абдриев М.Р., Шарапов И.И., Шарапова Ю.А. Результаты изучения коллекционного материала озимой пшеницы в условиях Самарской области. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2018;20(2(3)):446-449). DOI: 10.24411/1990-5378-2018-00144
- 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 izuchenie mirovoi kollekcii pshenitsy, egilopsa i tritikala: 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).
- Merezhko A.F. The problem of donors in plant breeding. St. Petersburg: VIR; 1994. [in Russian] (Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. Санкт-Петербург: ВИР; 1994).
- Methods of state crop variety trials. Second issue. Cereals, groats, legumes, maize and fodder crops. Moscow; 1989. [in Russian] (Методика государственного сортоспытования сельскохозяйственных культур. Выпуск второй. Зерновые, крупяные, зернобобовые, кукуруза и кормовые культуры. Москва; 1989). URL: https://gossortrf.ru/wp-content/uploads/2019/08/metodika_2.pdf [дата обращения: 13.09.2020].
- Pryanishnikov A.I. *Scientific bases of adaptive breeding in the Volga region (Nauchnye osnovy adaptivnoi selektsii v Povolzhye)*. Moscow: RAS; 2018. [in Russian] (Прянишников А.И. Научные основы адаптивной селекции в Поволжье. Москва: РАН; 2018).
- Rostova N.S. Correlations: structure and variability. In: *Proceedings of the St. Petersburg Society of Naturalists. Ser. 1. Vol. 94*. St. Petersburg: St. Petersburg University; 2002. [in Russian] (Ростова Н.С. Корреляции: структура и изменчивость. В кн.: *Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. Сер. 1. Т. 94*. Санкт-Петербург: СПбГУ; 2002).
- Sebesta E.E., Hatchett J.H., Friebe B., Gill B.S., Cox T.S. Sears R.G. Registration of KS92WGRC17, KS92WGRC18, KS92WGRC19, and KS92WGRC20 winter wheat germplasm resistant to Hessian fly. *Crop Science*. 1997;37(2):635-635. DOI: 10.2135/cropsci1997.0011183X003700020065x
- Sokolenko N.I., Komarov N.M. Source material for breeding of winter wheat on productivity and the most important adaptive characters. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2016;30(9):26-29. [in Russian] (Соколенко Н.И., Комаров Н.М. Исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на продуктивность и важнейшие адаптивные признаки. *Достижения науки и техники АПК*. 2016; 30(9):26-29).
- Syukov V.V., Menibaev A.I. Ecological plant breeding: types and practice (review). *Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences*. 2015;17(4(3)):463-466. [in Russian] (Сюков В.В., Менибаев А.И. Экологическая селекция растений: типы и практика (обзор). *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 2015;17(4(3)):463-466).
- Tshikunde N.M., Mashilo J., Shimelis H., Odindo A. Agronomic and physiological traits, and associated quantitative trait loci (QTL) affecting yield response in wheat (*Triticum aestivum* L.): A review. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1428. DOI: 10.3389/fpls.2019.01428
- Zaitsev G.N. Mathematical statistics in experimental botany (Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoi botanike). Moscow: Nauka; 1984. [in Russian] (Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. Москва: Наука; 1984).
- Zhuchenko A.A. Ecological genetics of cultivated plants as a separate branch of science. Theory and practice (Ekologicheskaya genetika kulturnykh rasteniy kak samostoyatelnaya nauchnaya disciplina. Teoriya i praktika). Krasnodar: Prosvescheniye-Yug; 2010. [in Russian] (Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений как самостоятельная научная дисциплина. Теория и практика. Краснодар: Просвещение-Юг; 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

Фадеева И.Д., Газизов И.Н., Хакимова А.Г., Митрофанова О.П. Исходный материал для селекции озимой мягкой пшеницы на севере Среднего Поволжья. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):71-82. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-71-82

Fadeeva I.D., Gazizov I.N., Khakimova A.G., Mitrofanova O.P. Source material for breeding winter bread wheat in the north of the Middle Volga region. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):71-82. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-71-82

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/10.30901/2227-8834-2020-4-71-82>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Fadeeva I.D. <https://orcid.org/0000-0002-8453-5437>
Gazizov I.N. <https://orcid.org/0000-0002-8522-602X>

Создание доноров ультраскороспелости ячменя

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-83-92



УДК 633.16.631.523

Поступление/Received: 20.08.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

И. А. ЗВЕЙНЕК*, О. Н. КОВАЛЕВА

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
✉ *izv-spb1@mail.ru, o.kovaleva@vir.nw.ru

Developing donors
of ultra-early maturity in barley

I. A. ZVEINEK*, O. N. KOVALEVA

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
✉ *izv-spb1@mail.ru, o.kovaleva@vir.nw.ru

Актуальность. Продолжительность вегетационного периода во многих регионах с неустойчивыми климатическими условиями является лимитирующим фактором получения высокого урожая зерна. Создание ультраскороспелых доноров ячменя дает возможность ускорить селекционный процесс для получения скороспелых коммерческих сортов, адаптированных к условиям зоны возделывания. **Материалы и методы.** Доноры Кибел, Кибел улучшенный, Кибцел, Кибкор созданы на основе гибридной комбинации Белогорский × к-15881 методом индивидуального отбора форм, сочетающих скороспелость и продуктивность. Эксперименты проводились согласно методическим указаниям, разработанным в ВИР. По элементам продуктивности урожая рассчитывали показатель урожайности доноров относительно стандартного сорта 'Белогорский'. **Результаты и выводы.** Скороспелость доноров контролируется тремя рецессивными генами. Период «всходы – колошение» доноров был на 7–9 дней короче, чем у стандарта 'Белогорский', с низкой нормой реакции, что указывает на их высокую адаптивность. Полученные формы высокоустойчивы к полеганию. Донор Кибел улучшенный по всем элементам продуктивности колоса не отличался от стандарта. Остальные доноры по длине колоса и крупнозерности близки к стандарту. На примере создания донора Кибел улучшенный показана возможность получения форм, сочетающих скороспелость и продуктивность. Созданные доноры представляют интерес для селекции на скороспелость в зонах, где продолжительность вегетационного периода является лимитирующим фактором.

Ключевые слова: *Hordeum vulgare*, скороспелость, продуктивность, адаптивность.

Background. The length of the growing season is a limiting factor in many regions with unstable climatic conditions. The development of ultra-early barley donors makes it possible to accelerate the breeding process aimed at producing commercial cultivars adapted to cultivation area requirements. **Materials and methods.** The donors Kibel, Kibel uluchshenny, Kibtsel and Kibkor were obtained through individual selection of barley forms combining earliness and productivity from the hybrid combination Belogorsky × k-15881. The experiments were carried out according to the approved guidelines. Yield components were used to calculate the index of productivity for the donors versus the reference cv. 'Belogorsky'. **Results and conclusions.** Earliness is controlled in the donors by three recessive genes. The donors' period from emergence to heading was 7–9 days shorter than that of the reference cv. 'Belogorsky', with a low norm of reaction, which attested to their high adaptability. The resulting barley forms were highly resistant to lodging. The donor Kibel uluchshenny in all spike yield components did not differ from the reference. The other donors were close to the reference in spike length and 1000 seed weight. The example of Kibel uluchshenny was used to demonstrate the possibility of producing barley forms combining high earliness and good productivity. The developed donors may prove useful in the breeding for earliness in the areas where the length of the growing season is a limiting factor.

Key words: *Hordeum vulgare*, earliness, productivity, adaptability.

Введение

Скороспелость, адаптивность, продуктивность являются важными составляющими современного коммерческого сорта. В зонах возделывания ячменя с неблагоприятными климатическими условиями скороспелые адаптивные сорта обеспечивают высокую урожайность. Урожайность сорта определяется элементами его структуры – продуктивной кустистостью, длиной колоса, числом колосков в колосе, числом зерен в колосе, массой зерна с главного колоса, массой зерна с растения, массой 1000 зерен. Устойчивость к полеганию является одним из главных признаков, обеспечи-

вающих урожайность и качество зерна. Данный признак тесно коррелирует с высотой растения и толщиной соломины. Продуктивность колоса состоит из комплекса признаков и тесно взаимосвязана с числом и массой 1000 зерен (Rodina, Shchennikova, 2002). Крупнозернотность является одним из определяющих элементов структуры урожая. Адаптивность отражает устойчивость сорта к экстремальным климатическим факторам. Длина колоса, число колосков в колосе – слабо изменчивые количественные признаки. Масса зерна с главного колоса, продуктивность одного растения коррелируют с урожаем зерна с единицы площади (Vataykova, Korelina, 2017). Для селекции в условиях Край-

нега Севера РФ выявлены приоритетные признаки, влияющие на урожайность – скороспелость, продуктивная кустистость, масса 1000 зерен. В результате анализа многолетних данных полевого изучения образцов ячменя в условиях Северо-Западного региона РФ (Ленинградская обл., Пушкин) определены хозяйствственно ценные признаки с наименьшей вариабельностью по годам исследований: высота растения, вегетационный период, масса 1000 зерен, и с наибольшей – масса зерна с 1 м² (Novikova et al., 2013). Для засушливых зон земледелия рекомендованы пластичные сорта с коэффициентом адаптации выше единицы (Kozubovskaya, Balakshina, 2018). В условиях сухостепной зоны Волгоградской области высокая корреляция наблюдалась между урожайностью и количеством продуктивных побегов (Kozubovskaya et al., 2017). В Воронежской области так же, как и в Волгоградской, одним из важнейших свойств ячменя является засухоустойчивость, которая определяется быстрыми всходами и коротким периодом «всходы – колошение»; высокая урожайность детерминирована продуктивным стеблестоем и крупнотыю зерна (Ershova, Golova, 2013).

Залогом успеха селекционного процесса является подбор родительских пар, основанный на выборе хорошо изученного материала. Изучение мирового генофонда позволило выделить формы с контрастными признаками. Однако не многие из выделившихся по фенотипу образцов обеспечивают быстрое получение ожидаемых результатов при включении в скрещивания. В связи с этим введены понятия – источники и доноры. «Источниками называют выделенные по фенотипу формы с нужным селекционеру значением признака. К донорам относят генетически изученные источники, которые: 1. скрещиваются с улучшаемыми сортами и образуют жизнеспособное, высоко фертильное потомство, 2. достаточно универсальны, т. е. обеспечивают планируемый эффект в возможно большем числе гибридных комбинаций, 3. не имеют существенных недостатков, тесно связанных с передаваемым признаком и снижающим урожай до экономически неприемлемого уровня» (Merezhko, 1994, p. 36).

В условиях Северо-Запада России скороспелость является одним из основных направлений селекции. В результате трехлетнего изучения нового материала из коллекции ВИР образцы, созревающие раньше скропелого стандарта 'Potra', не выявлены (Kovaleva, Ivanova, 2013). Как правило, среднеспелые сорта являются более продуктивными. Б. В. Ригиным с соавторами показана возможность создания рекомбинантов пшеницы, сочетающих ультраскороспелость и высокую продуктивность колоса (Rigin et al., 2018). Создание ультраскороспелых продуктивных доноров ячменя дает возможность увеличить разнообразие форм в коллекции ВИР по данному признаку.

Цель нашей работы – создать адаптивные ультраскороспелые доноры ячменя для селекции. Необходимость данной работы очевидна: скороспелость с низкой нормой реакции является залогом продуктивности сорта.

Материалы и методы

Экспериментальная работа выполнена в 2009–2019 гг. в Пушкинских и Павловских лабораториях (научно-производственная база «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» Всероссийского института ге-

нетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, ППЛ ВИР). При скрининге фрагмента коллекции ячменя из стран Юго-Восточной Азии выделен ультраскороспелый образец из Китая (к-15881; var. *coeleste* L.) с периодом «всходы – колошение» (ПВК) по годам исследований от 30 до 33 дней. Изучали гибридную комбинацию Белогорский × к-15881. Сорт 'Белогорский' (к-22089; var. *pallidum* Ser., var. *ricotense* Regel) является среднеранним стандартом для условий Северо-Запада России. В 2009–2011 гг. нами выявлено, что скороспелость образца из Китая контролируется тремя рецессивными генами (Zveinek, Kovaleva, 2017). Отбор продуктивных растений из константных линий F₃ не отличающихся по ПВК от образца к-15881, положил начало созданию ультраскороспелых доноров ячменя. При изучении семейств F₃ – F₆ отбирали константные по скороспелости линии с продуктивным колосом, выполненным зерном, высокой массой 1000 зерен и хорошей соломиной для получения доноров скороспелости. Первые формы, сочетающие признаки ультраскороспелости и продуктивности, получены в 2015 г. В дальнейшем данные доноры были названы: Кибел (var. *pallidum*) (скороспелый, пленчатый, продуктивный); Кибцел (var. *coeleste*) (скороспелый, голозерный, продуктивный); Кибкор (var. *pallidum*) (короткостебельный, скороспелый, пленчатый, продуктивный). В период 2015–2019 гг. изучали продуктивность доноров и проводили отборы лучших растений, что привело к созданию Кибела улучшенного (var. *pallidum*).

В полевых экспериментах применялась стандартная агротехника для данной зоны исследований (ППЛ ВИР). Образцы высевали вручную в первой половине мая на делянках площадью 1 кв. м. Фазу полных всходов отмечали датой, когда на поверхности почвы показались развернувшиеся в верхней части листочки более 75% растений на делянке. Колошение отмечали при выдвижении колоса из влагалища последнего листа наполовину. Колошение считали полным при выколачивании 75% растений (Loskutov et al., 2012). В период вегетации и при уборке изучаемого материала проводили отборы лучших растений. Изучение доноров по показателям продуктивности выполняли в лабораторных условиях. Выборка по образцу составляла 10 растений.

Статистические показатели и гистограммы вычисляли в программе Excel. По элементам продуктивности рассчитывали показатель урожайности доноров относительно стандартного сорта 'Белогорский'. Параметры структуры урожая родительской формы принимали за 100%. Для определения динамики изменчивости элементов продуктивности доноров был рассчитан средний родитель – (P₁ + P₂)/2, где P₁ и P₂ – родительские формы. Достоверность различий рассчитывали по t-критерию Стьюдента (Dospeskho, 1985).

В таблице 1 приведены климатические условия проведения опытов за период изучения доноров. По гидротермическому режиму вегетации выделялся 2018 г., который был жарким и сухим. Низкой обеспеченностью влагой характеризовался май 2016, 2017 г., а также июнь и август 2015 и 2019 г. Высокая влагообеспеченность наблюдалась в июле 2015 г. и в июле, августе 2016, 2017 г. В 2017 г. среднемесячная температура мая, июня, июля, а также в июле 2019 г. была заметно ниже среднемноголетних значений. В остальные годы изучения температурный режим во время вегетации превышал среднемноголетние данные.

Таблица 1. Метеорологические условия в период вегетации ячменя (Пушкин)**Table 1. Meteorological conditions during the growing season of barley (Pushkin)**

Годы изучения	Параметры	Метеорологические условия вегетации			
		Май	Июнь	Июль	Август
2015	Температура, °C	14,4	18,1	18,6	20
	Сумма осадков, мм	54,9	24,4	116,2	35,3
2016	Температура, °C	17,5	18	19,6	18,2
	Сумма осадков, мм	17,8	63,8	174,2	174,3
2017	Температура, °C	9,4	13,6	16,5	17,4
	Сумма осадков, мм	13,4	68,5	122,5	147,6
2018	Температура, °C	15,1	16,2	20,1	19,2
	Сумма осадков, мм	13,7	23,1	95,2	61,6
2019	Температура, °C	12,1	18,7	16,6	17
	Сумма осадков, мм	73	23	93	49
Средние многолетние	Температура, °C	11,3	15,7	18,8	16,9
	Сумма осадков, мм	46	71	79	83

Результаты и обсуждение

В таблицах 2, 3 представлены элементы продуктивности урожая стандартного сорта 'Белогорский' (к-22089; var. *pallidum*, var. *ricotense*), ультраскороспелой формы из Китая (к-15881; var. *coeleste*) и доноров ультраскороспелости Кибель, Кибцел, Кибкор в течение пяти лет изучения. По продолжительности периода «всходы – колошение» доноры отличались на 7–9 дней от среднераннего стандартного сорта 'Белогорский' и практически не отличались от образца из Китая (см. табл. 2). По высоте растений полученные доноры достоверно ниже сорта 'Белогорский', с хорошей крепкой соломиной, устойчивые к полеганию (8–9 баллов). Донор Кибкор характеризовался устойчивой к полеганию короткой прочной соломиной и был ниже сильно полегающего низкорослого образца к-15881. Уменьшение длины соломины не отразилось на длине колоса.

Известно, что такие показатели, как длина колоса, число колосков, число зерен с колоса, масса зерна с колоса, масса зерна с растения, масса 1000 зерен, формируют продуктивность растения. В нашей работе мы стремились сочетать ультраскороспелость местного образца из Китая с продуктивностью стандартного сорта 'Белогорский'.

В 2015 г. значения элементов продуктивности урожая доноров находились между средними у родительских форм и достоверно отличались от стандарта 'Белогорский'. Исключение составил донор Кибель, у которого масса 1000 зерен была выше стандарта (см. табл. 2, 3). Сорт 'Белогорский' в 2016 г. достоверно превышал значения продуктивности доноров по длине колоса, числу колосков, числу зерен с колоса. По массе зерна с колоса, массе зерна с растения и массе 1000 зерен доноры Кибель, Кибцел и Кибкор находились на уровне стандарта и превышали его, только Кибель по массе зерна с колоса уступал стандарту. В 2017 г. изучаемые формы по многим показателям продуктивности приблизились к стандарту,

а по некоторым превысили его. Условный средний родитель $[(P_1 + P_2)/2]$ был сильно превышен донорами. По длине колоса исследуемые формы находились на уровне стандарта. Донор Кибцел по всем остальным параметрам продуктивности (кроме массы 1000 зерен) находился на уровне стандарта, либо превышал его. Засуха 2018 г. оказала отрицательное влияние на формирование числа зерен с колоса, массы зерна с колоса и массы 1000 зерен у скороспелых доноров (см. табл. 1, 2, 3). Вышеперечисленные показатели продуктивности находились на уровне среднего родителя или несколько превышали его. Гидротермические условия 2018 г. не повлияли на длину колоса, число колосков и массу зерна с растения изучаемых доноров и были близки к стандарту. В 2019 г. элементы продуктивности урожая донора Кибель улучшенный достоверно не отличались от сорта 'Белогорский', масса 1000 зерен на 2,9 г превышала стандарт. Ультраскороспелый донор выколашился на 8 дней раньше, чем стандартный сорт 'Белогорский' и характеризовался устойчивостью к полеганию (см. табл. 2, 3). Показатели структуры урожая доноров скороспелости Кибцел и Кибкор находились на уровне среднего родителя или превышали его.

На рисунках 1–3 показана динамика изменения признаков структуры урожая в течение пяти лет изучения ультраскороспелых доноров относительно стандартного сорта 'Белогорский'. Наименее изменчивым признаком оказалась продолжительность периода «всходы – колошение». Продолжительность периода «всходы – колошение» доноров была на 7–9 дней короче, чем у сорта-стандарта 'Белогорский'. Низкая норма реакции данного показателя может являться залогом успеха в создании скороспелых сортов ячменя. Пониженная сумма осадков в июне 2019 г. (см. табл. 1) привела к снижению высоты растений у доноров скороспелости. Влагообеспеченность в июне 2016, 2017 г. привела к увеличению длины соломины донора короткостебельности Кибкор.

Таблица 2. Характеристика изучаемых форм ячменя по некоторым селекционным признакам (Пушкин)

Table 2. Some breeding characteristics of the studied barley forms (Pushkin)

Год изучения	Родительские формы, доноры	«Всходы – колоночные», дни	Высота растения, см.			Длина колоса, см.			Число колосков			Число зерен с колоса		
			lim	$X_{cp} \pm S_{X_{cp}}$	S	lim	$X_{cp} \pm S_{X_{cp}}$	S	lim	$X \pm S_x$	S	lim	$X_{cp} \pm S_{X_{cp}}$	S
2015	Белогорский	41	90–102	96,1±0,8	3,16	5,5–7,1	6,3±0,2	0,53	33–51	42,1±2,1	6,67	31–46	37,8±1,5	4,82
	К-15881	34	60–71	67,0±0,7	2,85	3,1–4,5	3,7±0,2	0,46	20–29	23,6±0,9	2,87	10–24	16,5±1,3	4,03
	Кибел	33	86–96	90,3*±1,1	3,37	5,0–6,8	5,6*±0,2	0,6	28–38	33,1*±1,2	3,7	17–25	21,6*±0,9	2,95
	Кибцел	33	75–89	83,2*±1,1	4,36	4,3–5,5	4,8*±0,1	0,42	31–39	34,5*±0,8	2,42	18–31	24,9*±1,2	3,84
	Кибкор	34	51–66	58,2*±1,2	4,46	4,0–5,1	4,5*±0,1	0,36	22–38	29,2*±1,5	4,68	16–29	23*±1,5	4,69
	Белогорский	44	84–100	91,8±1,4	5,53	5–10,2	7,1±0,3	1,36	41–86	55,1±2,9	11,25	26–63	42,1±2,5	9,68
2016	К-15881	35	72–82	74,9±0,8	2,64	3,0,4–5	4,1±0,2	0,57	24–36	30,4±1,4	4,5	7–21	14,8±1,7	5,41
	Кибел	35	65–90	79,5*±1,8	6,85	5,2–6,9	5,9*±0,1	0,48	35–45	39,7*±0,7	2,69	21–37	28,1*±1,2	4,68
	Кибцел	33	68–94	77,3*±1,8	6,9	4,9–6,9	6*±0,2	0,58	39–54	46,7*±0,9	3,73	23–43	33,6*±1,5	6,1
	Кибкор	35	63–70	67,7*±0,6	2,29	4,9–6,9	5,8*±0,1	0,52	36–42	40,2*±0,6	2,12	18–36	28,3*±1,3	4,84
	Белогорский	48	85–106	97,9±1,3	5,18	4,2–7,2	5,7±0,2	0,74	30–54	43,5±1,5	5,93	27–48	35,3±1,8	7
	К-15881	38	63–78	71,1±1,1	4,29	2,9–4,8	3,7±0,2	0,6	21–36	28,7±1	3,85	9–28	19,6±1,5	5,49
2017	Кибел	38	83–98	90,4*±1,1	4,57	4,7–7,5	5,7±0,2	0,72	30–48	39,4*±1,1	4,55	17–28	22,6*±0,8	3,12
	Кибцел	39	86–102	94,8*±0,7	3,25	5,0–7,7	6,1±0,1	0,64	42–51	47,7*±0,6	2,69	30–45	37,6±0,9	4,1
	Кибкор	40	70–84	77,7*±1	3,92	4,6–6,0	5,5±0,1	0,4	36–45	39,5*±0,7	2,61	19–34	28,8*±0,9	3,51

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Год изучения	Родительские формы, доноры	«Всходы – колошник», дни	Высота растения, см.			Длина колоса, см.			Число колосков			Число зерен с колоса		
			lim	$X_{cp} \pm S_{X_{cp}}$	S	lim	$X_{cp} \pm S_{X_{cp}}$	S	lim	$X \pm S_x$	S	lim	$X_{cp} \pm S_{X_{cp}}$	S
2018	Белогорский	45	55–75	66,7±0,8	6,4	5,2–6,8	5,9±0,2	0,61	41–57	46,4±1,6	5,06	29–48	36,9±1,9	5,95
	К-15881	33	48–55	50,5±1,0	2,51	4,2–4,8	4,6±0,1	0,23	24–36	31±1,7	4,1	14–23	18,8±1,3	3,06
	Кибел	35	60–67	63,6±1,3	2,89	5,6–8,6	6,6*±0,5	1,18	39–51	43,8±2	4,55	17–38	26,4*±3,7	8,2
	Кибцел	34	52–63	57,5*±1,3	3,98	5,3–6,8	6±0,2	0,5	39–48	44,1±0,9	2,85	16–38	29,6*±2,1	6,62
	Кибкор	37	38–49	43,9*±1,4	4,26	4,9–6,1	5,6±0,2	0,5	36–45	39,8*±0,97	2,91	24–36	29,6*±1,4	4,28
	Белогорский	41	92–111	99,4±2,1	6,7	8,1–11,0	7,9±0,5	1,4	42–69	53,2±2,3	7,2	35–55	42,3±2,3	7,3
2019	К-15881	29	51–62	59,2±1,8	5,7	4,6–5,8	5,3±0,1	0,4	30–48	38,6±1,6	5	19–30	23,5±1,2	3,9
	Кибел улучшенный	33	58–79	68,4*±0,9	7,5	5,8–8,3	7,3±0,2	0,8	42–60	52,3±1,8	5,6	34–51	42,3±1,8	5,7
	Кибцел	34	55–65	61*±1,6	5,2	5,5–7,3	6,4*±0,2	0,6	42–54	47,4*±1,2	3,7	14–40	33*±2,4	7,4
	Кибкор	32	48–60	55,1*±1,1	3,6	6,1–8,1	7,0±0,2	0,5	39–51	46,8*±1,0	3,2	17–38	28,1*±2,2	7

Примечание: lim – пределы вариирования признака; $X_{cp} \pm S_{X_{cp}}$ – среднее, ошибка среднего; S – стандартное отклонение; * – достоверно отличается от стандарта 'Белогорский' по *t*-критерию Стьюдента
Note: lim – limits of the character's variation; $X_{cp} \pm S_{X_{cp}}$ – mean, error of the mean; S – standard deviation; * – significantly differs from the reference 'Belogorsky' according to Student's *t*-test

Таблица 3. Показатели структуры урожая изучаемых форм ячменя (Пушкин)

Table 3. Yield structure indicators in the studied barley forms (Pushkin)

Год изучения	Родительские формы, доноры	Масса зерна с колоса, г			Масса зерна с растения, г			Масса 1000 зерен, г
		lim	$X_{cp} \pm S_{Xcp}$	S	lim	$X_{cp} \pm S_{Xcp}$	S	
2015	Белогорский	1,13–1,86	$1,53 \pm 0,08$	0,24	–	–	–	40,4
	к-15881	0,28–0,82	$0,53 \pm 0,05$	0,16	–	–	–	32,2
	Кибел	0,8–1,15	$0,96^* \pm 0,04$	0,13	–	–	–	44,4
	Кибцел	0,65–1,03	$0,89^* \pm 0,04$	0,14	–	–	–	35,7
	Кибкор	0,52–1,09	$0,74^* \pm 0,05$	0,17	–	–	–	32,3
2016	Белогорский	0,41–1,96	$1,03 \pm 0,11$	0,41	$0,88 \text{--} 4,9$	$2,56 \pm 0,37$	1,42	24,4
	к-15881	0,22–0,63	$0,42 \pm 0,04$	0,14	$0,64 \text{--} 3,16$	$1,24 \pm 0,24$	0,77	28,3
	Кибел	0,58–0,99	$0,78^* \pm 0,03$	0,13	$1,26 \text{--} 8,3$	$3,49^* \pm 0,48$	1,84	27,7
	Кибцел	0,65–1,21	$0,88 \pm 0,04$	0,15	$1,12 \text{--} 6,65$	$2,90 \pm 0,46$	1,80	26,2
	Кибкор	0,59–1,24	$0,92 \pm 0,05$	0,19	$2,16 \text{--} 5,55$	$3,69^* \pm 0,3$	1,10	32,4
2017	Белогорский	0,75–1,93	$1,3 \pm 0,09$	0,34	$1,3 \text{--} 4,9$	$2,30 \pm 0,30$	1,28	36,7
	к-15881	0,23–1,09	$0,6 \pm 0,06$	0,21	$0,49 \text{--} 5,57$	$2,14 \pm 0,39$	1,47	30,4
	Кибел	0,81–1,2	$1,02^* \pm 0,03$	0,12	$1,1 \text{--} 7,36$	$3,57^* \pm 0,15$	1,60	44,8
	Кибцел	0,98–1,48	$1,23 \pm 0,03$	0,14	$1,2 \text{--} 6,1$	$3,10 \pm 0,30$	1,37	33,0
	Кибкор	0,71–1,42	$1,19 \pm 0,04$	0,17	$2,2 \text{--} 8,0$	$4,30^* \pm 0,50$	1,83	41,3
2018	Белогорский	0,79–1,9	$1,21 \pm 0,1$	0,33	$0,79 \text{--} 4,2$	$2,25 \pm 0,31$	0,99	33,0
	к-15881	0,28–0,71	$0,52 \pm 0,06$	0,16	$0,3 \text{--} 1,21$	$0,75 \pm 0,13$	0,32	26,2
	Кибел	0,62–1,58	$0,87 \pm 0,18$	0,40	$0,77 \text{--} 3,27$	$2,17 \pm 0,46$	1,05	33,1
	Кибцел	0,49–1,02	$0,85^* \pm 0,05$	0,16	$1,16 \text{--} 5,75$	$2,20 \pm 0,41$	1,30	28,6
	Кибкор	0,71–1,19	$0,97^* \pm 0,05$	0,16	$0,86 \text{--} 2,17$	$1,55 \pm 0,14$	0,41	32,7
2019	Белогорский	1,53–2,95	$1,89 \pm 0,12$	0,39	$2,86 \text{--} 11,67$	$6,72 \pm 0,87$	2,76	44,8
	к-15881	0,56–1,08	$0,88 \pm 0,05$	0,17	$0,96 \text{--} 2,76$	$1,89 \pm 0,17$	0,54	35,0
	Кибел улучшенный	1,5–2,77	$2,02 \pm 0,14$	0,46	$2,74 \text{--} 6,44$	$4,15^* \pm 0,39$	1,23	47,7
	Кибцел	0,3–1,5	$1,2^* \pm 0,1$	0,34	$1,5 \text{--} 4,3$	$2,74^* \pm 0,28$	0,87	36,3
	Кибкор	0,9–1,5	$1,18^* \pm 0,08$	0,25	$1,4 \text{--} 3,4$	$2,22^* \pm 0,20$	0,63	41,9

Примечание: lim – пределы варьирования признака; $X_{cp} \pm S_{Xcp}$ – среднее, ошибка среднего; S – стандартное отклонение; * – достоверно отличается от стандарта 'Белогорский' по t -критерию Стьюдента

Note: lim – limits of the character's variation; $X_{cp} \pm S_{Xcp}$ – mean, error of the mean; S – standard deviation; * – significantly differs from the reference 'Belogorsky' according to Student's t -test

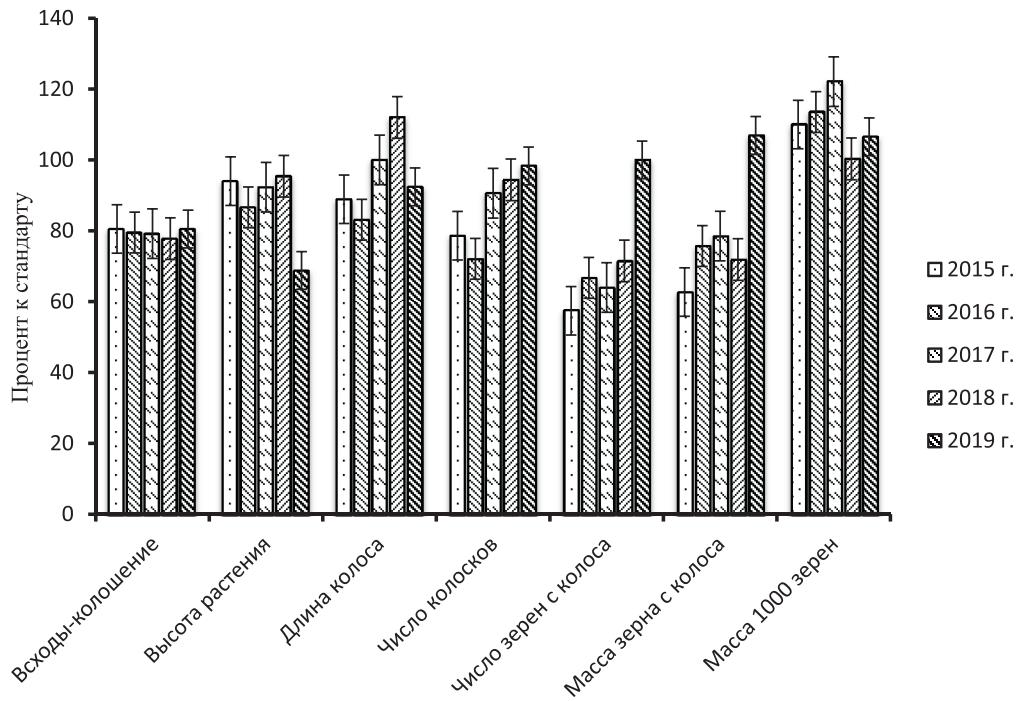


Рис. 1. Динамика изменения признаков структуры урожая донора Кибел относительно стандарта 'Белогорский' (100%)

Fig. 1. Dynamics of changes in the yield structure characteristics of the donor Kibel compared to the reference 'Belogorsky' (100%)

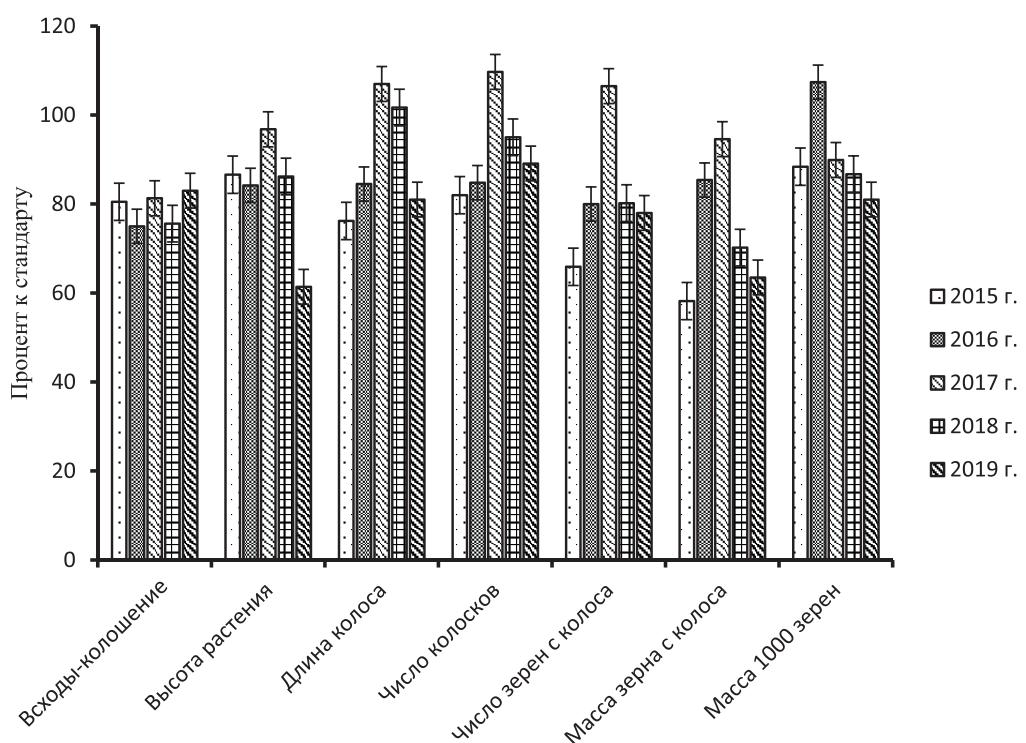


Рис. 2. Динамика изменения признаков структуры урожая донора Кибцел относительно стандарта 'Белогорский' (100%)

Fig. 2. Dynamics of changes in the yield structure characteristics of the donor Kibtsel compared to the reference 'Belogorsky' (100%)

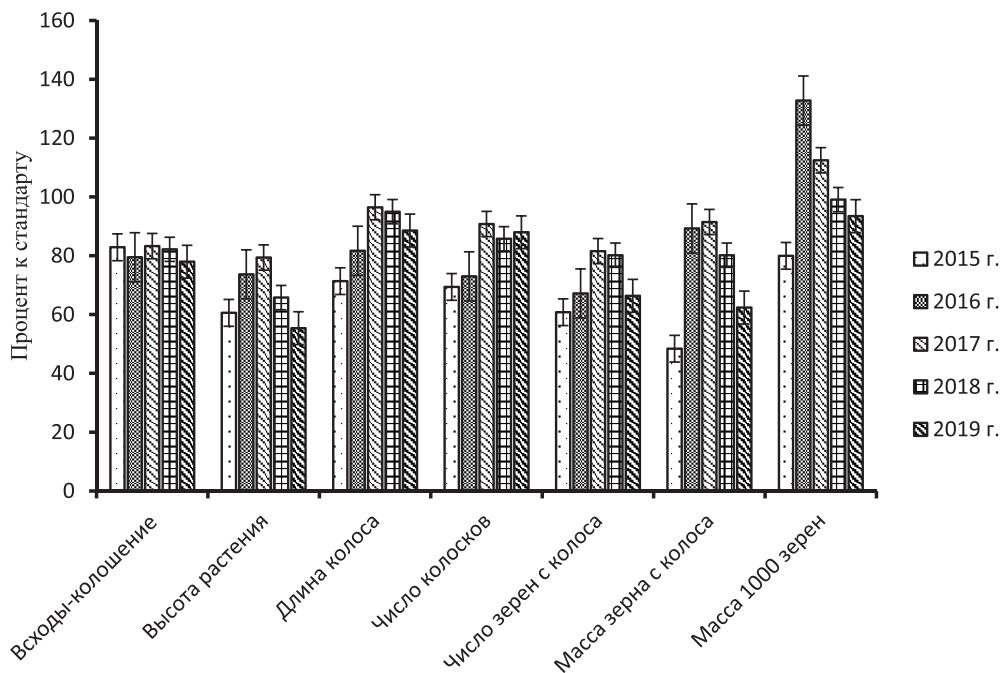


Рис. 3. Динамика изменения признаков структуры урожая донора Кибкор относительно стандарта 'Белогорский' (100%)

Fig. 3. Dynamics of changes in the yield structure characteristics of the donor Kibkor compared to the reference 'Belogorsky' (100%)

По годам исследований высота растений линии Кибкора была ниже на 20–40%, чем у сорта-стандарт 'Белогорский'. По высоте растений норма реакции изучаемых форм оказалась выше, чем по периоду «всходы – колошение». Изменчивость данного признака не оказала негативного влияния на устойчивость к полеганию доноров Кибел, Кибцел и Кибкор.

Отборы растений с лучшей выраженностью признаков оказывали влияние на показатели продуктивности колоса. На рисунке 1 видно положительное направление динамики элементов продуктивности колоса донора Кибел относительно стандарта 'Белогорский'. Особенно отчетливо это видно на признаках: число колосков, число зерен с колоса и масса зерна с колоса. Следует отметить невысокую норму реакции донора Кибел по массе 1000 зерен, которая в течение пяти лет изучения находилась на уровне стандарта или его превышала. На показатели, определяющие продуктивность колоса у доноров Кибцел и Кибкор, заметно влияли условия среды. В 2017 г. на длину колоса, число колосков, число зерен с колоса, массу зерна с колоса донора Кибцел благоприятно воздействовали гидротермические факторы, а в 2016 г. для доноров Кибцел и Кибкор метеоусловия благоприятствовали наливу зерна. Сравнивая показатели продуктивности колоса во время изучения, видно, что селекционный фактор играет значительную роль в урожайности зерна (см. рис. 2, 3). На примере создания ультраскороспелых доноров выявлена возможность сочетания скороспелости и продуктивности.

Заключение

Созданы доноры ультраскороспелости Кибел, Кибел улучшенный, Кибцел и скороспелый донор короткостебельности Кибкор. Скороспелость данных форм контролируют три рецессивных гена. Продолжительность пе-

риода «всходы – колошение» доноров была на 20% ниже уровня стандарта. Донор Кибел по длине колоса и массе 1000 зерен близок к стандартному сорту 'Белогорский'; донор Кибел улучшенный по всем элементам продуктивности колоса не отличался от стандарта. Длина колоса и масса 1000 зерен у голозерного донора скороспелости Кибцел приближались к сорту 'Белогорский'. Высота растений донора короткостебельности и скороспелости Кибкор на 20–40% ниже стандарта; длина колоса и крупнозернотность находятся на уровне стандарта. Ультраскороспелость доноров имеет низкую норму реакции, что указывает на их высокую адаптивность. Полученные доноры высокоустойчивы к полеганию. На примере создания Кибела улучшенного показана возможность получения форм, сочетающих высокую скороспелость и продуктивность. Созданные формы представляют интерес для селекции на скороспелость в зонах, где длина вегетационного периода является лимитирующим фактором.

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».

The work was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for and viability maintenance, and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

References/Литература

- Batakova O.B., Korelina V.A. The effect of yield structure elements on spring barley (*Hordeum vulgare* L.) productivity in the environments of Russia's Extreme North. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(3):50-58. [in Russian] (Батакова О.В., Корелина В.А. Влияние элементов структуры урожая на продуктивность ячменя ярового (*Hordeum vulgare* L.) в условиях Крайнего Севера РФ. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(3):50-58). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-3-50-58
- Dospekhov B.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Ershova L.A., Golova T.G. Role of VIR genofund in creation of cultivars of spring barley for Southeast Region of Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2013;171:199-202 [in Russian] (Ершова Л.А., Голова Т.Г. Роль генофонда ВИР в создании сортов ярового ячменя для юго-востока ЦЧП. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;171:199-202).
- Kovaleva O.N., Ivanova N.N. New barley genetic resources for breeding at Northern-West Russia. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2013;171:284-286 [in Russian] (Ковалева О.Н., Иванова Н.Н. Новый исходный материал для селекции ячменя на Северо-Западе России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;171:284-286).
- Kozubovskaya G.V., Balakshina V.I. The results of the ecological study of different ecotypes of spring barley varieties in the dry conditions of the Volgograd Province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):60-67. [in Russian] (Козубовская Г.В., Балакшина В.И. Результаты экологического испытания сортов ярового ячменя различных экотипов в засушливых условиях Волгоградской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):60-67). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-60-67
- Kozubovskaya G.V., Kozubovskaya O.Y., Balakshina V.I. The forming of productivity in spring barley varieties in the dry steppe zone of Volgograd Province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(3):21-27. [in Russian] (Козубовская Г.В., Козубовская О.Ю., Балакшина В.И. Формирование продуктивности сортов ярового ячменя в сухостепной зоне Волгоградской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(3):21-27). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-3-21-27
- Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V. Methodological guidance for studying and maintaining VIR's collections of barley and oat. St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).
- Merezhko A.F. The problem of donors in plant breeding. St. Petersburg: VIR, 1994. [in Russian] (Мережко А.Ф. Проблема доноров в селекции растений. Санкт-Петербург: ВИР; 1994).
- Novikova L.Yu., Loskutov I.G., Kovaleva O.N. Trend analysis of value agronomic traits of standards oat and barley varieties in 1980-2011. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2013;171:136-142 [in Russian] (Новикова Л.Ю., Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н. Анализ тенденций изменений хозяйственно ценных признаков стандартных сортов овса и ячменя в 1980-2011 гг. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;171:136-142).
- Rigin B.V., Zuev E.V., Tyunin V.A., Shreyder 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*. 2018;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*. 2018;179(3):194-202). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-194-202
- Rodina N.A., Shchennikova I.N. The use of the Vavilov Institute's global genetic diversity in barley breeding for resistance to acidic soils (Ispolzovaniye mirovogo genofonda VNIIR im. N.I. Vavilova v selektsii yachmenya na ustoychivost k kislym pochvam). In: *Health - Nutrition - Biological Resources (Zdorovye - pitaniye - biologicheskiye resursy)*. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference in Commemoration of the 125th Birthday of Academician N.V. Rudnitsky. Kirov; 2002. p.238-244. [in Russian] (Родина Н.А., Щенникова И.Н. Использование мирового генофонда ВНИИР им. Н.И. Вавилова в селекции ячменя на устойчивость к кислым почвам. В кн.: *Здоровье - питание - биологические ресурсы. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения академика Н.В. Рудницкого*. Киров; 2002. С.238-244).
- Zveinek I.A., Kovaleva O.N. Genetic control of ultra-earliness in Chinese barley landraces. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(3):91-96. [in Russian] (Звейнек И.А., Ковалева О.Н. Генетический контроль ультраскороспелости местных образцов из Китая. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(3):91-96). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-3-91-96

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

Звейнек И.А., Ковалева О.Н. Создание доноров ультраскороспелости ячменя. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):83-92. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-83-92

Zveinek I.A., Kovaleva O.N. Developing donors of ultra-early maturity in barley. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):83-92. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-83-92

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/10.30901/2227-8834-2020-4-83-92>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Kovaleva O.N. <https://orcid.org/0000-0002-3990-6526>

Zveinek I.A. <https://orcid.org/0000-0003-1236-6408>

Apomictic lines of sugar beet: development and studying

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-93-101



УДК 631.52:635.112

Поступление/Received: 24.06.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

D. V. SOKOLOVA

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

Создание и изучение
апомиктических линий
сахарной свеклы

Д. В. СОКОЛОВА

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

Background. While working with such cross-pollinated crops as sugar beet, the greatest problem is the fixation of valuable genotypes. Using apomixis to produce breeding material helps to accelerate the breeding process and save the desired combination of genes. **Materials and methods.** The research objects were 110 accessions of sugar beet from the VIR collection. Field experiments and assessments of the resistance to *Cercospora* leaf spot, monogerminy, and non-bolting were performed according to VIR's guidelines in 2016–2018 at Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR and Maikop Experiment Station of VIR. The sugar level in roots was measured using an optical refractometer. **Results.** A comprehensive study of sugar beet accessions resulted in the development of apomictic lines with cytoplasmic male sterility, followed by an evaluation of their economically important characters. An extremely rare occurrence of biotypes with the 0-type sterility (less than 0.5%) was observed in the population. The seeds obtained from apomixis-prone lines demonstrated a significant difference during inbreeding from the seeds of fertile inbred genotypes: no inbreeding depression was observed in apomictic lines. Lines combining sterility and monogerminy in their genotype were produced. Testing parent accessions and apomictic forms did not reveal significant differences in the sugar content and root yield, so the resulting forms can be efficiently used in future breeding programs. **Conclusion.** Using apomixis to develop sugar beet lines helped to fixate the sugar content level, biennial plant development cycle, and *Cercospora* leaf spot resistance. Thus, apomixis is promising for ensuring maternal inheritance and preserving the desired combination of genes in sugar beet, thereby accelerating the breeding process.

Актуальность. Наибольшую проблему при работе с перекрестноопыляющейся культурой сахарной свеклы представляет закрепление ценных генотипов. Использование апомиксиса для создания селекционного материала позволяет ускорить селекционный процесс, сохранить желательную комбинацию генов. **Материалы и методы.** Объектом исследования послужили 110 образцов сахарной свеклы из коллекции ВИР. Полевые наблюдения выполнены по единой методике в течение 2016–2018 гг. на научно-производственной базе «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» и Майкопской опытной станции – филиале ВИР. Изоляцию растений проводили с использованием индивидуальных изолаторов. Уровень сахара в корнеплодах измеряли с помощью оптического рефрактометра. **Результаты.** Экспериментально были созданы и оценены по комплексу хозяйственно важных признаков апомиктические линии с цитоплазматической мужской стерильностью. Отмечена крайне редкая встречаемость в популяции биотипов 0-типа стерильности – менее 0,5%. Выявлено значимое отличие при инбридинге у полученного потомства склонных к апомиксису линий от инbredных fertильных биотипов: инbredная депрессия у апомиктических линий не проявлялась. Созданы линии, сочетающие в своем генотипе стерильность и раздельноплодность. **Заключение.** Тестирование родительских образцов и созданных на их основе апомиктических форм по сахаристости и урожайности корнеплодов значимых различий не выявило, что позволяет в дальнейшем использовать полученные формы в селекции. Получение линий с помощью апомиксиса позволило закрепить показатель сахаристости, двухлетний цикл развития и устойчивость к церкоспорозу. Таким образом, путем апомиксиса можно обеспечить материнскую наследственность и сохранить желательный фенотип у сахарной свеклы, ускорив тем самым селекционный процесс.

Key words: *Beta vulgaris* L., genotype, cytoplasmic male sterility, monogerminy; inbreeding, seed quality, bolting resistance.

Ключевые слова: *Beta vulgaris* L., генотип, цитоплазматическая мужская стерильность, раздельноплодность, инбридинг, качество семян, устойчивость к цветущности.

Introduction

Sugar beet (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris* var. *saccharifera* Alef.) is one of the main industrial crops in Russia, serving as raw material for sugar production. Developing new cultivars and hybrids of this crop with a high sugar content and a set of valuable characteristics is one of the

most important tasks for breeders. When breeders are working sugar beet, it is important for them to have well-aligned, well-studied source material. Obtaining homozygous lines by inbreeding is difficult due to a distinctly expressed system of self-incompatibility in most plants (Zhuzhalova et al., 2020). By the third inbred generation, plant forms with distinct self-incompatibility are eliminated, and

single self-fertile lines with elements of apomictic reproduction remain. The use of apomixis makes it possible to accelerate the breeding process, preserve the desired combination of genes and offspring uniformity, and fixate the effect of heterosis in sugar beet (Bogomolov, 2008).

Apomixis is an exceptional natural phenomenon that promotes clonal seed propagation of plants while preserving the genotype of the parent plant. In such seeds, the embryos do not occur as a result of the fusion of male and fe-

male gametes, as it occurs during sexual reproduction, but due to the cloning of the ovum's maternal tissues. The study of this phenomenon is of great importance for agriculture. Gametophytic apomixis in sugar beet is one of the mechanisms of inbreeding that leads to genome homozygotization – according to S. I. Maletskii, 42.8% of genes per one generation of reproduction (Maletskii, 1997, 2000). Under natural conditions, the ability of sugar beet to reproduce apomictically is very weak (Bogomolov, 2005). It is considered that sugar beet is predominantly an allogamous crop. Although cross-pollination is common to *Beta vulgaris* L., it has long been noted that individual plants exhibit the ability to self-pollination to varying degrees (Nilsson, 1924). N. I. Vavilov's employee N. V. Favorsky reported it in 1928, describing the formation of nucellar embryos in the ovules of beet flowers (Favorsky, 1928). In the Russian Federation, self-fertile races were first discovered in 1927 at Ivanovo Experiment Station, where the work on sugar beet crops had been underway (Grinko, 1927). Similar forms were also found in the United States. One such line turned out to be a monogerm mutant and served as the basis for producing monogerm cultivars and hybrids (Owen, 1942a; Savitsky, 1950).

Apomicts are produced by a natural or induced technique. Obtaining seeds on isolated plants with cytoplasmic male sterility (CMS) is a method of natural apomixis. To date, all hybrid breeding of sugar beet is based on the forms with CMS. The first female flowering plants were discovered in the 1920s at Belotserkovsky and Ivanovo Experiment Stations (Arkhimovich, 1931; Gelmer, 1939). The American researcher F. V. Owen (1942b) also found plants with functionally female flowers among inbred lines pollinated with irradiated pollen, and described them. Active research on the use of CMS in sugar beet breeding started in Germany in 1953 (Bandlow, 1958), and later in the USSR (Zaykovskaya, 1960, Zosimovich, 1960). Today, using the

analysis of segregating populations and applying cytological techniques, the idea has been formed about the three-gene inheritance of the sterility/fertility character (Bliss, Gabelman, 1965; Hjerdin-Panagopoulos et al., 2002). CMS in beets is determined by the sterile *S* cytoplasm, and nuclear *x*, *z* and *rf^{par}* (*restorer of fertility parity*) genes. With the *N*-type cytoplasm (fertile), only fertile pollen is produced. Distinguishing phenotypic characteristics of a sterile plant are listed in Table 1.

Table 1. Sterility types in sugar beet

Таблица 1. Типы стерильности сахарной свеклы

Types of sterility	Idiotype	Phenotype
0	$SxxzzRf^{par}rf^{par}$ $SxxZzrf^{par}rf^{par}$ $Sxxzrf^{par}rf^{par}$	Sterile plants: with white transparent, empty anthers.
I	$SxxZzRf^{par}rf^{par}$ $SXxzzrf^{par}rf^{par}$	Sterile plants: with shrunken semi-empty, non-cracking anthers containing non-viable pollen.
II	$SXxZzrf^{par}rf^{par}$	They have large bright yellow anthers, partially or completely filled with a mixture of sterile and normal pollen grains. Anthers do not crack.
Semi-fertile	$SXxzzRf^{par}rf^{par}$	A mixture of sterile and fertile pollen.
Fertile	$SXxZzRf^{par}rf^{par}$	Fertile plants.

male gametes, as it occurs during sexual reproduction, but due to the cloning of the ovum's maternal tissues. The study of this phenomenon is of great importance for agriculture.

Gametophytic apomixis in sugar beet is one of the mechanisms of inbreeding that leads to genome homozygotization – according to S. I. Maletskii, 42.8% of genes per one generation of reproduction (Maletskii, 1997, 2000). Under natural conditions, the ability of sugar beet to reproduce apomictically is very weak (Bogomolov, 2005). It is considered that sugar beet is predominantly an allogamous crop. Although cross-pollination is common to *Beta vulgaris* L., it has long been noted that individual plants exhibit the ability to self-pollination to varying degrees (Nilsson, 1924). N. I. Vavilov's employee N. V. Favorsky reported it in 1928, describing the formation of nucellar embryos in the ovules of beet flowers (Favorsky, 1928). In the Russian Federation, self-fertile races were first discovered in 1927 at Ivanovo Experiment Station, where the work on sugar beet crops had been underway (Grinko, 1927). Similar forms were also found in the United States. One such line turned out to be a monogerm mutant and served as the basis for producing monogerm cultivars and hybrids (Owen, 1942a; Savitsky, 1950).

Apomicts are produced by a natural or induced technique. Obtaining seeds on isolated plants with cytoplasmic male sterility (CMS) is a method of natural apomixis. To date, all hybrid breeding of sugar beet is based on the forms with CMS. The first female flowering plants were discovered in the 1920s at Belotserkovsky and Ivanovo Experiment Stations (Arkhimovich, 1931; Gelmer, 1939). The American researcher F. V. Owen (1942b) also found plants with functionally female flowers among inbred lines pollinated with irradiated pollen, and described them. Active research on the use of CMS in sugar beet breeding started in Germany in 1953 (Bandlow, 1958), and later in the USSR (Zaykovskaya, 1960, Zosimovich, 1960). Today, using the

Also, one of the features needed for the development of beet cultivars and hybrids is monogermity (MG). In general, beets tend to form clusters of 2 to 6 closely fused fruits on their inflorescence. Plants with detached flowers appear in a beet population very rarely. The first attempts to produce plant forms with separate flowers were made in the beginning of the last century, but the resulting forms did not find practical application (Townsend, Rittue, 1905). More than 100 years have passed since then, and the entire sugar industry now uses the seed material of monogerm hybrids. The degree of monogermity (monocarpic degree) is important for accurate seeding and mechanized formation of the density of a plant stand. The development and introduction of new monogerm beet cultivars and hybrids that most fully meet the requirements of industrial cultivation technologies is one of the ways to increase the economic efficiency of its production (Sokolova, 2010).

To be able to use the material in the breeding process, it must have a number of traits valuable for the crop, e.g., resistance to diseases, a biennial development cycle, high sugar content, etc. Therefore, assessment of the source material for main agronomic characters is extremely important.

The goal of the presented research was searching for, developing and studying apomictic lines (A_0) of sugar beet for their economically valuable traits.

Materials and methods

The target objects of the study were 110 accessions of sugar beet from the collection of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR). They differed in their countries of origin, years of placement into the collection, and degrees of monogermity. The production of sugar beet hybrids all over the world is based solely on CMS forms. Domestic and foreign hybrids used in this work were produced on the basis of CMS, which is recorded in the State

Register for Selection Achievements Admitted for Usage in the Russian Federation (State Register..., 2020), on the websites of their originators, and in their descriptive documents when they were placed into the VIR collection.

This makes it possible to classify with absolute certainty all detected sterile biotypes as CMS.

The research was performed at Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR (Town of Pushkin, St. Petersburg) in 2016–2018, and at Maikop Experiment Station of VIR (Maikop, Krasnodar Territory) in 2018. The length of the growing season was 130 days for the yield of roots, and 150 for that of seeds. All cultivars were studied on a natural background, without fertilization or crop protection against pests and diseases. Observations were made in accordance with VIR's guidelines (Burenin, 1989). Individual isolation cages made of calico were used for inbreeding. A Master 53 alpha/53 Palpa optical refractometer (Japan) was used to

a 5-point scale: 0 – no damage; 1 – up to 20% of the leaf surface area damaged; 2 – 21% to 40% damaged; 3 – 41% to 60% damaged; 4 – 61% to 80% damaged; and 5 – 81% to 100% damaged.

The experimental data were evaluated with MS Excel 2007 and Statistica 7.0 software.

Results and discussion

A group of accessions representing the diversity of the sugar beet collection held by VIR was selected for screening. The sets of accessions from Russia, Germany and Ukraine were the largest and most diverse (Fig. 1). Ranked by the years of placement into the collection, the accessions varied from earliest entries of 1928, such as 'Barbabictela Zuchero' (Italy) and 'Pervomaysky hybrid' (Russia), to contemporary hybrids from the UK, Denmark, Germany and Russia.

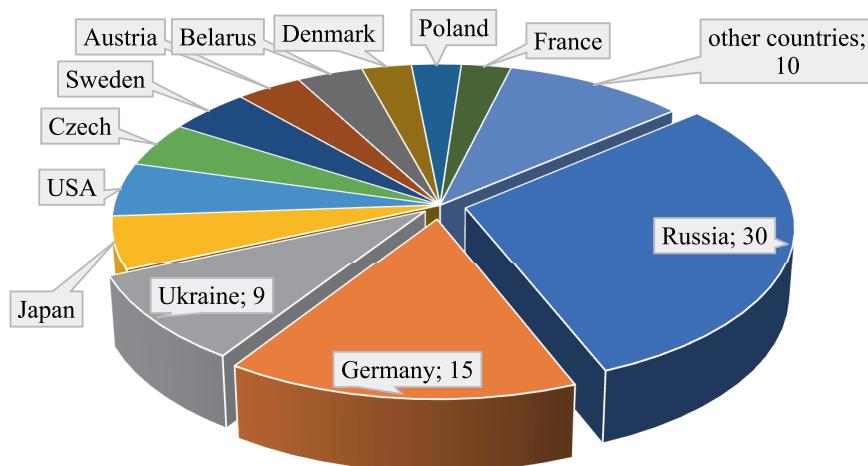


Fig. 1. Grouping of the tested sugar beet accessions according to their countries of origin

Рис. 1. Группировка опытных образцов сахарной свеклы по стране происхождения

measure the sugar level in beet roots. Germination energy and seed germination percentage were assessed in VIR's laboratory using standard methods for Russia (GOST 12038-84..., 2020). Resistance of the beet leaf system to *Cercospora* leaf spot was scored 20 days prior to harvesting employing

An assessment of the sugar content in roots of the tested accessions showed a significant increase in this character across the years of their placement into the collection, thus evidencing the effectiveness of breeders' efforts around the world (Table 2).

Table 2. Grouping of the tested sugar beet accessions according to the years of their placement into the collection

Таблица 2. Группировка опытных образцов сахарной свеклы по году включения в коллекцию

Group	Number of accessions in each group	Years	Sugar content in roots, %		
			$M \pm S\bar{x}$	min	max
1	11	1928–1950	14.3 ± 0.47	12.0	17.5
2	36	1951–1973	15.3 ± 0.22	12.0	17.6
3	50	1974–1994	15.5 ± 0.19	12.1	18.2
4	13	1995–2016	16.2 ± 0.12	15.5	16.9
	110		15.4 ± 0.13	12.0	18.2
$t_{\text{exp}} > t_{0.01}$					

The resistance of the tested accessions to the annual development cycle (bolting resistance) was assessed in the environments of Leningrad Province and showed that 94.5% of the accessions were resistant. The highest percentage of bolted plants (5.8%) was observed in the modern domestic diploid single-seeded hybrid 'Kubansky MS 95' (k-3770).

Cercospora leaf spot resistance was assessed in the field under the epiphytotic conditions of 2016. Caused by the fungus *Cercospora beticola* Sacc., this leaf spot is one of the most widespread diseases of beets, affecting both sugar beet and other cultivated beet varieties (Salunskaya, 1959). Resistant lines can be identified by inbreeding among the least affected biotypes (Smith, Gaskill, 1970). Under the 2016 epiphytotics, all sugar beet accessions were more or less susceptible. At the

time when the damage was recorded, 98.2% of the accessions had symptoms of *Cercospora* leaf spot at a level from 1 to 4 points (Fig. 2). In most of them (53%), the damaged area of the leaf surface did not exceed 10%. Two accessions manifested 100% resistance under the conditions of field assessment. Those were cultivars of American breeding, 'F 1001' (k-3478) and 'C 562 CMS' (k-3481), included into the collection in 1982. Meanwhile, their sugar content levels were below average (14.0 and 14.5%, respectively).

In 2017, 2,200 beet seed plants (20 plants of each accession) were evaluated for their sterility and monogerminy (MG). Individual isolation was provided only for plants with the 0-type sterility, monogermin forms, and 10 plants from each identified accession with fertile pollen (Fig. 3). The desired

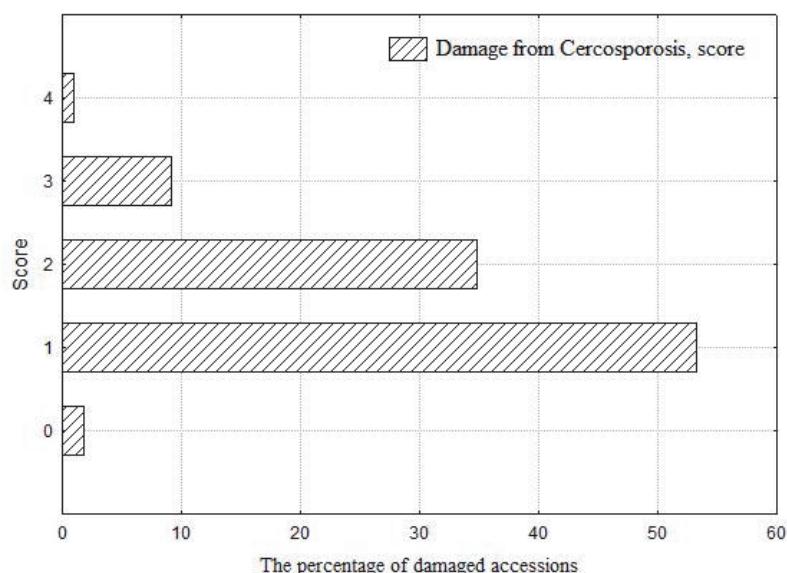


Fig. 2. Screening of the sugar beet accessions according to their resistance to *Cercospora beticola* Sacc., 2016

Рис. 2. Скрининг образцов сахарной свеклы по устойчивости к церкоспорозу (*Cercospora beticola* Sacc.), 2016 г.



Fig. 3. Differences between a sugar beet flower with the 0-type sterility (A, B) and a fertile biotype (C, D); Pushkin, 2017

Рис. 3. Различия цветка сахарной свеклы с 0-типом стерильности (A, B) и фертильного (C, D); Пушкин, 2017 г.

biotypes were identified in 9 plants (0.4%) of 7 accessions. The genotype of three of them combined sterility and 100% monogerminy. Six accessions, i.e., representatives of contemporary domestic hybrid breeding and the Danish hybrid 'Ventura', showed a low incidence of *Cercospora* leaf spot (1 point) and sugar content from 15.7% to 17.0%. The Czech old-time cultivar 'Wohancova 5' (1947) was characterized by non-bolting, low leaf spot incidence, and extremely low sugar content (12.1%), which allowed us to attribute it to the semi-sugar type. Two plants of the desired biotype were isolated from each of the two hybrids 'Ventura' and 'Kaskad 3'.

Practical application of inbreeding in beets faces a number of difficulties due to the distinct inbreeding depression exhibited by self-pollinated lines. This is manifested in a decreased number of seeds, deterioration of their quality, reduced germination, growth weakening in young plants, and a decrease in overall productivity (Sokolova, 2010). This is expressed most notably in the first inbred generations. As a rule, the depression stops after reaching a certain plateau. In our experiment, the seed productivity under apomictic reproduction averaged 29 g per plant, and the seed germination percentage was 61.8% (Table 3). At the same time, fertile forms showed symptoms of depression after the first forced self-pollination. Thus, the seed productivity of fertile plants averaged 10 g per plant, and seed germination percentage was 28.9%. It should be noted that all isolated plants were able to form seeds to some extent. Probably, the reproduction system in beets is quite flexible, and, if necessary, it switches from the zygotic mode to the apozygotic one. It is known that some species of *Beta* L. set seeds exclusively in the apozygotic way (Barocka, 1966): for example, representatives of the section *Corollinae* Tran.: *B. lomatogona* Fisch. & C.A. Mey. ($2n = 36$), *B. corollifora* Zosimovic ex Buttler ($2n = 18$), *B. trygina* Waldst. & Kit. ($2n = 54$), and *B. × intermedia* Bunge ($2n = 36$). Apparently, finding cultivated beet forms with the apomictic reproduction mode is a confirmation of the N. I. Vavilov's universal law of homologous series in variation, which applies to both morphological and reproductive characters.

Differences in the productivity of seed plants are largely related to the architectonics of the seed plant and depend on the number of fruiting stalks, the nature and rate of differ-

entiation in buds, the number of clusters, and the quality of seeds in them. The habitus of the seed plant, in its turn, induces differences in the formation of seeds, which is reflected in their quality. The main mass of seeds (68–99%) is located on the branches of the first and second branching orders, versus 7% to 10% on the central stalks (Kononkov, Balbyshev, 1982). The number of branches, their spatial position, and the expression degree of the main stalk (the leader) are used to characterize beet seed plants. A leaderless plant, with at least 3-4 stalks, is considered the optimal one. Plants of such type are valued for their most harmonious habitus, produce stalks that counterbalance each other in the process of development, usually demonstrate maturation synchrony, yield high-quality seeds, and have high seed yields (Arkhangelsky, 1968). In our experiment, seed plants of the sterile lines 5b from 'Ventura', 9b from 'Kaskad 3' and 12g from 'RO 117' formed a distinctly expressed leading sprout with several first-order branches. This type of bush partly explains their low productivity.

In general, apomixis does not promote adaptability to evolution because it does not affect the spread of new genes in a population and usually serves only to reduce genetic diversity. Many apomictic species retain some ability to reproduce sexually. This apomictic feature allows them to thrive under conditions where pollination is impossible, but they can also resume sexual reproduction when conditions allow. Therefore, apomixis equips a plant species with an enhanced ability to adapt and survive under unfavorable conditions. As shown in Table 3, the inbreeding in fertile biotypes led to a decrease in all seed quality characters: productivity, 1000 seed weight, and germination percentage. Contrariwise, seed setting under the apozygotic mode did not result in a manifestation of inbreeding depression symptoms. The exceptions were two lines: 9b from 'Kaskad 3' and 12g from 'RO 117', with the lowest indicators, which implies that they are not prone to the apomictic mode of seed formation and that, in all likelihood, such biotypes will be completely eliminated in the future.

Of particular interest were three identified lines that combined the 0-type sterility and monogerminy (MG). As shown earlier by our experiments on table beet, self-pollination of MG forms leads to a clearly expressed inbred depression, oc-

Table 3. Statistical quality indicators of sugar beet seeds produced by inbred lines of the isolated sterile and fertile biotypes, 2017

Таблица 3. Показатели качества семян сахарной свеклы, полученных в результате инбридинга у стерильных и фертильных биотипов, 2017 г.

Indicators	Inbred form	M	S \bar{x}	Cv	LSD (P ≤ 0.05)
Productivity, g/plant	$A_0 s^*$	28.97	7.18	74.4	15.6
	$I_0 f^{**}$	10.03	1.61	48.3	
Weight of 1000 seeds, g	$A_0 s$	20.4	1.81	26.7	4.59
	$I_0 f$	16.71	1.17	21.1	
Seed germination, %	$A_0 s$	61.78	9.01	43.7	21.3
	$I_0 f$	27.36	4.46	48.8	

* $A_0 s$ – apomictic lines

** $I_0 f$ – inbred lines of fertile beet plants

* $A_0 s$ – апомиктичные линии

** $I_0 f$ – инбредные линии фертильных растений свеклы

cence of teratological changes, and complete elimination of lines (Sokolova, 2010). The analysis of the 2017 data revealed that isolation of monogermin sugar beet forms, both fertile and sterile, mainly affected the overall productivity of a seed bush by reducing it (Fig. 4). At the same time, seed germination percentage as well as germination energy remained at the same level. Thus, the presence of MG genes in the genotype of sterile or fertile plants reduces seed productivity during

inbreeding. Minor manifestations of fasciation (less than 1%) were observed on several plants of the fertile biotype.

A comparative test on the obtained apomictic lines (A_0) and the original parent material (P) to assess main economically useful characters was carried out in the beet-growing zone at Maikop Experiment Station of VIR in 2018. The lines with seed productivity below 10 g were not included in the field experiment (Table 4).

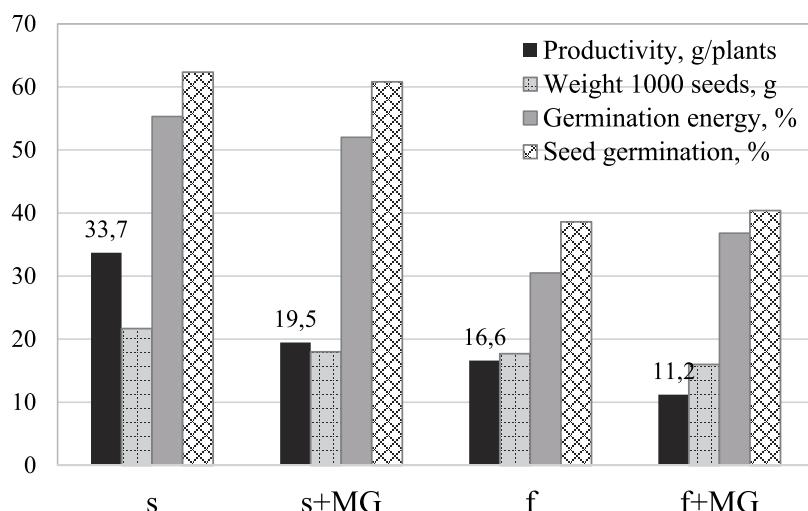


Fig. 4. Comparative indicators of seed plant productivity and seed quality after inbreeding in different sugar beet genotypes, 2017

Рис. 4. Сравнительные показатели продуктивности семенных растений и качества полученных семян инбредных линий сахарной свеклы с различными генотипами, 2017 г.

Table 4. Comparative data of economically valuable traits in parent accessions (P) and apomictic lines (A_0) in their first growing season

Таблица 4. Сравнительные данные хозяйственно ценных признаков у родительских образцов (P) и полученных на их основе апомиктических линий (A_0) в первый год вегетации

Accession name		Weight of one root, kg	Yield, kg/10m ²	Sugar content, %	Bolting, %	Damage from <i>Cercospora</i> leaf spot, score
Ventura	P	0.74	56.40	16.70	0	1
	A_0	0.69	52.50	16.40	0	1
PMC 120	P	0.96	67.20	15.50	3	2
	A_0	1.18	82.60	16.10	0	1
Kaskad 3	P	1.33	88.40	19.00	3	2
	A_0	0.91	60.40	17.90	1	1
Wohancova 5	P	1.14	79.80	14.40	3	1
	A_0	0.96	68.00	13.70	1	1
Ramoza	P	1.02	69.40	16.80	13	2
	A_0^*	1.18	80.20	16.80	0	1
PMC 121	P	0.78	38.90	18.50	2	1
	A_0^*	0.80	39.90	17.80	0	1

$$F_{\text{emp}} < F_{0.05}$$

* – plants combining sterility and monogerminy in their genotype

* – растения, сочетающие в генотипе стерильность и раздельноплодность

Statistically significant differences in metric parameters between the obtained lines and the parent accessions were not detected ($F_{\text{emp}} < F_{0.05}$). It confirmed the absence of the signs of inbred depression in apomictic lines. The flowering rate of apomicts was lower than that of the parent component, confirming the effectiveness of selection and consolidation of the maternal genotype in apomixis. For example, the line 4g from 'Ramoza' was more productive (80.2 kg/10 m²) than the parent hybrid, which showed a significant tendency to the annual development cycle under the conditions of Mai-kop Experiment Station of VIR (bolting was 13%).

Conclusions

As a result of a comprehensive study of 110 accessions from VIR's sugar beet collection, a gradual increase in the sugar content was found in the roots of more recent accessions, attesting to the effectiveness of this breeding trend. The population of sugar beet cultivars and hybrids was observed to incorporate very few forms with the 0-type sterility (less than 0.5%). All identified sterile plants produced viable seeds in different amounts (germination rates varied from 12% to 86%).

Sugar beet hybrids with sterile cytoplasm served as a basis for the development of apomictic lines with CMS, which were evaluated according to a set of economically important characters. Compared with the seeds of inbred fertile biotypes, the quality of the obtained apomictic seeds (1000 seed weight, seed germination percentage, and germination energy) was higher. An assumption can be made that the sugar beet forms with CMS are able to switch quite easily to the apogynotrophic mode of offspring formation. In contrast to fertile biotypes, there was practically no inbreeding depression in apomictic lines of the first generation.

Comparative evaluation of the parent accessions and apomictic forms isolated from them revealed the absence of significant differences between them in the sugar content and yield. Producing sugar beet lines through apomixis made it possible to fixate the indicators of sugar content, biennial development cycle, and resistance to *Cercospora* leaf spot. This would promote the use of the resulting forms in future breeding programs. Of particular interest are two apomictic lines: 4g from 'Ramoza' and 10v from 'RMS 121', combining the 0-type CMS and 100% monogermity in their genotype.

Thus, the use of apomixis can ensure maternal inheritance in sugar beets and preserve the desired genotype, thereby accelerating the breeding process.

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-003 "Genetic Resources of Vegetable and Curcurbit Crops in the VIR Global Collection: Effective Ways to Expand Their Diversity, Disclose the Patterns of Hereditary Variability, and Use Their Adaptive Potential".

Работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-003 «Генетические ресурсы овощных и бахчевых культур мировой коллекции ВИР: эффективные пути расширения разнообразия, раскрытия закономерностей наследственной изменчивости, использования адаптивного потенциала».

References/Литература

- Arkhangelsky N.S. The study of beetroot seed biotypes (Изучение биотипов семенников свеклы). *Doklady TSKhA = Reports of the Timiryazev Agricultural Academy*. 1967;(142):117-119. [in Russian] (Архангельский Н.С. Изучение биотипов семенников свеклы. *Доклады ТСХА*. 1967;(142):117-119).
- Arkhimovich A.Z. To the question of the inbreeding method in sugar beet (К вопросу об инцукт-методе у сахарной свеклы). *Trudy Belotserkovskoy selektsionnoy stantsii = Proceedings of Belotserkovsky Plant Breeding Station*. 1931;(3):3-62. [in Russian] (Архимович А.З. К вопросу об инцукт-методе у сахарной свеклы. *Труды Белоцерковской селекционной станции*. 1931;(3):3-62).
- Bandlow G. Die Pollensterilität der Beta-Rüben und ihre Bedeutung für die Polyploidiezüchtung. *Beiträge zur Rübenforschung*. 1958;34(1):52-68. [in German]
- Barocka K.H. Die Sektion Corollinae der Gattung *Beta* (Tournef.) L. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*. 1966;56(4):379-388. [in German]
- Bliss F.A., Gabelman W.H. Inheritance of male sterility in beets, *Beta vulgaris* L. *Crop Science*. 1965;5(5):403-406. DOI: 10.2135/cropsci1965.0011183X000500050009x
- Bogomolov M.A. Apomixis and the role of this in sugar beet breeding (Apomixis i yego rol v selektsii sakharной свеклы). *Sugar Beet*. 2005;(8):19-21. [in Russian] (Богомолов М.А. Апомиксис и его роль в селекции сахарной свеклы. *Сахарная свекла*. 2005;(8):19-21).
- Bogomolov M.A. Features of the use of apomixis in sugar beets when creating a new source material (Osobennosti ispolzovaniya apomiksisa u sakharной свеклы pri sozdaniyu novogo iskhodnogo materiala). *Sugar Beet*. 2008;(5):18-20. [in Russian] (Богомолов М.А. Особенности использования апомиксиса у сахарной свеклы при создании нового исходного материала. *Сахарная свекла*. 2008;(5):18-20).
- Burenin V.I. Methodological guidelines for the study and maintenance of the world collection of root crops (Metodicheskiye ukazaniya po isucheniyu i podderzhaniyu mirovoy kollektii korneplodov). Leningrad; 1989. [in Russian] (Буренин В.И. Методические указания по изучению и поддержанию мировой коллекции корнеплодов. Ленинград; 1989).
- Favorsky N.V. Materials on the biology and embryology of sugar beet (Materialy po biologii i embriologii sakharной свеклы) *Doklady VASKhNIL = Reports of the Lenin Academy of Agricultural Sciences*. 1928;(3):3-11. [in Russian] (Фаворский Н.В. Материалы по биологии и эмбриологии сахарной свеклы. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1928;(3):3-11).
- Gelmer O.F. The main conclusions from the work of the beet section of Ivanovo Station in 1937 (Osnovnye vyvody iz rabot sveklovichnoy sektsii Ivanovskoy stantsii za 1937 g.). In: *The main conclusions of the scientific research work of VNIS in 1937 (Osnovnye vyvody nauchno-issledovatel'skikh rabot VNIS za 1937 g.)*. Moscow; Leningrad: Pishchepromizdat; 1939. p.288-292. [in Russian] (Гельмер О.Ф. Основные выводы из работ свекловичной секции Ивановской станции за 1937 г. В кн.: *Основные выводы научно-исследовательских работ ВНИС за 1937 г.* Москва; Ленинград: Пищепромиздат; 1939. С.288-292).

- GOST 12038-84. Agricultural seeds. Methods for determination of germination. 2020. [in Russian] (ГОСТ 12038-84. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. 2020. URL: <http://docs.cntd.ru/document/gost-12038-84> [дата обращения: 03.08.2020].
- Grinko T.F. Self-pollinating sugar beet races (Samoopylyayushchiyesya rasy sakharnoy svekly). *Byulleten Ivanovskoy opytnoy stantsii* = *Bulletin of Ivanovo Experiment Station*. 1927;(4):47-63. [in Russian] (Гринько Т.Ф. Самоопыляющиеся расы сахарной свеклы. *Бюллетень Ивановской опытной станции*. 1927;(4):47-63).
- Hjerdin-Panagopoulos A., Kraft T., Rading I.M., Tuveson S., Nilsson N.O. Three QTL regions for restoration of Owen CMS in sugar beet. *Crop Science*. 2002;42(2):540-544. DOI: 10.2135/cropsci2002.5400
- Kononkov P.F., Balbyshev I.F. Influence of the duration of the growing season and the type of branching in table beet seed plants on seed productivity and monogerminuity (Vliyanie prodolzhitelnosti vegetatsii i tipa vетвleniya semennikov stolovoy svekly na semennuyu produktivnost i odnosemyannost). *Trudy VNII selektsii i semenovodstva ovoshchnykh kultur* = *Proceedings of the All-Russian Research Institute for Vegetable Crop Breeding and Seed Production*. 1982;(15):125-132. [in Russian] (Кононков П.Ф., Балбышев И.Ф. Влияние продолжительности вегетации и типа ветвления семенников столовой свеклы на семенную продуктивность и односемянность. *Труды ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур*. 1982;(15):125-132).
- Maletskii S.I. Linked and unlinked gene inheritance during autosegregation in parthenogenetic plant progenies. *Russian Journal of Genetics*. 1997;33(10):1333-1340.
- Maletskii S.I. Biology of sugar beet breeding (Biologiya razmnozheniya sakharnoy svekly). In: S.I. Maletskii (ed.). *Binomial Distributions in Plant Genetic Research* (Binomialnye raspredeleniya v geneticheskikh issledovaniyakh na rasteniyakh). Novosibirsk; 2000. p.75-96. [in Russian] (Малецкий С.И. Биология размножения сахарной свеклы. В кн.: *Биномиальные распределения в генетических исследованиях на растениях* / под ред. С.И. Малецкого. Новосибирск; 2000. С.75-96).
- Nilsson N.H. Practical beet cultivation according to newer lines at Svalof. *Swedish Seeds Association's Journal*. 1924;5(2):214-226. [in Swedish] (Nilsson N.H. Practisk betforodling enligt nyare linier pa Svalöf. *Sveriges utsädesföreningens tidskrift*; 1924;5(2):214-226).
- Owen F.V. Inheritance of cross- and self- sterility and self-fertility in *Beta vulgaris*. *Journal of Agricultural Research*. 1942a;64(12):679-698.
- Owen F.V. Male sterility in sugar beets by complementary effects of cytoplasmic and Mendelian inheritance. *American Journal of Botany*. 1942b;29:692-695.
- Salunskaya V.N. Leaf spot or cercosporosis (Pyatnistost listyev ili tserkospoz). In: V.N. Salunskaya (ed.). *Cercosporosis. Sugar beet (Tserkospoz. Sakharnaya svekla)*. Kiev; 1959. p.221-236. [in Russian] (Салунская В.Н. Пятнистость листьев или церкоспороз. В кн.: *Церкоспороз. Сахарная свекла* / под ред. В.Н. Салунской. Киев; 1959. С.221-236).
- Savitsky V.F. Monogerm sugar beet in the United states. In: *The American Society of Sugar Beet Technologists Proceedings of Sixth General Meeting*. Vol. 6. Fort Collins, USA; 1950. p.156-159.
- Smith G.A., Gaskill J.O. Inheritance of resistance to *Cercospora* leaf spot in sugarbeet. *Journal of the American Society of Sugar Beet Technologists*. 1970;16(2):170-180.
- Sokolova D.V. Demonstration of monogerm character in self-pollinated lines of monocarp table beet. *Sugar Beet*. 2010;(10):26-29. [in Russian] (Соколова Д.В. Особенности проявления признака раздельноцветковости у инбредных линий столовой свеклы. *Сахарная свекла*. 2010;(10):26-29).
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow; Rosinformagrotekh; 2020. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2020). URL: https://gossortrf.ru/wp-content/uploads/2020/03/FIN_reestr_dop_12_03_2020.pdf [дата обращения: 05.08.2020].
- Towensend C.O., Rittue E.G. Die Züchtung von einkeimigen Rubens samen. *Zeitschrift Zuckerindustrie*. 1905;(55):809-845. [in German]
- Zaykovskaya N.E. About pollen sterility in sugar beet (O sterilnosti pyltsy u sakharnoy svekly). *Agrobiologiya = Agrobiology*. 1960;(5):778-779. [in Russian] (Зайковская Н.Э. О стерильности пыльцы у сахарной свеклы. *Агробиология*. 1960;(5):778-779).
- Zhuzhzhalova T.P., Kolesnikova E.O., Vasilchenko E.N., Cherkasova N.N. Biotechnological methods as a tool for efficient sugar beet breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2020;24(1):40-47. [in Russian] (Жужжалова Т.П., Колесникова Е.О., Васильченко Е.Н., Черкасова Н.Н. Методы биотехнологии как потенциал развития селекции сахарной свеклы. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2020;24(1):40-47). DOI: 10.18699/VJ20.593
- Zosimovich V.P. Pollen sterility and breeding for heterosis in sugar beet (Sterilnost pyltsy i selektsiya na geterozis u sakharnoy svekly). *Byulleten selskokhozyaystvennoy nauki* = *Bulletin of Agricultural Science*. 1960;(5):40-49. [in Russian] (Зосимович В.П. Стерильность пыльцы и селекция на гетерозис у сахарной свеклы. *Вестник сельскохозяйственной науки*. 1960;(5):40-49).

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. Создание и изучение апомиктических линий сахарной свеклы. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):93-101. DOI:10.30901/2227-8834-2020-4-93-101
Sokolova D.V. Apomictic lines of sugar beet: development and studying. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):93-101. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-93-101

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/10.30901/2227-8834-2020-4-93-101>

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 / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Sokolova D.V. <https://orcid.org/0000-0002-9967-7454>

Характеристика морфобиологических и хозяйственно ценных признаков озимой гексаплоидной тритикале сорта 'Билинда', районированного по Северо-Западному региону РФ

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-102-111



УДК 631.524.5:633.11+633.14

Поступление/Received: 15.09.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Л. П. БЕКИШ^{1*}, В. А. УСПЕНСКАЯ¹,
Т. И. ПЕНЕВА², Н. Н. ЧИКИДА²

¹ Ленинградский научно-исследовательский институт сельского хозяйства «Белогорка» – филиал Федерального исследовательского центра картофеля имени А.Г. Лорха, 188338 Россия, Ленинградская область, Гатчинский район, д. Белогорка, ул. Институтская, 1

*melinda_08@mail.ru; lenniish@mail.ru

² Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44

*n.chikida@vir.nw.ru

Biomorphological and useful agronomic traits of the hexaploid winter triticale cultivar 'Bilinda' approved for cultivation in the Northwestern Region of the Russian Federation

L. P. BEKISH^{1*}, V. A. USPENSKAJA¹,
T. I. PENEVA², N. N. CHIKIDA^{2*}

¹ Leningrad Research Institute for Agriculture "Belogorka", branch of the A.G. Lorch Russian Potato Research Centre, 1 Institutskaya St., Belogorka, Gatchina District, Leningrad Province 188338, Russia

*melinda_08@mail.ru; lenniish@mail.ru

² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia

*n.chikida@vir.nw.ru

Первоочередной задачей в области сельскохозяйственного производства в Ленинградской области и Северо-Западном регионе РФ является создание и внедрение в производство зимостойких и продуктивных сортов зернофуражного использования, таких как сорта озимой тритикале, формирующей высокий урожай зерна и зеленой массы. Исследовали новый перспективный сорт гексаплоидной озимой тритикале 'Билинда' зернофуражного использования в период 2004–2019 гг. на опытной базе Ленинградского НИИСХ «Белогорка»; кроме того, учтены данные изучения ГСИ (2017–2019 гг.). Закладку опытов, фенологические наблюдения, полевую и лабораторную оценки, статистическую обработку материала осуществляли по общепринятым методикам. Электрофоретический анализ глиадина зерна сорта тритикале 'Билинда' и регистрацию в виде «белковой формулы» проводили по методике, разработанной и принятой в отделе молекулярной биологии ВИР. Стандартом служил сорт гексаплоидной озимой тритикале 'Корнет' (к-3636).

Новый сорт 'Билинда' создан с использованием индивидуально-массового отбора генотипов с рецессивным контролем морфологических признаков колоса. За период исследования сорт 'Билинда' имел в среднем достоверное превышение над стандартным сортом 'Корнет' по урожайности зерна (+10,4 ц/га); по числу зерен в колосе (+32,3 шт.) и массе 1000 зерен (+7,7 г), а также оказался более зимостойким по сравнению со стандартом (до 98%) и показал высокую устойчивость при эпифитотийном развитии септориоза (7–9 баллов). Сорт 'Билинда' районирован в 2020 г. по Северо-Западному региону (2) РФ. На основе метода сортовой идентификации по электрофоретическим спектрам запасного белка зерна – глиадина – составлен «белковый паспорт», позволяющий контролировать оригинальность и подлинность сорта.

Ключевые слова: гексаплоид, морфология колоса, урожайность, устойчивость к болезням, «белковый паспорт».

A priority of agricultural production for the Northwest of Russia is to develop and introduce winter-hardy and productive cultivars of small grain forage crops, such as winter triticale, capable of producing high yields of grain and green biomass.

'Bilinda', a new promising tetraploid winter triticale cultivar grown for grain forage, was studied from 2004 through 2019 at Leningrad Research Institute for Agriculture "Belogorka". The data of the State Variety Trials (2017–2019) were also taken into account. Conventional techniques were used in the experiments, phenological observations, field and laboratory evaluation tests, and statistical data processing. Electrophoresis of gliadin in the grain of cv. 'Bilinda' and its registration as a "protein formula" were performed using the technique developed and approved by the Molecular Biology Dept. of VIR. The hexaploid winter triticale cultivar 'Kornet' (k-3636) served as the reference. Cv. 'Bilinda' was developed using individual and mass selection of genotypes with recessive control of the ear's morphological characters, which resulted in producing a homogeneous population with high yield potential and large plump grains. On average across the testing period, cv. 'Bilinda' significantly exceeded the reference 'Kornet' in grain yield (+1.04 t/ha), number of grains per ear (+32.3 pcs), and 1000 grain weight (+7.7 g), and in addition demonstrated higher winter hardiness than the reference (up to 98%). Under epiphytotic incidence of Septoria leaf blotch, the tested cultivar manifested a high level of resistance (scoring 7–9 points). 'Bilinda' is among high-yielding cultivars resistant to most leaf diseases. In 2020, this cultivar was approved for cultivation in the Northwestern Region (2) of Russia. Applying the method of variety identification based on the electrophoretic spectra of gliadin, a storage protein in grain, a protein "passport" was produced to ensure monitoring of the cultivar's integrity and authenticity.

Key words: hexaploid, ear morphology, yield, disease resistance, protein "passport".

Введение

Н. И. Вавилов отводил исключительную роль отдаленной гибридизации растений. При этом он указывал на необходимость перегруппировки целых геномов, ожидая получить в будущем ценные для селекции формы (Vavilov, 1965). Прозорливость научных прогнозов Н. И. Вавилова особенно наглядно подтверждена достижениями в селекции тритикале. В ряде работ (Hoglein, Valentine, 1995; Merezhko, 2004) показана все более заметная роль в сельскохозяйственном производстве созданного человеком пшенично-ржаного аллополиплоида.

Современные сорта тритикале успешно конкурируют по урожайности зерна и зеленой массы с лучшими сортами ржи, ячменя, овса, пшеницы (Merezhko, 2007). В настоящее время тритикале широко используется на зеленый корм, в хлебопечении, для производства этанола, в пивоварении, кондитерской промышленности. Сорта тритикале способны расти на бедных подтопляемых и кислых почвах, хорошо переносят неблагоприятные условия перезимовки и резкие похолодания в весенне-летний период (Rigin, 2007), устойчивы к многим болезням, активно усваивают питательные вещества из почвы и меньше нуждаются в химической защите. Поэтому успех создания сортов тритикале неразрывно связан с достижениями селекции как самой культуры, так и исходных родительских форм – пшеницы и ржи.

К настоящему времени значительно уменьшилось генетическое разнообразие у современных сортов пшеницы по некоторым из главных признаков растений: короткостебельности, которая контролируется генами *Rht1*, *Rht2* и *Rht8c* (Divashuk et al., 2013), устойчивости к бурой ржавчине – *Lr9*, *Lr23*, *Lr41* (Tugryshkin, Kolesova, 2020), мучнистой росе – *Pm9* (Lebedeva et al., 2019). Гены *Rht1* и *Rht2* выявлены у японских сортов пшеницы 'Norin 10' и 'Aqaotugii', которые на сегодняшний день распространились по всему миру, и около 70% мировых сортов в Европе, Америке и в селекционных учреждениях бывшего СССР несут один из генов «зеленой революции» (Divashuk et al., 2013). Однако все эти образцы в сильной степени поражаются листовыми болезнями. Аллель гена *Rht8c*, обнаруженный у мутанта сорта 'Безостая-1-Краснодари-1' тесно сцеплен с геном нечувствительности к фотопериоду, определяемой наличием гена *Ppd-D1*, что приводит к ускорению наступления фазы цветения, обусловленному аллелями гена *Ppd-D1*, позволяет лучше переносить засуху и обеспечивает увеличение урожайности (Worland, 1996). Широкое использование генов устойчивости к возбудителям листовых болезней (бурой ржавчине, мучнистой росе, септориозу) периодически приводит к их значительному распространению и вредоносности. Потери урожая при умеренном развитии болезни могут составлять 10–15%, а при эпифитотийном – до 30–50% (Rsaliyev et al., 2019). Селекционная работа в обязательном порядке включает в себя изучение мирового разнообразия коллекции ВИР по интересующим признакам. Целью подобного рода исследований является выявление генетических источников и доноров хозяйствственно ценных признаков и свойств, последующее вовлечение которых в селекционную работу позволяет изучить закономерности формирования хозяйствственно ценных признаков и их взаимосвязь между собой. Это является необходимым условием разработки стратегии и такти-

ки при создании сортов с заданными характеристиками. В программе по созданию перспективных селекционных линий генетическое разнообразие селекционного материала достигается не только привлечением в скрещивания географически и экологически отдаленных родительских форм, но и в большей степени их генетическим разнообразием. Использование нужных образцов озимой тритикале коллекции ВИР в скрещиваниях позволяет получить ценный исходный селекционный материал, адаптированный к условиям Северо-Западного региона РФ, в частности Ленинградской области. Природно-климатические условия Северо-Западного региона России позволяют выращивать сорта тритикале, которые способны реализовать свой генетический потенциал при наличии жестких био- и абиофакторов. На фоне неустойчивых погодно-климатических условиях региона развиваются болезни листового аппарата и корневой системы, а в последние годы значительное развитие получили такие болезни, как септориоз, ринхоспороз, аскохитоз, которые в значительной степени снижают урожай и посевные качества семян тритикале (Bekish et al., 2016).

Выращивание тритикале в Северо-Западном регионе РФ – зоне рискованного земледелия – осложняется способностью тритикале легко прорастать на корню, что приводит к значительному повышению автолитической активности зерна и ухудшению его посевных и хлебопекарных свойств (Rubets et al., 2012). Важной проблемой является также необходимость сохранения вновь созданных и перспективных сортов тритикале. Для этого, наряду с полевой апробацией, высокоеэффективными оказались методы маркирования генетических систем растений с помощью белков. Метод основан на том, что спектры глиадина маркируют определенные генотипы, а особенности компонентного состава регистрируются в виде «белковых формул». Выявляемый методом электрофореза высокий уровень полиморфизма и его адаптивный характер являются важными характеристиками для дифференциации и идентификации генотипов (биотипов) пшеницы, тритикале и других злаков в семенном контроле, анализе генетических процессов в селекции, семеноводстве и при ре-продукции (Konarev, 2006). С использованием данного метода изучена коллекция тритикале ВИР, включая образцы различного происхождения и уровня пloidности (Peneva et al., 2009).

Цель исследования – создать новый сорт гексаплоидной озимой тритикале 'Билинда' зернофуражного использования и дать его агробиологическую характеристику по морфологическим и хозяйственно ценным признакам, определить по электрофоретическим спектрам глиадина однородность сорта 'Билинда', зарегистрировать его уникальный генотип в виде «белковой формулы», составить «белковый паспорт», позволяющий контролировать оригинальность и подлинность сорта.

Материал и методы.

Экспериментальная часть работы проводилась в период с 2004 по 2019 г. на опытной базе Ленинградского НИИСХ «Белогорка», расположенной в Ленинградской области Северо-Западного региона РФ. Также были использованы данные исследований (2017–2019 гг.) Государственной комиссии по сортоспытанию (ГСИ). Закладку опытов и статистическую обработку материала

осуществляли по общепринятой методике (Dospelkhov, 1985). Фенологические наблюдения, полевую и лабораторную оценки делали в соответствии с методикой государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур (Methods..., 1989) и методическими указаниями ВИР (Merezhko, 1999). Иммунологическую характеристику расчета степени развития и распространения болезни выполняли согласно методике ВИЗР (Geshele, 1978). Электрофоретический анализ глиадина зерна тритикале 'Билинда' и регистрацию сорта в виде «белковой формулы» проводили по методике, разработанной и принятой в отделе биохимии и молекулярной биологии ВИР (Konagrev, 2000).

Агротехника проведения опытов общепринятая в Северо-Западном регионе. Посев проводили селекционной сеялкой СКС-6-10 в оптимальные для зоны сроки с 28 августа по 5 сентября, с нормой высева 3 млн всхожих зерен на га. Опыты закладывали по пару. Уборку проводили в фазу полной восковой спелости селекционным комбайном Hege 125. В питомниках конкурсного испытания и селекционного размножения отбор продуктивных колосьев проводили методом индивидуального отбора по морфологическим признакам колоса, что позволило сформировать выровненный продуктивный однородный стеблестой линий. (Merezhko, 2004). Оценку по устойчивости к болезням, продуктивности гибридных линий сорта 'Билинда', структуре урожайных показателей проводили в соответствии с методическими указаниями (Merezhko, 1999).

Для определения оригинальности сорта 'Билинда' проводили электрофоретический анализ глиадина индивидуальных зерновок по общепринятой методике (Konagrev, 2000). Общая выборка составляла около 100 зерновок. Из них исследованы по пять зерновок из семи случайно взятых растений с целью проверки однородности зерновок в пределах колоса. Данные по колосовому материалу сравнивали со спектрами остальных исследованных зерновок и на этом основании определяли уровень полиморфизма сорта 'Билинда'. Электрофорез проводили в вертикальных пластинах 7,5% полиакриламидного геля (ПААГ) в ацетатном буфере рН 3,1. Идентификацию компонентов и запись спектров в виде «белковых формул» выполняли по эталонному спектру в соответствии с принятой номенклатурой. Эталоном в данном случае служил сорт пшеницы 'Кавказ', так как в этом сорте, благодаря наличию транслокации 1BS/1RS, четко представлен блок компонентов $\omega_2, 3, 4 \gamma 5$, маркирующий хромосому 1R ржи (Peneva et al., 2002). Спектры с одинаковым составом компонентов рассматривали как один и тот же биотип.

Результаты и обсуждение

Изучение более 500 образцов из коллекции ВИР отечественной и зарубежной селекции по комплексу биологических свойств и хозяйственными ценных показателей позволило выделить 34 лучших образца как источники основных селекционных признаков, некоторые из которых постепенно вводились в родословную создаваемых сортов по основным элементам продуктивности и биологическим признакам: по зимостойкости, количеству колосков в колосе, количеству зерен в колосе, массе 1000 зерен, выполненности зерна, количеству продуктивных стеблей, общей высокой продуктивности, скоропелости; устойчивости к болезням: снежной плесени, бурой ржавчине, септориозу, мучнистой росе, корневым

гнилям, получившему развитие в последние годы аскохитозу и ринхоспорозу. В селекционной программе применялись так называемые сложные скрещивания, когда с выбранной материнской формой скрещиваются несколько отцовских форм, различающихся по происхождению и наличию требуемых признаков и свойств. Этим увеличивается совмещение в гибридзе хозяйственными ценных признаков, которые необходимы для создаваемого сорта.

При создании сорта 'Билинда' решалась конкретная проблема: получить зимостойкий неполегающий, среднеспелый сорт озимой гексаплоидной тритикале, сочетающий высокую озерненность, крупность колоса и зерна, высокую продуктивность зерна с высокими показателями биохимического содержания питательных элементов. Такая технология селекционного процесса позволила получить сорт озимой гексаплоидной тритикале, хорошо адаптированный к природно-климатическим условиям Северо-Западного региона РФ.

Высокий процент продуктивных линий получили при синтезе гибридных популяций путем скрещивания исходного селекционного материала с современными сортами тритикале инорайонной селекции.

Родительские формы для использования в гибридных комбинациях скрещивания характеризовались следующими показателями:

- 'Никлап' (к-3862, Россия) – зимостойкий, продуктивный, имеет высокие хлебопекарные качества, высокоспелый (150–180 см) в зависимости от погодно-климатических условий, имеет низкую устойчивость к полеганию и является источником зимостойкости и комплексной устойчивости к грибным болезням;
- 'Антей' (к-3562, Россия) – сорт характеризуется как источник продуктивной кустистости, урожайности, зимостойкости, устойчивости к полеганию и болезням; содержание белка в зерне – 13–15%;

- 'АДМ-9' (к-3421, Украина) – источник продуктивной кустистости, урожайности, зимостойкости, скоропелости, устойчивости к полеганию, имеет среднюю устойчивость к болезням, высокое содержание белка (до 17%), хорошо выполненное зерно, которое сорт 'АДМ-9' унаследовал от сорта 'АД-206' (в геноме последнего содержатся гены твердой пшеницы).

Наилучшим генетическим вкладом в селекционную программу скрещиваний внесла комбинация (Никлап \times Антей), которую использовали в качестве материнской линии при гибридизации с сортом украинской селекции 'АДМ-9'. Линия Никлап \times Антей при скрещивании с различными образцами тритикале сохраняла основные признаки, особенно важные для Северо-Западного региона России: зимостойкость, высокую озерненность колоса, устойчивость бурой ржавчине, снежной плесени.

Сорт 'Билинда' получен методом межсортовой гибридизации гексаплоидных сортов тритикале с применением индивидуально-массового отбора по признакам колоса в сочетании с отбором по хозяйственными ценным признакам (зимостойкостью, устойчивостью к полеганию, высокой озерненностью колоса, высокой продуктивной кустистостью и т. д.). В основу индивидуального отбора по колосу были взяты генетически детерминированные, с рецессивным контролем признаки: 1) белые неопущенные колосковые чешуи, остистость колоса, белые ости; 2) сильное опушение под колосом – признак ржаного генома, контролируемый доминантным геном *Hp*, расположенным в хромосоме 5R. Известен целый ряд случаев,

применения морфологических признаков колоса пшеницы в качестве маркеров при отборах. А. Ф. Мережко было отмечено тесное сцепление белой окраски колоса со слабым поражением желтой и стеблевой ржавчинами и сопряжение этого признака с высоким качеством зерна у твердой пшеницы, преимущества в некоторых условиях остистых сортов над безостыми по урожайности и крупности зерна (Merezko, 2004). Таким образом, уникальные сочетания морфологических признаков колоса, которые стабильны в своем проявлении и легко классифицируются глазомерно, целесообразно использовать как маркеры при селекционных отборах. Такой подход при работе с селекционным гибридным материалом позволил получить высокооднородный гомозиготный сорт 'Билинда'.

Сорт создан методом индивидуально-массового отбора из гибридной популяции (Никлап × Антей) × АДМ-9. Геномная формула – ABR, $2n = 42$. Элитное растение выделено в 2004 г. Растение 110–120 см в высоту (в зависимости от погодно-климатических условий), устойчиво к полеганию, с кустистостью 5–7 продуктивных стеблей. Стебель 0,5 см толщины, прочный, полый, гладкий, с сильным опушением под колосом, в период созревания золотистой окраски. Колос крупный, призматический, белой окраски, наклоненный, окраска колосковых чешуй белая, длина колоса 12–15 см. Колосковая чешуя длиной 1,2 см, ланцетовидная, нервация слабо выраженная, зубец колосковой чешуи острый, киль сильно выраженный, узкий, слегка зазубренный. Плечо скошенное, слабо выраженное. Зерновка крупная, длиной 6–8 мм, выровненная, без вмятин, стекловидность 63–66%. Зародыш правильно сформированный, щиток четко выражен, бороздка неглубокая, хохолок ярко выражен, густого опушения, волоски длиной 0,1–0,5 мм.

'Билинда' – однородный, оригинальный сорт, содержит один биотип (генотип). На рисунке 1 представлены электрофоретические спектры глиадина зерновок из колосьев растений, взятых согласно методике случайных выборок, и суммарной выборки зерна сорта 'Билинда'. Видно, что нет значимых различий между спектрами зерновок в пределах колоса, между растениями и спектрами из суммарной выборки. Небольшие различия между отдельными спектрами по интенсивности некоторых компонентов скорее всего связаны с микроусловиями при проведении электрофореза. Это свидетельствует об отсутствии полиморфизма по данному признаку у сорта

'Билинда' и правомерности маркирования его по суммарному спектру глиадина. Данный сорт четко отличается по компонентному составу спектра глиадина от сорта 'Кавказ' и стандартного сорта 'Корнет' (см. рис. 1).

Анализ компонентного состава спектра глиадина сорта 'Билинда' позволяет сделать следующие предположения.

Наличие в спектре сорта 'Билинда' блока компонентов $\omega 2_2 3_4 \gamma 5$, кодируемого сложным полигенным локусом *Sec 1*, локализованным на коротком плече хромосомы 1R, при отсутствии блока компонентов $\omega 6 \gamma 4$, маркирующего хромосому 1B пшеницы, показывает, что при формировании тритикале произошло полное замещение хромосомы 1B хромосомой 1R, что усиливает влияние ржаных признаков в данном сорте. Это имеет большое значение, так как в сложном локусе *Sec 1*, наряду с глиадинкодирующими генами, присутствуют гены устойчивости к комплексу грибных болезней. Среди них – гены *Lr26*, *Sr31*, *Yr9*, определяющие устойчивость соответственно к бурой, стеблевой и желтой ржавчинам (Peneva et al., 2002). На дистальном плече хромосомы 1RS обнаружены гены адаптивности к неблагоприятным факторам, что также может способствовать увеличению пластичности и адаптивности сорта.

Присутствие в отдельных спектрах глиадина слабого компонента $\omega 1$ можно объяснить участием в формировании данного сорта разных биотипов ржи.

Испытание сорта 'Билинда' в полевых условиях подтвердило данные предположения. Таким образом, на основе анализа единичных зерновок методом электрофореза глиадина установлено, что 'Билинда' – однородный, оригинальный сорт, который содержит один биотип (генотип), маркированный спектром глиадина с «белковой формулой»:

$$\alpha \bar{6} \underline{7}_2 \underline{7}_2 \beta 2 \underline{3}_1 \underline{4}_2 \underline{5} \gamma \bar{2} \underline{3}_1 \underline{5}_2 \omega (\bar{1}_1) 2_2 3_4 \bar{7}_2 8 \bar{8}_2$$

Это позволяет идентифицировать данный сорт, проверять подлинность и чистоту его при репродукции и на разных этапах семеноводства. «Белковый паспорт», регистрирующий новый сорт озимой тритикале 'Билинда' (рис. 2), может быть использован также для его правовой защиты.

В условиях Ленинградской области зимостойкость озимых зерновых культур является одним из основных лимитирующих факторов при внедрении сорта в про-

Характеристика сорта гексаплоидного озимого тритикале Билинда по спектрам глиадина Characterization of the hexaploid winter triticale cultivar Bilinda according to its gliadin bands

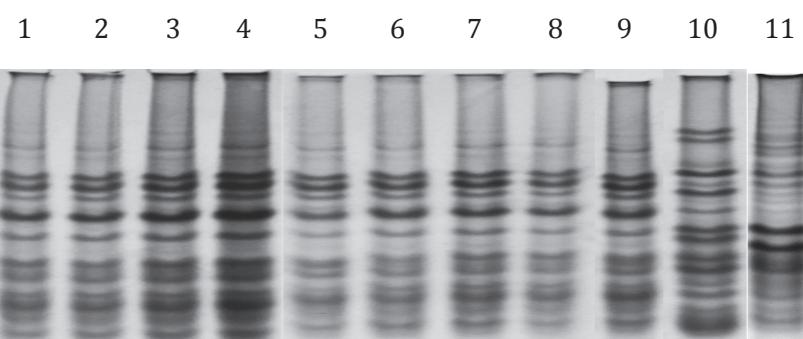


Рис. 1. Электрофоретические спектры глиадина единичных зерновок из колосьев сорта Билинда (1–3 – растение № 1; 4–6 – растение № 3; 7–8 – растение № 6; 9 – суммарная выборка) и сортов Кавказ (10), Корнет (11)

Fig. 1. Gliadin electrophoretic bands for individual kernels of cv. Bilinda (1–3 for plant No. 1; 4–6 for plant No. 3; 7–8 for plant No. 6; and 9 for the entire sample), cv. Kavkaz (10), and cv. Kornet (11)

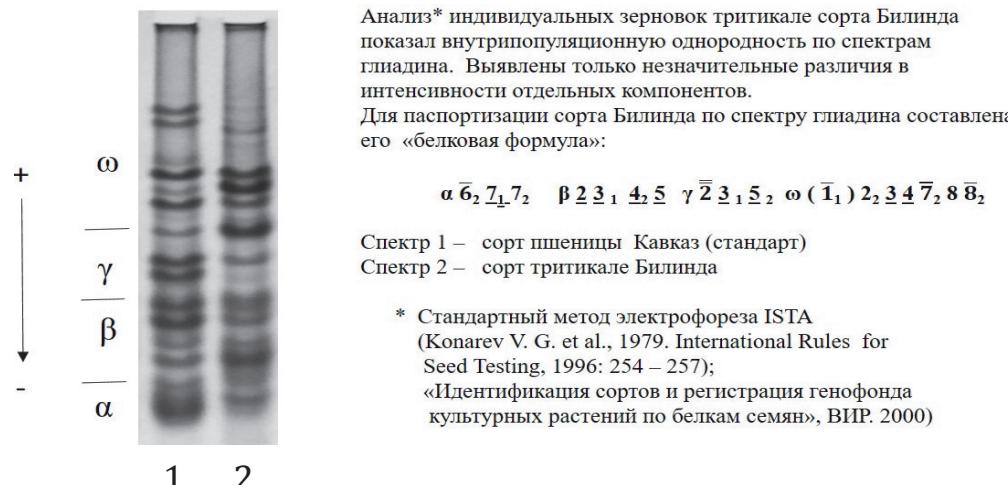


Рис. 2. Белковый паспорт (электрофоретический) сорта гексаплоидного озимого тритикале Билинда

Fig. 2. The protein (electrophoretic) “passport” of the hexaploid winter triticale cultivar Bilinda

изводство и определении ареала его возделывания. В период изучения сорта зимы в Северо-Западном регионе России различались как по температурному режиму, так и по высоте снежного покрова.

Согласно данным, представленным в таблице 1, в 2017–2019 гг. у нового сорта ‘Билинда’ зимостойкость достоверно превышала средний показатель и состави-

ла 93,6% раскустившихся с осени растений при незначительной степени поражения снежной плесенью первых листьев (01–1 балл). У стандартного сорта ‘Корнет’ зимостойкость составила 78,0%, а поражение снежной плесенью – 3–5 баллов. Зимостойкость у обоих сортов в значительной степени (68%) зависит от метеоусловий года (табл. 2).

Таблица 1. Характеристика показателей хозяйствственно ценных признаков сорта Билинда (2017–2019 гг.)

Table 1. Characterization of useful agronomic parameters in cv. Bilinda vs. the reference (2017–2019)

№ по каталогу ВИР	Сорт	Зимостойкость, %			Вегетационный период, дни			Высота, см			Устойчивость* к полеганию, балл	Устойчивость* к прорастанию на корню, балл
		lim	$X_{\text{средняя}}$	V, %	lim	$X_{\text{средняя}}$	V, %	lim	$X_{\text{средняя}}$	V, %		
к-3636	St. Корнет	72–84	78	10,4	325–330	327,5	0,7	110–125	117,5	0,4	5–7	5 (7)
к-4164	Билинда	89–98	93,5	7,2	328–335	331,5	0,8	112–131	121,5	0,7	9	5 (9)
HCP _{0,95}		0,8			4,0			2,6				

* 9 баллов – устойчив; 01–1 – неустойчив

* 9 points for resistance; 01–1 for non-resistance

Таблица 2. Уровни влияния факторов (сорт и метеоусловия по годам) на показатели хозяйствственно ценных признаков растений, %

Table 2. Effect size levels showing the impact of the factors (cultivar, and year-by-year weather conditions) on useful agronomic characters, %

Факторы	Зимостойкость	Длительность вегетационного периода	Высота растений	Масса 1000 зерен	Число зерен в колосе	Урожайность
Сорт	14,7	35,9	9,3	43,3	47,1	19,9
Метеоусловия	68,8	53,5	64,4	41,4	27,2	77,3

Для Северо-Западного региона России лимитирующим фактором для выращивания сельскохозяйственных культур является продолжительность вегетационного периода, который определяет производственные сроки уборки урожая. Скороспелость сортов тритикале при продвижении этой культуры в северные широты России является главным показателем для определения ареала возделывания наряду с зимостойкостью и урожайностью. В результате фенологических наблюдений за период изучения в условиях Ленинградской области особое внимание уделили дате колошения, которая находится в тесной положительной взаимосвязи ($r = 0,85 \pm 0,03$) с общей продолжительностью вегетационного периода (Uspenskaja et al., 2018). За годы изучения, которые различались по погодно-климатическим условиям, сорт 'Билинда' созревал на 3-4 дня позже стандартного сорта 'Корнет'. Анализ данных фенологических наблюдений (см. табл. 1) у обоих сортов выявил большую зависимость вегетационного периода от метеорологических условий (53,3%), чем их межсортовые различия (35,9%) по этому признаку (см. табл. 2).

Основные физиологические и хозяйствственно ценные характеристики обоих сортов в большей степени зависят от метеоусловий, чем от сорта растений. В меньшей степени от метеоусловий зависят масса 1000 зерен и число зерен в колосе.

В условиях влажного климата Ленинградской области и длительного светового дня полегание растений тритикале может привести к потере до 50% урожая, препятствуя механизированной уборке посевов, увеличивая предуборочное прорастание зерна в колосе и поражаемость растений болезнями, ухудшая технологические и семенные качества (Rubets et al., 2012). Устойчивость к полеганию тесно связана с высотой и прочностью соломинки, поэтому одним из основных путей устранения этого недостатка является создание низкорослых форм озимой тритикале. Данная проблема в настоящее время успешно решается путем создания сортов с оптимальной высотой (110–115 см), прочным стеблем и хорошо развитой корневой системой.

Высокую устойчивость к полеганию (7–9 баллов) за период изучения у нового сорта показали около 95% генотипов, тогда как у стандартного сорта 'Корнет' полегание составило 5–7 баллов, или всего 55%. (см. табл. 1). В условиях избыточного увлажнения в Ленинградской области устойчивость к полеганию у изучаемых сортов в значительной степени определялась погодно-климатическими условиями (64%) (см. табл. 2) во второй половине периода вегетации, когда обилие осадков дополняется сильными продолжительными ветрами.

При оценке в 2014–2019 гг. коллекционных образцов тритикале и созданных селекционных линий на устойчивость к традиционным болезням (бурой ржавчине, мучнистой росе) были выявлены листовые пятнистости (септориоз, ринхоспороз), а также корневые гнили, в настоящее время имеющие тенденцию к широкому распространению и вредоносности. Развитию и распространению таких болезней в годы изучения служили погодно-климатические условия региона, которые явились провокационным фоном. Период вегетации 2016 г. характеризовался чередованием температур от +15 до +30°C с обильными продолжительными дождями, что повлекло интенсивное эпифитотийное развитие септориоза. На этом фоне сорт 'Билинда' поражался на 1–3 балла, а стандартный сорт 'Корнет' – на

7–9 баллов. Наряду с септориозом, значительное развитие получили ринхоспороз и корневые гнили. На растениях тритикале выявлен широкий спектр симптомов поражения листовых пластинок патогенами болезней, определяемых нами по аналогии с таковыми у пшеницы и ржи. В селекционном плане проблема септориоза, как и корневых гнилей является трудной задачей из-за отсутствия надежных доноров устойчивости к *Septoria tritici* (= *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) J. Schroet.) и *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker. Нет четких критериев отбора резистентных генотипов к факультативным патогенам, так как их устойчивость контролируется множеством механизмов, каждый из которых обеспечивает сопротивляемость растений на определенных этапах развития, причем эта устойчивость нестабильна, варьирует во времени и пространстве. Поэтому отбор устойчивых генотипов, выявление доноров резистентности, обладающих различными механизмами защиты, являлись одной из основных задач при работе с гибридным материалом тритикале. На фоне эпифитотийного развития септориоза впервые были отобраны генотипы, толерантные к полевой популяции *Septoria* sp., которые составили основную популяцию сорта 'Билинда', увеличив ее полевую взрослую устойчивость, наряду с бурой ржавчиной, мучнистой росой и толерантностью к возбудителям *Septoria* sp. и *Bipolaris sorokiniana*. Известно, что отбор по фенотипу является основным методом выделения источников устойчивости при поражении факультативными патогенами для использования их в селекции. Отмечено, что 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 (Zoteyeva, 2019). В 2018 и 2019 г. на растениях тритикале были выявлены симптомы поражения ринхоспорозом. Развитие этой болезни не носило массового поражения, однако на стандартном сорте 'Корнет' генотипов с признаками поражения ринхоспорозом было значительно больше, чем у сорта 'Билинда'. В целом за годы исследования изучаемый сорт характеризовался высокой устойчивостью (1–3 балла) к листовым болезням в сравнении со стандартным сортом 'Корнет' (7–9 баллов). Устойчивость к корневым гнилям у сорта 'Билинда' в годы изучения была 01–3 балла, что характеризует сорт как устойчивый. У сорта 'Корнет' этот показатель составил 5–7 баллов, что характеризует его как сильно поражаемый сорт (табл. 3).

Высокая продуктивность сортов тритикале обеспечивается за счет разных компонентов (табл. 4). Наиболее важный – число зерен в колосе, который зависит от числа fertильных цветков в нем. Завязываемость семян в колосе у исследуемых образцов варьировала от 65 до 88%. Самая высокая озерненность наблюдалась у сорта 'Билинда' в 2017 г. и составляла 96 зерновок в колосе, против 56 зерен у стандартного сорта 'Корнет'. По массе зерна с колоса (6,1 г.) сорт 'Билинда' выделился в 2019 г., когда он имел хорошо выполненное, неморщинистое зерно, с массой 1000 зерен 64 г. У сорта 'Корнет' эти показатели были значительно ниже (табл. 5). Высокие показатели продуктивности сорт 'Билинда' формирует за счет высокой зимостойкости и продуктивной кустистости, крупного колоса и высокой его озерненности, массы зерна с колоса и 1000 зерен, при этом отличаясь устойчивостью к основным вредоносным болезням.

Таблица 3. Устойчивость сорта Билинда к листовым болезням, балл
(Ленинградская обл., 2014–2019 гг.)

Table 3. Resistance of cv. Bilinda to leaf diseases, scores
(Leningrad Province, 2014–2019)

Сорт	Снежная плесень	Бурая ржавчина	Септориоз	Ринхоспороз	Мучнистая роса	Корневые гнили
Билинда	01-3	0	1-3	01-1	0	1-3
St Корнет	3-5	0	7-9	5-7	0	5-7

* 0 баллов – устойчив; 9 баллов – неустойчив; St – стандарт

* 0 points for resistance; 9 points for non-resistance; St means the reference

Таблица 4. Характеристика показателей элементов структуры урожая сорта Билинда (2017–2019 гг.)

Table 4. Characterization of yield structure indicators in cv. Bilinda vs. the reference (2017–2019)

№ по каталогу ВИР	Сорт	Масса 1000 зерен, г			Число зерен в колосе, шт.			Урожайность, ц/га			Оценка по зерну, балл*
		lim	$\bar{X}_{\text{средняя}}$	$V, \%$	lim	$\bar{X}_{\text{средняя}}$	$V, \%$	lim	$\bar{X}_{\text{средняя}}$	$V, \%$	
к-3636	St Корнет	49,8–53,6	52,1	3,5	49–56	52,5	4,8	52,3–59,9	51,7	24,5	5
к-4164	Билинда	56,6–64,2	59,8	5,0	77–96	86,5	11,8	56,1–76,3	62,1	21,5	5
HCP _{0,05}		0,4			1,0			1,0			

Примечание: достоверно различаются: масса 1000 зерен, число зерен в колосе и урожайность

* 5 баллов – высокая, 1 – низкая

Note: statistically significant differences were recorded for 1000 grain weight, number of grains per ear, and yield

* 5 points for high; 1 point for low

Таблица 5. Характеристика хозяйствственно ценных признаков сорта Билинда
(Ленинградская обл., 2014–2019 гг.)

Table 5. Assessment of useful agronomic characters for cv. Bilinda
(Leningrad Province, 2014–2019)

Показатель	Билинда		St Корнет	
	min-max	S cp.	min-max	Scp.
Урожайность, ц/га	56,1–76,3	62,1	52,3–59,9	51,7
Зимостойкость, %	89–98	93,6	72–84	78,0
Вегетационный период, дни	328–335	331	325–330	327
Количество продуктивных стеблей, шт./м ²	4,0–7,0	5,5	3,0	3,0
Высота растений, см	112–131	118,3	110–125	115,7
Устойчивость к полеганию*, балл	9,0	9,0	5,0–9,0	7,0
Количество зерен в колосе, шт.	77–96	84,8	49–56	52,5
Масса зерна с колоса, г	4,3–6,1	5,2	2,4–3,0	2,7
Масса 1000 зерен, г	56,6–64,2	59,8	49,8–53,6	51,7
Оценка зерна, балл	5	5	3–5	4

* 0 баллов – неустойчив; 9 баллов – устойчив; St – стандарт

* 0 points for non-resistance; 9 points for resistance; St means the reference

Заключение

Созданный в Ленинградском НИИСХ «Белогорка» гексаплоидный сорт озимой тритикале «Билинда» по результатам государственного испытания районирован по Северо-Западному (2) региону Российской Федерации. Рекомендован для выращивания в Ленинградской, Псковской, Новгородской, Ярославской областях.

Высокая пластичность сорта обеспечивается наличием на дистальном плече ржаной хромосомы 1RS генов адаптивности к неблагоприятным факторам, а устойчивость к основным грибным болезням тем, что в сложном локусе *Sec1*, наряду с глиадинкодирующими генами, присутствуют гены устойчивости к комплексу

грибных болезней: среди них гены *Lr26*, *Sr31*, *Yr9*, определяющие устойчивость соответственно к бурой, стеблевой и желтой ржавчинам.

«Билинда» – однородный, оригинальный сорт, содержащий один биотип (генотип); определен его «белковый паспорт», регистрирующий новый сорт озимой тритикале «Билинда» (см. рис. 2), маркированный спектром глиадина с «белковой формулой»:

$$\alpha \bar{6}_2 \bar{7}_1 \bar{7}_2 \beta 2 \bar{3}_1 \bar{4}_2 \bar{5} \gamma \bar{2} \bar{3}_1 \bar{5}_2 \omega (\bar{1}_1) 2_2 \bar{3} \bar{4} \bar{7}_2 8 \bar{8}_2$$

Это позволит идентифицировать данный сорт, проверять подлинность и чистоту его при репродукции и на разных этапах семеноводства, а также может оказаться полезным для его правовой защиты.

Исследование выполнено в рамках государственного задания согласно тематическим планам:

Ленинградского НИИСХ «Белогорка – филиала ФГБНУ «ФИЦ картофеля имени А.Г. Лорха» по проекту № 0672-2019-0011 «Фундаментальные основы управления селекционным процессом по созданию новых генотипов озимой тритикале с высокими хозяйственными ценными признаками продуктивности, устойчивости к био- и абиострессорам и получение новых знаний по агротехнологии выращивания получаемого оригинального семенного материала на основе современных методов диагностики и защиты растений, обеспечивающих получение высококачественного семенного материала для условий Северо-Запада России»;

Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (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».

The study was performed within the framework of the State Task according to the theme plans of:

Leningrad Research Institute for Agriculture “Belogorka”, branch of the A.G. Lorch Russian Potato Research Center, Project No. 0672-2019-0011 “Fundamental Principles of Breeding Process Management in the Development of Plant Genotypes with Economically Useful Traits of High Productivity, Resistance to Bio- and Abiostressors, and Obtaining New Knowledge on Agricultural Practices to Produce Original Seed Material by Modern Plant Diagnostics and Protection Methods that Secure the Yield of High-Quality Seeds in the Environments of the Russian Northwest”; and

the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR), Project No. 0662-2019-0006 “Search for and Viability Maintenance, and Disclosing the Potential of Hereditary Variation in the Global Collection of Cereal and Groat Crops at VIR for the Development of an Optimized Genebank and Its Sustainable Utilization in Plant Breeding and Crop Production”.

References / Литература

- Bekish L.P., Chikida N.N., Chashin D.O., Uspenskaja V.A., Okhotnikova T.V. Assessment of winter triticale for resistance to *Septoria* leaf blotch under epiphytic disease conditions (Otsenka ozimoy tritikale po ustoychivosti k septoriozu v usloviyakh razvitiya epifitoticheskoi bolezni). In: *Development of Agriculture in the Non-Black-Earth Region: Problems and Their Solution (Razvitiye zemledeliya v Nechernozemye: problemy i ikh resheniya). Scientific Proceedings of the International Scientific and Practical Conference.* St. Petersburg: St. Petersburg State Agrarian University; 2016. p.47-53. [in Russian] (Бекиш Л.П., Чикида Н.Н., Чашин Д.О., Успенская В.А., Охотникова Т.В. Оценка озимой тритикале по устойчивости к септориозу в условиях развития эпифитотии болезни. В кн.: Развитие земледелия в Нечерноземье: проблемы и их решение. Сборник научных трудов международной научно-практической конференции. Санкт-Петербург: СПбГАУ; 2016. С.47-53).
- Divashuk M.G., Bespalova L.A., Vasilev A.V., Fesenko I.A., Puzyrnaya O.Y., Reduced height genes and their importance in winter wheat cultivars grown in southern Russia. *Euphytica.* 2013;190(1):137-144. DOI: 10.1007/s10681-012-0789-7
- Dospelkov B.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Geshele E.E. Fundamentals of phytopathological evaluation in plant breeding (Osnovy fitopatologicheskoy otsenki v selektsii rasteniy). 2nd ed. Moscow; 1978. [in Russian] (Гешеле Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений. 2-е изд. Москва; 1978).
- Horlein A.J., Valentine J. Triticale (x Triticosecale). In: J.T. Williams (ed.). *Cereals and Pseudocereals.* London: Chapman and Hall; 1995. p.187-221.
- Kobylansky V.D., Fadeeva T.S. (eds). Genetics of cultivated plants: Cereal crops (Genetika kulturnykh rastenii: zernovye kultury). Leningrad: Agropromizdat; 1986. [in Russian] (Генетика культурных растений: зерновые культуры / под ред. В.Д. Кобылянского, Т.С. Фадеевой. Ленинград: Агропромиздат; 1986).
- Konarev A.V. Use of molecular markers in solving problems of plant genetic resources and breeding (Ispolzovaniye molekulyarnykh markerov v reshenii problem geneticheskikh resursov rasteniy i selektsii). *Agrarian Russia.* 2006;(6):4-22. [in Russian] (Конарев А.В. Использование молекулярных маркёров в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции. *Аграрная Россия.* 2006;(6):4-22).
- Konarev V.G. (ed.). Identification of varieties and registration of crop genetic diversity according to seed proteins

- (Identifikatsiya sortov i registratsiya genofonda kulturnykh rasteniy po belkam semyan). St. Petersburg: VIR; 2000. [in Russian] (Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / под ред. В.Г. Конарева. Санкт-Петербург: ВИР; 2000).
- 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. [in Russian] (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
- Merezhko A.F. Genetic diversity of triticale in the morphological features of the ear (Geneticheskoye raznoobrazie tritikale po morfologicheskim priznakam kolosa). In: *Breeding, Seed Production and Cultivation of Field Crops (Seleksiya, semenovodstvo i vozdelivaniye polevykh kultur)*. Proceedings of the International Scientific and Practical Conference, June 7-9, 2004, Rostov-on-Don, Russia. Rostov-on-Don; 2004. p.76-85. [in Russian] (Мережко А.Ф. Генетическое разнообразие тритикале по морфологическим признакам колоса. В кн.: *Селекция, семеноводство и возделывание полевых культур. Материалы международной научно-практической конференции, 7-9 июня 2004 г., Ростов-на-Дону, Россия*. Ростов-на-Дону; 2004. С.76-85).
- 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 izuchenie mirovoj kollekcii pshenicy, 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).
- Methods for state crop variety trials. Second issue. Cereals, groats, grain legumes, maize, and fodder crops (Metodika gosudarstvennogo sortoispytaniya selskokhozyaystvennykh kultur. Vypusk vtoroy. Zernovye, krupyanые, zernobobovye, kukuruza i kormovye kultury). Moscow; 1989. [in Russian] (Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Выпуск второй. Зерновые, крупяные, зернобобовые, кукуруза и кормовые культуры. Москва; 1989). URL: <https://docplayer.ru/28203913-Metodika-gosudarstvennogo-sortoispytaniya-selskokhozyaystvennyh-kultur.html> [дата обращения: 25.08.2020].
- Peneva T.I., Merezhko A.F., Konarev A.V. The dynamics of the gliadin biotype composition during the spring triticale Zolotoy grebeshok breeding. *Russian Agricultural Sciences*. 2009;(1):3-5. [in Russian] (Пенева Т.И., Мережко А.Ф., Конарев А.В. Динамика состава спектров глиадина в процессе создания сорта яровой тритикале Золотой Гребешок. *Доклады РАСХН*. 2009;(1):3-5).
- Peneva T.I., Mitrofanova O.P., Konarev A.V. Protein markers in the analysis of genetic stability of wheat varieties containing rye 1R chromatin. *Agrarian Russia*. 2002;(3):35-40. [in Russian] (Пенева Т.И., Митрофанова О.П., Конарев А.В. Белковые маркеры в анализе генетической стабильности сортов пшеницы, содержащих хроматин 1R ржи. *Аграрная Россия*. 2002;(3):35-40).
- Rigin B.V. Main directions of research at the Genetics Department of VIR. *Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding*. 2007;164:286-302. [in Russian] (Ригин Б.В. Основные направления исследований в отделе генетики ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2007;164:286-302).
- Rsaliyev A.S., Gulyaeva E.I., Shaydayuk E.L., Kovalenko N.M., Moldazhanova R.A., Pahratdinova Z.U. Characteristic of perspective common spring wheat accessions for resistance to foliar diseases. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2019;2(2):14-23. [in Russian] (Рсалиев А.С., Гульяева Е.И., Шайдяук Е.Л., Коваленко Н.М., Молдажанова Р.А., Пахратдинова Ж.У. Характеристика устойчивости перспективных образцов яровой мягкой пшеницы к листостебельным болезням. *Биотехнология и селекция растений*. 2019;2(2):14-23). DOI: 10.30901/2658-6266-2019-2-14-23
- Rubets V.S. Nguen T.T.L., Pylnov V.V. A breeding assessment system for winter triticale resistance to root germination (Sistema selektsionnoy otsenki ustoychivosti ozimoy tritikale k prorastaniyu na kornyu). *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2012;(1):132-141. [in Russian] (Рубец В.С., Нгуен Т.Т.Л., Пыльнов В.В. Система селекционной оценки устойчивости озимой тритикале к прорастанию на корню. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2012;(1):132-141).
- Tyryshkin L.G., Kolesova M.A. The use of molecular-genetic and phytopathological methods to identify genes for effective leaf rust resistance in *Aegilops* accessions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(2):87-95. [in Russian] (Тырышкин Л.Г., Колесова М.А. Использование молекулярно-генетического и фитопатологического методов для идентификации генов эффективной устойчивости к листовой ржавчине у образцов эгилопсов. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(2):87-95). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-2-87-95
- Uspenskaja V. A., Bekish L.P., Chikida N.N. Sources of economically valuable traits for breeding winter triticale in the northwest of the Russian Federation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):85-94. [in Russian] (Успенская В.А., Бекиш Л.П., Чикида Н.Н. Источники хозяйственно ценных признаков для селекции озимой тритикале на Северо-Западе РФ. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):85-94). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-85-94
- Vavilov N.I. Genetics at the service of socialist agriculture. In: *N.I. Vavilov. Selected Works. Vol. 5*. Moscow; Leningrad; 1965. p.262-287. [in Russian] (Вавилов Н.И. Генетика на службе социалистического земледелия. В кн.: *Н.И. Вавилов. Избранные труды. Т. 5*. Москва; Ленинград; 1965. С.262-287).
- Worland A.J. The influence of flowering time genes on environmental adaptability in European wheats. *Euphytica*. 1996;89:49-57. DOI: 10.1007/BF00015718
- 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. [in Russian] (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

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

Бекиш Л.П., Успенская В.А., Пенева Т.И., Чикида Н.Н. Характеристика морфобиологических и хозяйственно ценных признаков озимой гексаплоидной тритикале сорта 'Билинда', районированного по Северо-Западному региону РФ. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):102-111. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-102-111

Bekish L.P., Uspenskaja V.A., Peneva T.I., Chikida N.N. Biomorphological and useful agronomic traits of the hexaploid winter triticale cultivar 'Bilinda' approved for cultivation in the Northwestern Region of the Russian Federation. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):102-111. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-102-111

ORCID

Bekish L.P. <https://orcid.org/0000-0001-6777-309X>
Uspenskaja V.A. <https://orcid.org/0000-0001-9282-2957>
Peneva T.I. <https://orcid.org/0000-0001-5835-0685>
Chikida N.N. <https://orcid.org/0000-0002-9698-263X>

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/10.30901/2227-8834-2020-4-109-111>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Выявление «узких мест» в системах адаптивности сортов персика к конкретным абиотическим, лимитирующем рост и развитие растений факторам, воздействующим на отдельные фазы онтогенеза, для создания оптимальных алгоритмов дальнейшей селекции

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-112-119



УДК 631.52; 631.527; 634.2

Поступление/Received: 01.06.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

И. А. ДРАГАВЦЕВА^{1*}, В. А. ДРАГАВЦЕВ²,
А. Р. КУЗНЕЦОВА¹, А. В. КЛЮКИНА¹

¹ Северо-Кавказский Федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350072 Россия, Краснодарский край, г. Краснодар, ул. 40-летия Победы, 39

*✉ I_d@mail.ru

² Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Агрофизический научно-исследовательский институт», 195220 Россия, г. Санкт-Петербург, Гражданский пр., 14

✉ dravial@mail.ru

Identification of “bottlenecks” in the systems of adaptability in peach cultivars to specific abiotic factors limiting plant growth and development and affecting individual phases of ontogenesis to develop optimal algorithms for further breeding

I. A. DRAGAVTSEVA¹, V. A. DRAGAVTSEV²,
A. P. KUZNETSOVA¹, A. V. KLYUKINA¹

¹ North-Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40-letiya Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia

*✉ I_d@mail.ru

² Agrophysical Research Institute, 14 Grazhdanskiy Ave., St. Petersburg 195220, Russia

✉ dravial@mail.ru

Современная селекция, особенно плодовых культур, десятилетия произрастающих на одном и том же месте, требует новой стратегии создания устойчивых к абиотическим факторам сортов. Необходим более глубокий анализ явлений взаимодействия «генотип – среда» (ВГС), так как современные исследования показали, что уровень продуктивности и урожаев растений определяется не специфическими «генами количественных признаков», а главным образом эмерджентными (вновь возникающими при смене лим-фактора среды на онтогенетическом и фитоценотическом уровнях) эффектами взаимодействия «генотип – среда». Необходимы новые знания о величинах вкладов в продуктивность сорта каждой из генетико-физиологических систем адаптивности растений (ГФС-ад) при воздействии конкретного лим-фактора среды на конкретную фазу онтогенеза. Впервые с целью поиска перспективных для дальнейшей селекции генотипов персика мы провели изучение их адаптивности к низким отрицательным температурам в разных зонах садоводства Краснодарского края.

Проанализированы сдвиги моментов воздействий низкотемпературных стресс-факторов среды по фазам развития растений сортов (по причине изменения климата) во временном интервале 1985–2018 гг.

Выявлено наличие наследственных адаптивных резервов повышения продуктивности персика по каждой фазе развития в процессе изучения феноменов ВГС. Даны рекомендации селекционерам по фазовой селекции будущих сортов – как защитить их производственный процесс в каждой фазе развития от негативных воздействий низких температур.

Ключевые слова: селекция плодовых культур, абиотические стрессоры, алгоритмы оценки устойчивости сортов по фазам развития.

Modern breeding, especially when fruit plants cultivated for decades at the same location are concerned, requires a new strategy to develop cultivars resistant to abiotic lim-factors of the environment. A more in-depth analysis of genotype-environment interaction phenomena is needed, as modern studies have shown that the level of plant productivity and yields is determined not by specific “genes of quantitative traits”, but mainly by the emergent (newly occurring when a lim-factor of the environment changes at the ontogenetic and phytocenotic levels) effects of the genotype-environment interaction (GEI). New knowledge is needed about the values of contributions to the productivity of a cultivar made by each of the genetic-physiological systems of plant adaptability (GPS-ad) when exposed to a particular lim-factor of the environment at a particular phase of ontogenesis. For the first time, aiming at finding promising peach genotypes for further breeding, we studied their adaptability to low temperatures in different horticulture zones of Krasnodar Territory.

Shifts in the effects of low-temperature environmental stressors in the developmental phases of cultivars (produced by climate change) were analyzed in the time interval of 1985–2018.

The presence of hereditary adaptive reserves for increasing peach productivity for each phase of development in the process of studying the phenomena of GEI was disclosed. Recommendations are given to breeders on phase-to-phase breeding of future cultivars: how to protect their production process at each developmental phase from negative effects of low temperatures.

Key words: breeding of fruit crops, adaptive systems, abiotic stressors, algorithms for assessing the stability of cultivars by their development phases.

Введение

Создание сортов плодовых культур, соответствующих современным требованиям производства плодовой продукции, требует более четкого и глубокого анализа динамики лимитирующих факторов среды, влияющих на фенотипические проявления основных хозяйственно ценных признаков в рамках явления ВГС (смены рангов сортов по признаку продуктивности от года к году). Роль исследований динамики смены лим-факторов среды по фазам онтогенеза становится особенно важной в связи с изменениями климата, усилением и сдвигами во времени «ударов» лим-факторов среды по разным фазам развития растений.

Доказано, что уровни продуктивности и урожаев растений определяются не специфическими генами количественных признаков, а эффектами ВГС – эмерджентными (вновь возникающими) свойствами высоких уровней организации жизни – онтогенетического и фитоценотического. Теория эколого-генетической организации количественных признаков (Dragavtsev et al., 1984) доказала, что специфических генов (QTL) для признаков продуктивности, проявляющих феномен ВГС, в природе не существует. ВГС отсутствуют на молекулярном уровне. Теория в экспериментах подтвердила, что при смене лим-фактора внешней среды, лимитирующего рост и развитие растения, меняются спектр (набор) и число продуктов генов, детерминирующих один и тот же количественный признак продуктивности.

Эксперты ФАО ООН в отчете за 2014 г. засвидетельствовали возникновение глубокого глобального кризиса в сельскохозяйственном производстве в XXI веке. Они подчеркнули, что на основе мирового опыта стало ясно, что техногенная интенсификация растениеводства не способна решить проблему дальнейшего повышения урожаев, но при этом связана с ростом энергозатрат и нарушением экологического равновесия в природе. Они отметили, что возникший глобальный кризис требует новой стратегии – биологизации растениеводства, то есть создания устойчивых к абиотическим и биотическим факторам среды новых сортов, гибридов и видов сельскохозяйственных растений (Dragavtseva et al., 2019a).

Цель работы – выявить наличие наследственных адаптивных резервов у существующих сортов персика по фазам развития растений для использования их в дальнейшей селекции.

Материалы и методы

В настоящей работе изучали «узкие места» в адаптивности цветковых почек к низким температурам у трех сортов персика по разным фазам зимне-весеннего онтогенеза во временном ряду 1985–2018 гг. в трех зонах Краснодарского края. Эта информация необходима для дальнейшего осмысленного подбора родительских пар для гибридизации при конструировании новых сортов.

Исследовали реакции растений трех сортов персика на низкотемпературные стрессы зимне-весеннего периода:

- ‘Коллинз’ – американской селекции;
- ‘Сочный’ – селекции Никитского ботанического сада;
- ‘Фаворита Мореттини’ – итальянской селекции.

Место проведения исследования – зоны садоводства Краснодарского края: Прикубанская зона (метеостанция г. Краснодар), Предгорная зона (метеостанция г. Горячий ключ), Степная зона (метеостанция г. Тихорецк).

Годы проведения исследования (1985–2018 гг.) разделены на два периода: 1985–2000 и 2001–2018 гг.

Наблюдения и учеты проводились по общепринятой в РФ «Программе и методике сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (Sedov, Ogoltsova, 1999).

Изучение отклика растений сортов персика на смену лимитирующих факторов среды по фазам онтогенеза осуществлена на основе нового методического подхода к управлению производственным процессом плодовых культур (Dragavtseva et al., 2019b).

Краткая история проблемы

В простейшей форме селекция плодовых культур ведется с глубокой древности. Еще 3 тысячи лет назад в Ассирио-Вавилонии скрещивали формы финиковых пальм (Kocherina, Dragavtsev, 2008). В XVII столетии жители древней Италии и Франции стали применять искусственную гибридизацию в селекции плодовых растений (Rubtsov, 1936).

Отбирая лучшие сеянцы от посева семян имеющихся сортов, а также прибегая к их искусственной гибридизации, оригинары Бельгии, Франции и Германии в XIX столетии обогатили мировую коллекцию новыми европейскими сортами яблони, груши, сливы, вишни, черешни, персика, абрикоса, которые стали составлять основу промышленной культуры плодоводства во всем мире.

В последней четверти XIX столетия ведущая роль в селекции плодовых переходит к странам Северной Америки, где были начаты работы по использованию мирового разнообразия плодовых культур и их диких родичей (например, яблони Сиверса и диких форм абрикоса из Южного Казахстана) (John et al., 1914).

В XX столетии в Европе начинается развитие генетики и цитологии (гибридологический и цитологический анализ), изучение полипloidии, изучение влияния подвойов, экологические и географические испытания и пр.) (Williams, 1968).

Но до сих пор, несмотря на глубокую древность, традиционные технологии селекции продолжают оставаться главными технологиями селекционного улучшения видов, причем они сами (технологии отбора, технологии подбора родительских пар) почти не улучшились за тысячелетия.

Вместе с тем проблема создания теории селекции и новых современных технологий конструирования сортов волнует плодоводов не одно столетие. Академик Н. И. Вавилов писал о необходимости создания теории селекции растений: «Мы не отказываемся от селекции как искусства, но для уверенности, быстроты и преемственности в работе мы нуждаемся в твердой, разработанной конкретной теории селекционного процесса» (Vavilov, 1935, р. 8).

Во второй половине прошлого века прогрессивные биологи (Kekser, 1963; Waddington, 1964) и эпигенетики пришли к выводу, что «...у живых организмов существуют мощные регуляторные элементы (в геноме и на уровне клетки), которые контролируют работу генов. Эти сигналы накладываются на генетику и часто по-

своему решают "быть или не быть"..."» (Vanyushin, 2004, p. 33).

Возникла новая ветвь общей биологии – «эпигенетика» – наука, изучающая регуляцию систем на надгенных уровнях организации жизни («эпи» означает – «над») (Dragavtsev, Maletsky, 2016).

Эпигенетика наследования изучает все феномены возникновения и передачи по наследству всех морфологических, физиологических и биохимических свойств организмов при полной неизменности структуры ДНК.

Эпигенетика развития в константной комфортной среде изучает динамику онтогенезов вне влияния лимитирующих факторов внешней среды.

Эпигенетика развития на фоне смены лимитирующих факторов среды (экологическая генетика) изучает более сложные эколого-генетические системы регуляции.

В настоящее время эпигенетики из США, России, Бразилии и Сингапура разработали приоритетный проект «Глобальная эпигенетика», а коллективы из двенадцати государств Евросоюза, а также Индии и Африки уже несколько лет работают над проектом «От генотипа к фенотипу – холистический поход (GEN2PHEN)». Их работы показывают, что для обеспечения максимального результата производственного процесса и выведения селекции на современный уровень, необходимы новые знания о взаимоотношениях между генетико-физиологическими системами растения и динамикой лим-факторов среды по всем фазам онтогенеза (Dragavtsev et al, 2016; Dragavtsev, 1984; Dragavtsev, 2017; Meloni, Testa, 2015).

Академик А. А. Жученко в 2010 году пришел к верному выводу, что «генов урожайности как таковых не существует, а величины и качество урожаев обеспечиваются особенностями систем онтогенетической и филогенетической адаптаций и характером их взаимодействия

(вновь возникающими эмерджентными свойствами) на разных уровнях организации жизни» (Zhuchenko, 2010, p. 88).

Результаты и обсуждение

Впервые с целью поиска наиболее перспективных для дальнейшей селекции генотипов персика проведено изучение их адаптивности к низким температурам в длинном временном ряду и в трех зонах Краснодарского края.

Работу вели по следующим основным направлениям:

1. Выявление наличия наследственных резервов повышения морозоустойчивости изучаемых сортов персика для каждой фазы развития.

2. Доказательство наличия феноменов ВГС у сортов персика, приводящих к сдвигу рангов признака морозостойкости генотипов при смене лимитирующих факторов среды.

3. Развитие новых подходов к селекции плодовых культур по фазам их развития («фазовая селекция»), то есть подбор сортов-доноров по степени адаптивности каждой фазы развития сорта к конкретным лим-факторам среды.

В фазе органического покоя губительные стрессоры по сортам колеблются между -20 и -24°C . В фазе вынужденного покоя – между -18 и -22°C . В фазе набухания цветковых почек – между -14 и -20°C , их распускания – между -8 и -15°C . При появлении лепестков – между -5 и -8°C . Наименьший разброс губительных температур – в фазе цветения (-3 и -4°C). Данные таблицы 1 доказывают наличие механизма ВГС у сортов персика.

Наличие наследственных резервов повышения морозоустойчивости выбранных сортов персика показано в таблице 2.

Таблица 1. Вероятность (%) проявления низкотемпературных стрессоров в зимне-весенний период, «срезающих» урожай сортов персика

Table 1. Probability (%) of the manifestation of low-temperature stressors in the winter/spring period, which destruct the yield of peach cultivars

Название сорта	Метеостанция	Периоды лет	
		1986–2000	2001–2018
Коллинз	г. Краснодар	18,5	5,9
	г. Горячий ключ	12,5	22,2
	г. Тихорецк	20,0	33,3
Сочный	г. Краснодар	25,0	5,9
	г. Горячий ключ	12,5	23,2
	г. Тихорецк	20,0	35,5
Фаворита Мореттини	г. Краснодар	25,0	5,9
	г. Горячий ключ	11,7	16,6
	г. Тихорецк	31,2	16,6

Таблица 2. Уровни губительных температур воздуха (°C) для цветковых почек персика (Коллинз, Фаворита Мореттини и Сочный) по fazam зимне-весеннего развития (установленные данные по временному периоду 1985–2018 гг.)

Table 2. Levels of low air temperatures (°C) destructive for flower buds of peach cultivars (Collins, Favorita Morettini and Sochniy) by phases of winter/spring development (mean data for the period of 1985–2018)

Название сортов	Фазы развития							
	Органический покой	Вынужденный покой	Набухание цветковых почек	Распускание цветковых почек	Появление лепестков			
		Лекаребри	Лекаребри	Лекаребри	Цветение			
Коллинз (контроль, районирован)	Январь I, II	-24,0 -23,0	Январь III Февраль I,II	-22,0 Февраль III	-20,0 Март I II	-15,0 -13,0 Март III	-5,0 Апрель I	-3,0 Апрель I
Сочный	Январь I, II, III	-26,0	Февраль I,II	-24,0 Февраль III	-14,0 Март I II	-15,0 -12,0 Март III Апрель I	-8,0 -6,0 Апрель I	-3,0 Апрель I
Фаворита Мореттини	Январь I, II Январь III	-22,0 -20,0	Январь III Февраль I, II	-20,0 -18,0 Февраль III	-18,0 Март I II	-10,0 -8,0 Март III	-5,0 Апрель I	-4,0

Выявлены пространственно-временные вероятности проявления губительных для цветковых почек изучаемых сортов персика отрицательных температур зимне-весеннего периода.

Таблица 3 показывает сдвиги рангов продуктивности морозостойкости генотипов при смене лимитирующего фактора среды.

Наличие «узких» мест в устойчивости сортов персика по фазам онтогенеза к лим-фактору «мороз» (для дальнейшего подбора родительских пар) показано на рисунках 1-3. Зеленым цветом обозначены фазы развития растений с пониженной устойчивостью к морозам, а вероятности показывают частоту проявления низких губительных температур.

Таблица 3 Смена рангов морозостойкости сортов персика в трех зонах Краснодарского края при изменении критических минимумов температуры зимне-весеннего периода

Table 3. Shifts in the ranks of frost resistance in peach cultivars in three zones of Krasnodar Territory with changes in critical temperature minima in the winter/spring period

Полное название сорта	Сокращенное название сорта	Метеостанция г. Краснодар		Метеостанция г. Горячий Ключ		Метеостанция г. Тихорецк	
		Вероятность гибели цветковых почек, %	Ранги	Вероятность гибели цветковых почек, %	Ранги	Вероятность гибели цветковых почек, %	Ранги
Период 1986–2000 гг.							
Коллинз	К	18,5	2	12,5	1	20,0	3
Сочный	С	25,0	3	12,5	1	20,0	2
Фаворита Мореттини	Ф	25,0	2	11,7	1	31,2	3
Период 2001–2018 гг.							
Коллинз	К	5,9	1	22,2	2	33,3	3
Сочный	С	5,9	1	23,2	2	33,5	3
Фаворита Мореттини	Ф	5,9	1	16,6	2	16,6	2

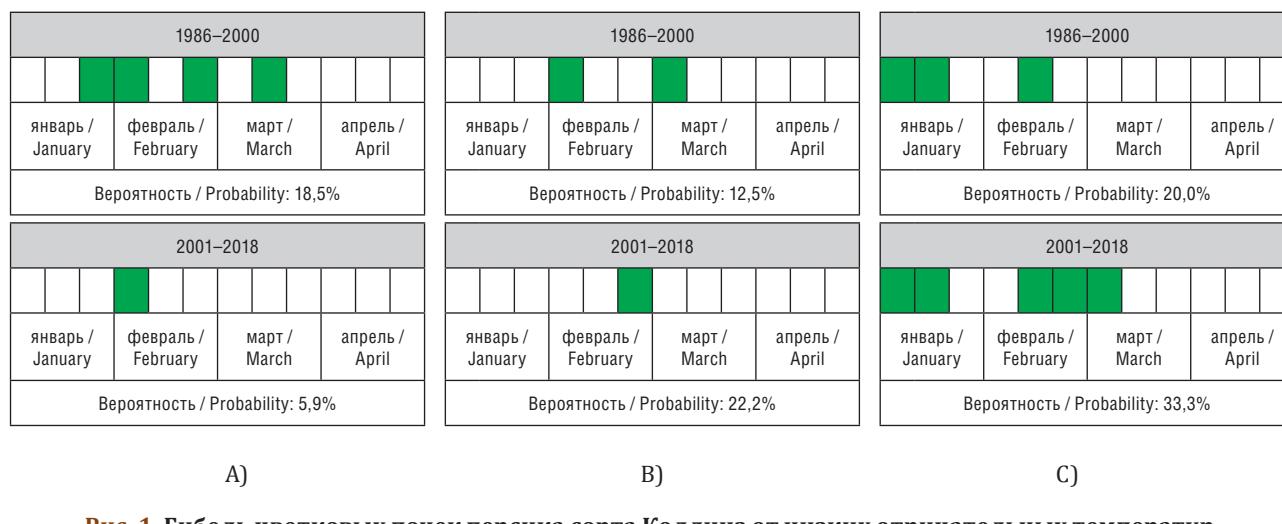
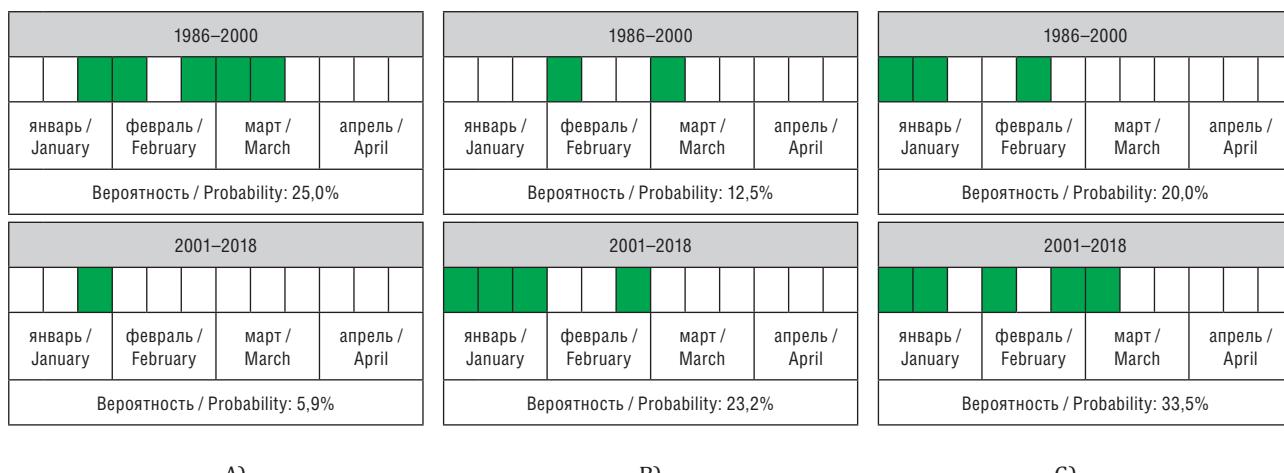


Рис. 1. Гибель цветковых почек сорта Коллинз от низких отрицательных температур, периоды 1986–2000 и 2001–2018 гг., взятых из данных:

- А) метеостанции г. Краснодар (Прикубанская зона Краснодарского края),
 Б) метеостанции г. Горячий Ключ (Предгорная зона Краснодарского края),
 С) метеостанции г. Тихорецк (Степная зона Краснодарского края)

Fig. 1. Destruction of peach flower buds in cv. Collins by low temperatures, 1986–2000 and 2001–2018, reported by:

- A) the meteorological station in Krasnodar (Near-Kuban zone, Krasnodar Territory),
 B) the meteorological station in Goryachy Klyuch (Foothill zone, Krasnodar Territory),
 C) the meteorological station in Tikhoretsk (Steppe zone, Krasnodar Territory)



A)

B)

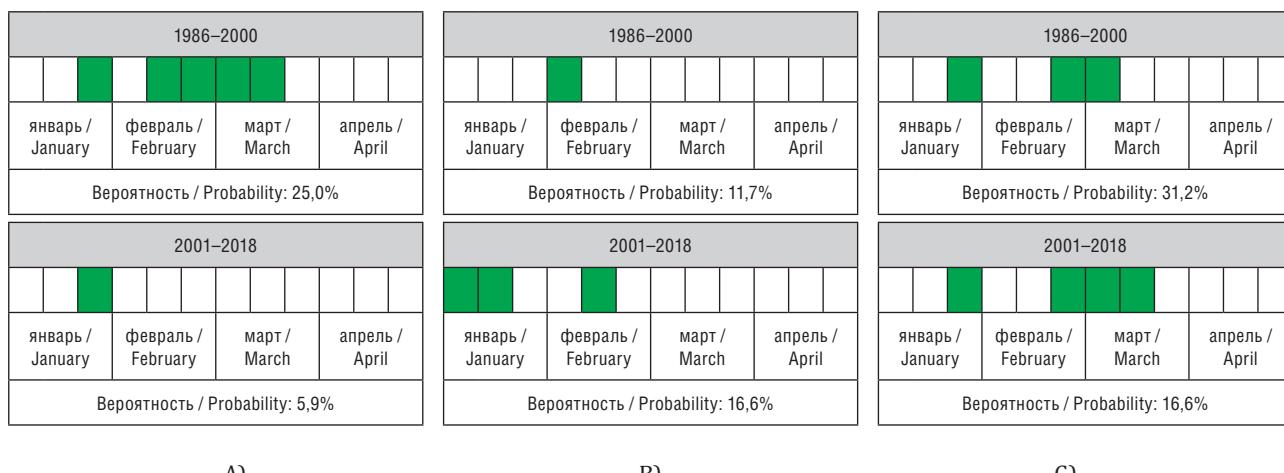
C)

Рис. 2. Гибель цветковых почек персика сорта Сочный от низких отрицательных температур, периоды 1986–2000 и 2001–2018 гг., взятых из данных:

- А) метеостанции г. Краснодар (Прикубанская зона Краснодарского края),
 Б) метеостанции г. Горячий Ключ (Предгорная зона Краснодарского края),
 С) метеостанции г. Тихорецк (Степная зона Краснодарского края)

Fig. 2. Destruction of peach flower buds in cv. Sochny by low temperatures, 1986–2000 and 2001–2018, reported by:

- A) the meteorological station in Krasnodar (Near-Kuban zone, Krasnodar Territory),
 B) the meteorological station in Goryachy Klyuch (Foothill zone, Krasnodar Territory),
 C) the meteorological station in Tikhoretsk (Steppe zone, Krasnodar Territory)



A)

B)

C)

Рис. 3. Гибель цветковых почек персика сорта Фаворита Мореттини от низких отрицательных температур, периоды 1986–2000 и 2001–2018 гг., взятых из данных:

- А) метеостанции г. Краснодар (Прикубанская зона Краснодарского края),
 Б) метеостанции г. Горячий Ключ (Предгорная зона Краснодарского края),
 С) метеостанции г. Тихорецк (Степная зона Краснодарского края)

Fig. 3. Destruction of peach flower buds in cv. Favorita Morettini by low temperatures, 1986–2000 and 2001–2018, reported by:

- A) the meteorological station in Krasnodar (Near-Kuban zone, Krasnodar Territory),
 B) the meteorological station in Goryachy Klyuch (Foothill zone, Krasnodar Territory),
 C) the meteorological station in Tikhoretsk (Steppe zone, Krasnodar Territory)

Приведенные результаты позволяют утверждать, что сорт 'Коллинз' имеет самое «узкое место» по устойчивости к стрессору «мороз» в фазе вынужденного покоя.

Сорта 'Фаворита Мореттини' и 'Сочный' наиболее устойчивы в фазах набухания и распускания цветковых почек.

Данная информация позволяет дать рекомендации селекционерам по фазовой селекции новых сортов с высокой защитой их производственного процесса в каждой фазе развития от негативных низкотемпературных воздействий.

Заключение

Данное исследование позволило сделать следующее:

- проанализировать перемещения «ударов» стресс-факторов среды по фазам развития растений сортов персика в процессе изменения климата;
- выявить наличие наследственных адаптивных резервов повышения продуктивности сортов персика по каждой фазе развития в процессе изучения феноменов взаимодействия «генотип – среда»;
- дать рекомендации селекционерам по фазовой селекции будущих сортов для высокой защиты их производственного процесса по каждой фазе развития растений от негативных воздействий низких температур.

Публикуется в рамках гранта № 19-44-230023 РФ и темы № 0689-2019-00 госзадания ФГБНУ СКФНЦСВВ.

Published under Grant No. 19-44-230023 of the Russian Federation and Topic No. 0689-2019-00 of the State Task posed to the North-Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making.

References / Литература

- Dragavtsev V.A., Dragavtseva I.A., Efimova I.L., Morenets A.S. Savin I.Y. Management by "genotype-environment" interaction – most important lever for increase of cultivated plants yield. *Proceedings of the Kuban State Agrarian University*. 2016;59:105-121. [in Russian] (Драгавцев В.А., Драгавцева И.А., Ефимова И.Л., Моренец А.С., Савин И.Ю. Управление взаимодействием «генотип-среда» – важнейший рычаг повышения урожая сельскохозяйственных растений. *Труды КубГАУ*. 2016;59:105-121).
- Dragavtsev V.A., Litun P.P., Shkel N.M., Nechiporenko N.N. A model of ecogenetic control of quantitative traits in plants (Model ekologo-geneticheskogo kontrolya kolichestvennykh priznakov rasteniy). *Proceedings of the USSR Academy of Sciences*. 1984;274(3):720-723. [in Russian] (Драгавцев В.А., Литун П.П., Шкель Н.М., Нечипоренко Н.Н. Модель эколого-генетического контроля количественных признаков растений. *Доклады АН СССР*. 1984;274(3):720-723).
- Dragavtsev V.A., Maletsky S.I. Inscrutable are gene-to-trait pathways. *Biosfera = Biosphere*. 2016;8(2):143-150. [in Russian] (Драгавцев В.А., Малецкий С.И. Пути «гены-признаки» неисповедимы. *Биосфера*. 2016;8(2):143-150). DOI: 10.5281/zenodo.55868
- Dragavtsev V.A., Popov E.B., Maletsky S.I. N.I. Vavilov as one of the founders of modern epigenetics. *Uspekhi sovremennoy nauki = Advances in Modern Science*. 2017;1(9):8-17. [in Russian] (Драгавцев В.А., Попов Е.Б., Малецкий С.И. Н.И. Вавилов как один из основателей современной эпигенетики. *Успехи современной науки*. 2017;1(9):8-17). Dragavtsev V.A., Tsilke R.A., Reyter B.G., Vorobyev V.A., Dubrovskaya A.G., Korobeynikov N.I., Novokhatin V.V., Maksimenko V.P., Babakishiyev A.G., Ilyushchenko V.G., Kalashnik N.A., Zuykov Y.P., Fedotov A.M. Genetics of productivity traits in spring wheat in Western Siberia (Genetika priznakov produktivnosti yarovykh pshe-nits v Zapadnoy Sibiri). Novosibirsk: Nauka; 1984. [in Russian] (Драгавцев В.А., Цильке Р.А., Рейтер Б.Г., Воробьев В.А., Дубровская А.Г., Коробейников Н.И., Новохатин В.В., Максименко В.П., Бабакишиев А.Г., Илющенко В.Г., Калашник Н.А., Зуйков Ю.П., Федотов А.М. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск: Наука; 1984).
- Dragavtseva I.A., Efimova I.L., Kuznetsova A.P., Klyukina A.V. To the disclosure of mechanism of interaction "genotype-environment" according to the phases of ontogenesis to use it in the fruit crops breeding. *Scientific Works of North Caucasian Federal Scientific Center for Horticulture, Viticulture, Wine-making*. 2019a;(25):76-85. [in Russian] (Драгавцева И.А., Ефимова И.Л., Кузнецова А.П., Клюкина А.В. Научные труды Северо-Кавказского Федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия. 2019a;(25):76-85). DOI: 10.30679/2587-9847-2019-25-76-85
- Dragavtseva I.A., Kuznetsova A.P., Mozhar N.V., Klyukina A.V. Influence of temperature stresses of winter-spring period the fruiting of fruit crops (apricot, pear) in the Krasnodar Territory under changing climate conditions. *Scientific Works of North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making*. 2019b;(23):109-116. [in Russian] (Драгавцева И.А., Кузнецова А.П., Можар Н.В., Клюкина А.В. Влияние температурных стрессов зимне-весеннего периода на плодоношение плодовых культур (абрикос, груша) в Краснодарском крае в условиях изменения климата. *Научные труды Северо-Кавказского Федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия*. 2019б;(23):109-116). DOI: 10.30679/2587-9847-2019-23-109-116
- John R., Whitson J., Williams H.S.; Luther Burbank Society (eds). Luther Burbank: his methods and discoveries and their practical application. Prepared from his original field notes covering more than 100,000 experiments made during forty years devoted to plant improvement, with the assistance of the Luther Burbank Society and its entire membership, under the editorial direction of John Whitson and Robert John and Henry Smith Williams. New York: Luther Burbank Press; 1914. DOI: 10.5962/bhl.title.20414
- Kekser G. Kinetic models of development and heredity (Kineticheskiye modeli razvitiya i nasledstvennosti). In: *Modeling in Biology (Modelirovaniye v biologii)*. Moscow; 1963. p.42-64. [in Russian] (Кексер Г. Кинетические модели развития и наследственности. В кн.: *Моделирование в биологии*. Москва; 1963).
- Kocherina N.V., Dragavtsev V.A. Introduction to the theory of ecogenetic organization of polygenic traits of plants and the theory of breeding indices (Vvedeniye v teoriyu ekologo-geneticheskoy organizatsii poligennykh priznakov rasteniy i teoriyu selektsionnykh indeksov). St. Petersburg: AFI; 2008. [in Russian] (Кочерина Н.В., Драгавцев В.А. Введение в теорию экогенетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов). СПб: АФИ; 2008.

- Драгавцев В.А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. Санкт-Петербург: АФИ; 2008).
- Meloni M., Testa J. The epigenetic revolution under close examination. *Biosfera = Biosphere*. 2015;7(4):450-467. [in Russian] (Мелони М., Теста Дж. Эпигенетическая революция в пристальном рассмотрении. *Биосфера*. 2015;7(4):450-467). DOI: <http://dx.doi.org/10.24855/biosfera.v7i4.130>
- Rubtsov G.A. Scientific basis of fruit tree breeding (Научные основы селекции плодовых деревьев). Leningrad: VASKhNIL; 1936. [in Russian] (Рубцов Г.А. Научные основы селекции плодовых деревьев. Ленинград: ВАСХНИЛ; 1936).
- Sedov E.N., Ogoltsova T.P. (eds). Program and methodology of variety studies for fruit, berry and nut crops (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур). Orel: VNIISPK, 1999. [in Russian] (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н. Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999).
- Vanyushin B.F. Materialization of epigenetics, or Small changes with big consequences (Materializatsiya epigenetiki, ili Nebolshiye izmeneniya s bolshimi posledstviyami). *Khimiya i zhizn = Chemistry and Life*. 2004;(2):32-37. [in Russian] (Ванюшин Б.Ф. Материализация эпигенетики, или Небольшие изменения с большими последствиями. *Химия и жизнь*. 2004;(2):32-37).
- Vavilov N.I. Theoretical foundations of plant breeding (Teoreticheskiye osnovy selektsii rasteniy). Vol. 1. Moscow: Selkhozgiz; 1935. [in Russian] (Вавилов Н.И. Теоретические основы селекции растений. Т. 1. Москва: Сельхозгиз; 1935).
- Waddington C.H. Morphogenesis and genetics. Moscow: MIR; 1964. [in Russian] (Уоддингтон К.Х. Морфогенез и генетика. Москва: МИР; 1964).
- Williams W. Genetic bases and plant breeding. Moscow: Kolos; 1968. [in Russian] (Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. Москва: Колос; 1968).
- Zhuchenko A.A., Ecological genetics of cultivated plants as an independent scientific discipline. Theory and practice (Ekologicheskaya genetika kulturnykh rasteniy kak samostoyatelnaya nauchnaya distsiplina. Teoriya i praktika). Krasnodar: Prosveshcheniye-Yug; 2010. [in Russian] (Жученко А.А., Экологическая генетика культурных растений как самостоятельная научная дисциплина. Теория и практика. Краснодар: Просвещение-Юг; 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

Драгавцева И.А., Драгавцев В.А., Кузнецова А.Р., Клюкина А.В. Выявление «узких мест» в системах адаптивности сортов персика к конкретным абиотическим, лимитирующим рост и развитие растений факторам, воздействующим на отдельные фазы онтогенеза, для создания оптимальных алгоритмов дальнейшей селекции. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):112-119. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-112-119

Dragavtseva I.A., Dragavtsev V.A., Kuznetsova A.P., Klyukina A.V. Identification of “bottlenecks” in the systems of adaptability in peach cultivars to specific abiotic factors limiting plant growth and development and affecting individual phases of ontogenesis to develop optimal algorithms for further breeding. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):112-119. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-112-119

ORCID

Dragavtseva I.A. <https://orcid.org/0000-0003-2557-1822>
 Dragavtsev V.A. <https://orcid.org/0000-0002-0934-020X>
 Kuznetsova A.P. <https://orcid.org/0000-0003-4829-6640>
 Klyukina A.V. <https://orcid.org/0000-0003-2238-8408>

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/10.30901/2227-8834-2020-4-112-119>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

‘Омская Юбилейная’ – адаптивный сорт яровой мягкой пшеницы для Сибирского региона

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-120-126 

УДК 633.111.321:631.524

Поступление/Received: 04.08.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Н. А. ПОПОЛЗУХИНА^{1*}, П. В. ПОПОЛЗУХИН²,
А. А. ГАЙДАР², Ю. Ю. ПАРШУТКИН², Н. А. ЯКУНИНА¹¹ Омский государственный аграрный университет им. П.А. Столыпина,
644008 Россия, г. Омск, Институтская пл., 1
*  popolzuxinana@mail.ru² Омский аграрный научный центр,
644012 Россия, г. Омск, пр. Королева, 26

Development of the adaptive spring bread wheat cultivar ‘Omskaya Yubileynaya’ under the conditions of the Siberian region

N. A. POPOLZUKHINA^{1*}, P. V. POPOLZUKHIN²,
A. A. GAIDAR², YU. YU. PARSHUTKIN², N. A. YAKUNINA¹¹ Omsk State Agrarian University

named after P.A. Stolypin,

1 Institutskaya Sq., Omsk 644008, Russia

*  popolzuxinana@mail.ru² Omsk Agrarian Scientific Center,
26 Koroleva Ave., Omsk 644012, Russia

Актуальность. Для получения стабильных урожаев яровой мягкой пшеницы необходимо создание и внедрение в производство высокопродуктивных сортов, адаптивных к условиям возделывания. Цель работы – создание адаптивного к условиям Сибирского региона сорта яровой мягкой пшеницы, формирующего стабильно высокую урожайность высококачественного зерна. **Объект исследований** – новый сорт ‘Омская Юбилейная’. **Материал и методы.** Исходным материалом для скрещиваний стали сорта, мутанты и гибриды между ними. Исследования проводили в 2001–2016 гг. в ФГБНУ «Омский АНЦ»; экологическое сортоиспытание – на опорном пункте «Степной» и в НПЦЗХ им. А.И. Бараева (Республика Казахстан). Закладку опытов, необходимые учеты и наблюдения осуществляли по методике Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур. Агротехника – общепринятая для регионов возделывания. Использовали многократный индивидуальный отбор по комплексу хозяйствственно ценных признаков из гибридной популяции от скрещивания мутантов с сортами и беккроссирование. **Результаты.** Сорт ‘Омская Юбилейная’ устойчив к полеганию, меньше поражается основными заболеваниями, превышает стандарт по урожайности зерна как по пару (+0,50 т/га), так и по непаровому предшественнику (+0,58 т/га), имеет крупное зерно высокого качества. **Выводы.** Новый сорт яровой мягкой пшеницы среднераннего типа ‘Омская Юбилейная’ (заявители – ФГБОУ ВО Омский ГАУ и ФГБНУ «Омский АНЦ»; оригинал – ФГБНУ «Омский АНЦ») включен в Государственные реестры селекционных достижений РФ с 2019 г. по 10-му региону. Рекомендуется для степной и лесостепной зон Сибири и Казахстана.

Ключевые слова: среднеранний сорт, урожайность, качество зерна, адаптивность.

Введение

Яровая мягкая пшеница – одна из старейших и наиболее распространенных культур в мире. Основными производителями ее являются Россия, США, Канада, Франция и Индия. Крупнейшие посевные площади сосредоточены в России. По данным Росстата, площадь по-

Background. As reported by the Russian Federal State Statistics Service, spring bread wheat planting acreage in 2019 reached 48% (28 million ha) of the total crop area in Russia. About 20% (5.4 million ha) of spring wheat was cultivated in the Siberian region. This is the reason why the region plays an important role in wheat cultivation, and the development of highly efficient cultivars adapted to Siberian environments is one of the prioritized tasks in the efforts to obtain sustainable spring bread wheat harvests. **Materials and methods.** Mutants and mutant × cultivar hybrids were used as parent material for top crossing. A decision was taken to apply multifold individual selection in accordance with the composition of agronomic traits in the mutant × cultivar hybrid population Lutescens 3 × [F₅B1 (Mutant 777 × G7251/03) × G7251/03] × Rosinka 3 (Mutant 112 × Irtyshanka 10) with backcrossing. In 2001–2016, experimental work was conducted at Omsk Agrarian Scientific Centre. Environmental testing was carried out at the Stepnoy Experiment Station (the steppe zone of Omsk Province) and the A.I. Barayev Research and Production Centre for Grain Farming (Northern Kazakhstan). The experiments and observations were performed in accordance with the techniques recommended by the State Commission for Crop Variety Trials. **Results.** The research showed that cv. ‘Omskaya Yubileynaya’ was characterized by resistance to lodging and to major plant diseases. It exceeded the reference in grain yield both in fallow (+0,50 t/ha) and nonfallow lands (+0,58 t/ha). The distinguishing feature of this cultivar was its large grain of high quality. **Conclusions.** During the development of cv. ‘Omskaya Yubileynaya’, the data were obtained that justified its prospective cultivation within the steppe and forest-steppe zones of Siberia and Kazakhstan. The cultivar has been registered in the national lists of breeding achievements since 2019.

Key words: mid-early cultivar, yield, grain quality, adaptability.

сева яровой мягкой пшеницы в 2019 г. составила более 28 млн га, или более 43% от всех посевных площадей Российской Федерации. В Сибирском федеральном округе яровую мягкую пшеницу высевали на площади 5,4 млн га (Wheat cropping..., 2019).

В связи с большим почвенно-климатическим разнообразием зон растениеводства Сибирского региона

и сложностью сочетания в одном генотипе значительного числа адаптивных признаков большое значение приобретает создание узкоспециализированных сортов, приспособленных для «своей экологической ниши» (Zhuchenko, 2004). В этой связи для получения высоких и стабильных урожаев необходимо создание и внедрение в производство высокопродуктивных, а главное, хорошо адаптированных к местным условиям сортов. Расширение регионального набора сортов зерновых культур с высоким адаптивным потенциалом – одно из условий повышения устойчивости и продуктивности агроценозов (Strizhova, 2003; Leushkina et al., 2010). Арсенал методов создания новых сортов пшеницы достаточно широк. Это привлечение мировой коллекции ВИР (Babkenov et al., 2019), скрещивание с многолетними дикорастущими злаками (Kalashnik et al., 2005; Krupin et al., 2019), методы культуры клеток и тканей, экспериментальный мутагенез, являющийся мощным средством создания наследственного разнообразия растений по морфологическим, биохимическим, физиологическим и другим признакам (Tsygankov, 2012; Bome et al., 2017). Использование мутантов в скрещиваниях позволяет на основе сочетания мутационной и рекомбинационной изменчивости существенно повысить уровень генетического разнообразия, реорганизовать генотип растений в нужном для генетика и селекционера направлении (Popolzukhina, 2003).

Целью исследования было создание адаптивного к условиям таежной и лесостепной зон Сибирского региона сорта яровой мягкой пшеницы среднераннего типа, формирующего стабильно высокую урожайность высококачественного зерна.

Материал и методы

Исходным материалом при создании нового сорта стали сорта и мутанты яровой мягкой пшеницы и гибриды между ними. Сорт 'Омская Юбилейная' (Г 2755/04) создан на основе многократного индивидуального отбора по комплексу хозяйственно ценных признаков из гибридной популяции Лютесценс 3 × [F₅ Б1(Мутант 777 × Г7251/03) × Г7251/03] × Росинка 3 (Мутант 112 × Иртышанка 10), при получении которой применяли беккроссирование. В качестве стандарта при изучении нового сорта использовали сорт яровой мягкой пшеницы 'Памяти Азиева'. Сравнение, кроме того, проводили с широко распространенным в регионе сортом среднераннего типа 'Катюша' (Chekusov, 2019).

Исследования проводили в 2001–2016 гг. на опытных полях ФГБНУ «Омский АНЦ» (бывший ФГБНУ СибНИИСХ), который расположен в южной лесостепи Западной Сибири. Получение гибридов, отбор, испытание селекционных линий осуществляли на различных этапах селекционного процесса в селекционных питомниках первого и второго года (СП-1, СП-2), контролльном питомнике (КП) и конкурсном сортоиспытании (КСИ). Экологическое сортоиспытание было проведено на опорном пункте (ОП) «Степной» (степная зона Омской области), а также в НПЦЗХ им. А.И. Бараева (Северо-Казахстанская область Республики Казахстан). Закладку опытов, необходимые учеты и наблюдения осуществляли по методике Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур (Fedin, 1988). Посев и уборку проводили в оптимальные сроки по предше-

ственникам пар и зерновые (вторая культура после пара). Агротехника – общепринятая для регионов возделывания. Оценку качества зерна осуществляли в лаборатории качества, оценку на поражаемость болезнями – в лаборатории иммунитета ФГБНУ «Омский АНЦ». Статистическую обработку данных проводили по Б. А. Доспехову (Dospelkov, 1985), расчет параметров экологической пластичности и стабильности – по методу S. A. Eberhart, W. A. Russell в изложении В. А. Зыкина (Zykin et al., 2011).

Гидротермические условия вегетационного периода в годы исследований как в Западной Сибири, так и в Республике Казахстан были довольно контрастными: от острозасушливых (2004, 2013, 2014 г.; гидротермический коэффициент, или ГТК, варьировал от 0,26 до 0,27) до влажных (2009, 2011, 2016 г.; с ГТК от 1,5 до 1,8).

Результаты и обсуждение

Скрещивания были проведены в 2001 г. Элитное растение выделено в 2002 г. В 2003–2004 гг. проведено изучение перспективной линии в СП-2 и КП, а с 2005 по 2016 г. – в питомниках конкурсного и предварительного испытания. В 2004 г. линии Г 2755/04 изучали на полях в ОП «Степной», в 2011–2012 гг. было организовано ее экологическое испытание в НПЦЗХ им. А. И. Бараева (г. Шортанды, Казахстан).

Сорт относится к разновидности мягкой пшеницы – *Triticum aestivum* L. var. *lutescens* (Alef.) Mansf. Характеризуется промежуточным кустом в период кущения, толстым, прочным, полым стеблем. Листья темно-зеленые, широкие, с восковым налетом и опушением средней интенсивности. Колос белый безостый веретеновидный, длиной 9–10 см, с плотностью 17–19 членников на 10 см стебля. Колосковая чешуя ланцетная с зубцом, отогнутым назад. Плечо прямое, киль острый, слабо выражен. Зерно крупное, красное, яйцевидной формы с глубокой бороздкой. Масса 1000 зерен составляет 39–40 г.

Сорт относится к среднераннему типу, созревает почти одновременно (+0,3 сут.) с сортом-стандартом 'Памяти Азиева' и на одни сутки позднее районированного сорта 'Катюша'.

Оценка нового сорта по устойчивости к наиболее распространенным заболеваниям представлена в таблице 1.

Как показали исследования, сорт 'Омская Юбилейная' в меньшей степени поражается пыльной и твердой головней, бурой и стеблевой ржавчинами; средневосприимчив к поражению мучнистой росой.

Новый сорт характеризуется более высокой устойчивостью к полеганию – 4,7 балла в среднем за годы изучения, в то время как у сорта 'Памяти Азиева' балл устойчивости составил 4,6, а у сорта 'Катюша' – 4,3.

В среднем за годы изучения новый сорт сформировал урожайность зерна, равную 3,20 т/га, превысив сорт-стандарт 'Памяти Азиева' на 0,31 т/га, а также районированный сорт 'Катюша' (на 0,25 т/га) (табл. 2).

За период с 2014 по 2016 г. урожайность сорта 'Омская Юбилейная' варьировала от 2,50 т/га до 4,02 т/га, превышение над стандартом колебалось от 0,28 т/га до 0,35 т/га соответственно. Максимальную урожайность зерна 4,02 т/га новый сорт сформировал в 2015 г., в то время как стандарт в том же году – 3,71 т/га (см. табл. 2).

Таблица 1. Поражение сорта 'Омская Юбилейная' грибными болезнями (Омск, 2014–2016 гг.)**Table 1. Damage of cv. 'Omskaya Yubileynaya' by fungal diseases (Omsk, 2014–2016)**

Вид заболевания / Type of disease	Памяти Азиева, стандарт / Reference cv. Pamyati Azieva			Омская Юбилейная, новый сорт / New cv. Omskaya Yubileynaya		
	2014	2015	2016	2014	2015	2016
В питомнике конкурсного сортоиспытания (естественный фон) / In the competitive variety testing nursery (natural disease incidence)						
Бурая ржавчина, тип реакции/% пораженных растений / Brown rust, type of reaction / % of infected plants	4/80	4/60	4/100	2/20	1/10	3/50
Стеблевая ржавчина, % / Stem rust, %			80			40
Пыльная головня, количество по- раженных растений / Loose smut, number of infected plants	1	3	3	7	7	7
Мучнистая роса, балл / Powdery mildew, score	6–7	5	3–4	5	5	3–4
При искусственном заражении (процент пораженных растений) / Under artificial infection (percentage of infected plants)						
Бурая ржавчина / Brown rust	Сухой лист	80	100	100		
Пыльная головня / Loose smut	26,1	17,4	13,3	0		
Твердая головня / Stinking smut	32,5	36,1	79,2	17,4		
Мучнистая роса / Powdery mildew	50	60	50	50		

Изучение сортов по основным элементам структуры урожая позволило выявить ряд преимуществ нового сорта (табл. 3).

Как показали исследования, сорт 'Омская Юбилейная' в сравнении с сортом-стандартом характеризуется большей высотой растений (+7,6 см), продуктивной кустистостью (+0,1), большим количеством колосков (+0,6) и продуктивностью колоса (+0,07 г), более крупным зерном (+3,0 г).

По результатам испытания нового сорта по различным предшественникам в ОТК отдела семеноводства ФГБНУ «Омский АНЦ» (табл. 4) выявлено, что в среднем за годы исследований при посеве по пару новый сорт формировал урожайность зерна, равную 3,28 т/га, превышая стандарт на 0,50 т/га. При посеве второй культурой после пары его урожайность составляла 3,10 т/га, в то время как у сорта 'Памяти Азиева' – 2,52 т/га (прибавка 0,58 т/га). Средняя урожайность нового сорта по обоим предшественникам была равна 3,19 т/га, сорта-стандарта – 2,65 т/га, прибавка урожайности составила 0,54 т/га.

Продолжившееся испытание нового сорта в период с 2017 по 2020 г. показало, что средняя по годам урожайность зерна при посеве по пару составила 4,00 т/га, или на 0,26 т/га больше по сравнению с сортом-стандартом, а по зерновому предшественнику – 3,29 т/га (+0,08 т/га). Максимальная урожайность сорта – 5,47 т/га – была получена в 2017 г. (+0,28 т/га) при посеве по пару, а наибольшая прибавка урожайности – 0,78 т/га – отмечена в 2018 г. при уровне урожайности нового сорта 4,37 т/га, а сорта-стандарта – 3,59 т/га.

Новый сорт испытывали также в степной зоне Западной Сибири (ОП «Степной» СибНИИСХа, 2005 г.) и Северном Казахстане (ТОО «НПЦЗХ им. А.И. Бараева», 2011 и 2012 г.). Как показали исследования, при испытании сорта в условиях Казахстана урожайность зерна в среднем за два года составила 3,01 т/га, в то время как сорта-стандарта – 2,83 т/га (+0,18 т/га). Наибольшая урожайность была получена в 2011 г. – 3,70 т/га, или на 0,20 т/га больше по сравнению с сортом 'Памяти Азиева'. В условиях степной зоны Омской области новый сорт сформировал урожайность 2,60 т/га, превысив стандарт на 0,19 т/га.

Таблица 2. Урожайность зерна нового сорта 'Омская Юбилейная' в конкурсном сортоиспытании (Омск, 2014–2016 гг.)

Table 2. Grain yield of the new cv. 'Omskaya Yubileynaya' in competitive variety trials (Omsk, 2014–2016)

Сорт / Cultivar	Урожайность зерна, т/га / Grain yield, t/ha				
	2014	2015	2016	Среднее / Mean	± к стандарту / ± to the reference
Памяти Азиева, стандарт / Pamyati Azieva, reference	2,22	3,71	2,75	2,89	-
Катюша, стандарт / Katyusha, reference	2,32	4,00	3,29	3,14	+0,25
Омская Юбилейная, новый сорт / Omskaya Yubileynaya, new cultivar	2,50	4,02	3,07	3,20	+0,31
Среднее по сортам / Mean for the cultivars	2,35	3,91	3,04		
HCP ₀₅	0,21	0,19	0,15		

Таблица 3. Характеристика сорта 'Омская Юбилейная' по основным элементам структуры урожая
Table 3. Breeding characteristics of cv. 'Omskaya Yubileynaya' according to main yield structure components

Показатель / Indicator	Памяти Азиева, стандарт / Pamyati Azieva, reference				Омская Юбилейная, новый сорт / Omskaya Yubileynaya, new cultivar			
	2014	2015	2016	среднее / mean	2014	2015	2016	среднее / mean
Высота растения, см / Plant height, cm	75,0	105	104	94,7	76,5	120	107	101,1
Продуктивная кустистость / Productive bushiness	0,92	1,5	1,5	1,3	0,95	1,8	1,6	1,4
Число зерен в колосе, шт. / Grain number per ear, pcs	19,4	29,4	31,6	28,6	24,7	26,0	30,3	25,2
Количество колосков в колосе, шт. / Spikelet number per ear, pcs	11,0	13,1	13,3	12,5	12,6	13,2	13,5	13,1
Вес зерна колоса, г / Ear grain weight, g	0,70	1,13	1,14	0,99	0,93	1,05	1,19	1,06
Масса 1000 зерен, г / 1000 grain weight, g	36,1	38,37	36,08	36,85	37,65	40,31	39,27	39,08

Расчет коэффициента линейной регрессии (b_1), который отражает реакцию сортов на изменение условий выращивания, показал, что и новый сорт, и стандарт являются более устойчивыми к изменениям условий среды ($b_1 = 0,76$ и $0,82$ соответственно), в то время как сорт 'Катюша' характеризовался наибольшей пластичностью, то есть отзывчивостью на улучшение условий выращивания ($b_1 = 1,23$).

Амплитуду колебаний урожайности определяет показатель стабильности (σ_d^2): чем меньше отклонение от нулевой отметки, тем стабильнее сорт. Наибольшей стабильностью урожайности характеризовались сорт-стандарт 'Памяти Азиева' и 'Омская Юбилейная' ($\sigma_d^2 = 0,05$ и $0,10$ соответственно).

Оценка физических, мукомольных и хлебопекарных свойств зерна нового сорта представлена в таблице 5.

Таблица 4. Урожайность зерна сорта 'Омская Юбилейная' в зависимости от предшественника
(Омск, 2015–2016 гг.)**Table 4. Grain yield of cv. 'Omskaya Yubileynaya' depending on the precursor**
(Omsk, 2015–2016)

Сорт / Cultivar	Урожайность зерна, т/га / Grain yield, t/ha		
	Пар / Fallow	Зерновые / Cereals	Среднее / Mean
Омская Юбилейная / Omskaya Yubileynaya	3,28	3,10	3,19
Памяти Азиева, стандарт / Pamyati Azieva, reference	2,78	2,52	2,65
Прибавка к стандарту / Surplus to the reference	+0,50	+0,58	+0,54
НСР ₀₅	0,15	0,21	

Таблица 5. Характеристика нового сорта 'Омская Юбилейная' по качеству зерна**Table 5. Grain quality characteristics of the new cv. 'Omskaya Yubileynaya'**

Показатель / Indicator	Новый сорт Омская Юбилейная / Omskaya Yubileynaya, new cultivar				Стандарт Памяти Азиева / Pamyati Azieva, reference			
	2014	2015	2016	Среднее / Mean	2014	2015	2016	Среднее / Mean
Натура зерна, г/л / Grain test weight, g/l	728	738	702	723	740	766	730	745
Масса 1000 зерен, г / 1000 grain weight, g	37,6	40,31	39,51	39,16	36,1	38,37	40,07	38,81
Стекловидность, % / Vitreousness, %	53,0	50,0	50,0	51,0	53,0	48,0	51,0	51,0
Содержание сырой клейковины, % / Raw gluten content, %	31,4	33,2	31,6	32,1	30,2	33,2	30,4	31,3
Показатель альвеографа (W) – сила муки, е. а / Alveograph value (W) – flour strength, a. u.	267	435	529	410	235	278	410	361
Валориметрическая оценка, е. вал. / Valorimetric assessment, val. u.	80	70	67	72	62	60	57	60
Пористость хлеба, % / Bread porosity, %	4,7	4,3	4,5	4,5	4,7	4,3	4,6	4,5
Объемный выход хлеба, мл / Volumetric bread yield, ml	1125	910	1190	1075	945	870	925	913
Общая оценка качества, балл / Overall quality as- sessment, score	4,7	4,3	4,6	4,5	4,0	4,2	4,3	4,2

Как показали исследования, в среднем за 2014–2016 гг. сорт 'Омская Юбилейная' имел равные со стандартом показатели по стекловидности зерна (51%) и пористости хлеба (4,5 балла), превосходил его по массе 1000 зерен (+0,35 г), содержанию в зерне клейковины (+0,8%), силе муки (+49 е. а.), валориметрической оценке (+12 е. вал.), а также объемному выходу хлеба (+277 мл) и общей хлебопекарной оценке (+0,4 балла). Показатель «натура зерна» сорта 'Омская Юбилейная' составил 723 г/л, у сорта-стандарта – 745 г/л, или на 33 г/л меньше.

Заключение

Новый сорт яровой мягкой пшеницы 'Омская Юбилейная' с 2019 г. включен в Государственный реестр охраняемых селекционных достижений и в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию по 10 региону Российской Федерации (Vasilik et al., 2019a, b).

Сорт 'Омская Юбилейная' относится к среднераннему типу, отличается устойчивостью к полеганию, в меньшей степени по сравнению со стандартом поражается пыльной и твердой головней, бурой и стеблевой ржавчинами. Сорт характеризуется адаптивностью и стабильностью урожайности зерна, превышает стандарт 'Памяти Азиева' по этому показателю при посеве как по пару (+0,50 т/га), так и по непаровому предшественнику (+0,58 т/га). Максимальная урожайность сорта 4,02 т/га была получена в отделе семеноводства ФГБНУ «Омский АНЦ» в 2015 г., прибавка к стандарту составила 0,31 т/га. Отличается крупнозерностью, масса 1000 зерен составляет 39–40 г, а также высоким качеством зерна, превышая стандарт по содержанию клейковины (+0,8%), объемному выходу хлеба (+277 мл) и общей хлебопекарной оценке (+0,4 балла). Новый сорт яровой мягкой пшеницы 'Омская Юбилейная' рекомендуется для возделывания в степной и лесостепной зонах Сибири и Казахстана.

Научные исследования проводились, в том числе, по заданию Министерства сельского хозяйства РФ по теме: «Использование мутационной и альлоцитоплазматической изменчивости в селекции яровой мягкой пшеницы на адаптивность» в 2016–2017 гг.

The research was carried out, inter alia, to fulfil the task set by the Ministry of Agriculture of the Russian Federation on the topic: "Use of mutational and allocytoplasmic variability in the breeding of spring bread wheat for adaptability" in 2016–2017.

References/Литература

- 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. [in Russian] (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)
- Bome N.A., Weisfeld L.I., Babaev E.V., Bome A.Ya., Kolokolova N.N. Influence of phosphomide, a chemical muta-

gen, on agrobiological signs of soft spring wheat *Triticum aestivum* L. *Agricultural Biology*. 2017;52(3):570-579. [in Russian] (Боме Н.А., Вайсфельд Л.И., Бабаев Е.В., Боме А.Я., Колоколова Н.Н. Агробиологические признаки яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) при обработке семян химическим мутагеном фосфемидом. *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(3):570-579). DOI: 10.15389/agrobiology.2017.3.570rus

Chekusov M.S (ed.). *Crop cultivars bred at Omsk Agrarian Scientific Center (Sorta selskokhozyaystvennykh kultur selektsii FGNBY 'Omsk ANTs')*. Omsk; 2019. [in Russian] (Сорта сельскохозяйственных культур селекции ФГБНУ «Омский АНЦ» / под ред. М.С. Чекусова. Омск; 2019).

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

Fedin M.A. (ed.). *Methodology for state crop variety trials: technological assessment of cereal, groat and pulse crops (Metodika gosudarstvennogo sortoispytaniya selskokhozyaystvennykh kultur: tekhnologicheskaya otsenka zernovykh, krupnykh i zernobobovых kultur)*. Moscow: State Commission for Crop Variety Trials; 1988. [in Russian] (Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур: технологическая оценка зерновых, крупяных и зернобобовых культур / под ред. М.А. Федина. Москва: Госкомиссия по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур; 1988).

Kalashnik N.A., Popolzukhina N.A., Mikhaltsova M.E. *Cytoplasmic variability of wheat in breeding for adaptability: a monograph (Tsitolazmaticheskaya izmenchivost pshenitsy v selektsii na adaptivnost: monografiya)*. Omsk: Sfera; 2005. [in Russian] (Калашник Н.А., Поползухина Н.А., Михальцова М.Е. Цитоплазматическая изменчивость пшеницы в селекции на адаптивность: монография. Омск: Сфера; 2005).

Krupin P.Yu., Divashuk M.E., Karlov G.I. *Gene resources of perennial wild cereals involved in breeding to improve wheat crop (review)*. *Agricultural Biology*. 2019;54(3):409-425. [in Russian] (Крупин П.Ю., Дивашук М.Е., Карлов Г.И. Использование генетического потенциала многолетних дикорастущих злаков в селекционном улучшении пшеницы (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2019;54(3):409-425. DOI: 10.15389/agrobiology.2019.3.409rus

Leushkina V.V., Popolzukhina N.A., Krotova L.A. *Physiological and genetic aspects of the adaptability of spring bread wheat to the conditions of the southern forest-steppe of Western Siberia: a monograph (Fiziologo-geneticheskiye aspekty adaptivnosti yarovoymyagkoypshenitsy k usloviyam yuzhnay lesostepi Zapadnoy Sibiri)*. Omsk: Omsk State Agrarian University; 2010. [in Russian] (Леушкина В.В., Поползухина Н.А., Кротова Л.А. Физиолого-генетические аспекты адаптивности яровой мягкой пшеницы к условиям южной лесостепи Западной Сибири. Омск: Омский государственный аграрный университет; 2010).

Popolzukhina N.A. *About genetical nature of mutation in spring soft wheat plants*. *Agricultural Biology*. 2003;38(3):108-111. [in Russian] (Поползухина Н.А. О генетической природе мутаций у растений яровой мягкой пшеницы. *Сельскохозяйственная биология*. 2003;38(3):108-111).

- Strizhova F.M. Plasticity of spring wheat varieties as to thousand-kernel weight. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2003;1(147):40-44. [in Russian] (Стрижова Ф.М. Оценка пластичности сортов яровой мягкой пшеницы по массе 1000 зерен. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2003;1(147):40-44).
- Tsygankov V.I. The use of induced mutagenesis in selection of new hard spring wheat varieties for the arid steppe conditions of Kazakhstan. *Izvestia Orenburg State Agrarian University*. 2012;3(35):45-48. [in Russian] (Цыганков В.И. Использование индуцированного мутагенеза при создании сортов и линий яровой твердой пшеницы для сухостепных условий Казахстана. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*. 2012;3(35):45-48).
- Vasilik P.M., Gaidar A.A., Kovtunenko A.N., Krotova L.A., Mazepa N.G., Meshkova L.V. et al. Spring bread wheat variety 'Omskaya Yubileynaya' (Sort yarovoymyagkoypshenitsy 'Omskaya Yubileynaya'). Russian Federation; breeding achievement patent number: 10262; 2019a. [in Russian] (Василик П.М., Гайдар А.А., Ковтуненко А.Н., Кротова Л.А., Мазепа Н.Г., Мешкова Л.В. и др. Сорт яровой мягкой пшеницы 'Омская Юбилейная'. Российская Федерация; патент на селекционное достижение № 10262; 2019a).
- Vasilik P.M., Gaidar A.A., Kovtunenko A.N., Krotova L.A., Mazepa N.G., Meshkova L.V. et al. Spring bread wheat variety 'Omskaya Yubileynaya' (Sort yarovoymyagkoypshenitsy 'Omskaya Yubileynaya'). Russian Federation; copyright certificate: 72257; 2019b. [in Russian] (Василик П.М., Гайдар А.А., Ковтуненко А.Н., Кротова Л.А., Мазепа Н.Г., Мешкова Л.В. и др. Сорт яровой мягкой пшеницы 'Омская Юбилейная'). Российской Федерации; авторское свидетельство № 72257; 2019b).
- Wheat cropping areas in Russia. Tallies for 2019 (Posevnye ploshchadi pshenitsy v Rossii. Itogi 2019 goda). Agro-Vestnik; 2019. [in Russian] (Посевные площади пшеницы в России. Итоги 2019 года. АгроВестник; 2019). URL: <https://agrovesti.net/lib/industries/cereals/posevnye-ploshchadi-pshenitsy-v-rossii-itogi-2019-goda.html> [дата обращения: 10.10.2020].
- Zhuchenko A.A. Adaptive potential of cultivated plants (ecogenetic fundamentals) (Adaptivny potentsial kulturnykh rasteniy [ekologo-geneticheskiye osnovy]). Chisinau; 2004. [in Russian] (Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений (эколого-генетические основы). Кишинев; 2004).
- Zykin V.A., Belan I.A., Yusov V.S. Ecological plasticity of agricultural plants (methodology and assessment) (Ekologicheskaya plastichnost selskokhozyaystvennykh rasteniy [metodika i otsenka]). Ufa; 2011. [in Russian] (Зыкин В.А., Белан И.А., Юсов В.С. Экологическая пластичность сельскохозяйственных растений (методика и оценка). Уфа; 2011).

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

Поползухина Н.А., Поползухин П.В., Гайдар А.А., Паршуткин Ю.Ю., Якупина Н.А. 'Омская Юбилейная' – адаптивный сорт яровой мягкой пшеницы для Сибирского региона. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):120-126. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-120-126

Popolzukhina N.A., Popolzukhin P.V., Gaidar A.A., Parshutkin Yu.Yu., Yakunina N.A. Development of the adaptive spring bread wheat cultivar 'Omskaya Yubileynaya' under the conditions of the Siberian region. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):120-126. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-120-126

ORCID

Popolzukhina N.A. <https://orcid.org/0000-0002-9684-7681>
Popolzukhin P.V. <https://orcid.org/0000-0001-6173-4030>
Gaidar A.A. <https://orcid.org/0000-0002-6391-1149>
Parshutkin Yu.Yu. <https://orcid.org/0000-0001-9333-0401>
Yakunina N.A. <https://orcid.org/0000-0003-1092-3573>

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/10.30901/2227-8834-2020-4-120-126>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Электрофоретические спектры глиадина как маркеры генотипов в анализе староместного сорта твердой пшеницы Кубанка

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-127-135 

УДК 633.112.1:547.96:543.545.2

Поступление/Received: 03.07.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Т. И. ПЕНЕВА, О. А. ЛЯПУНОВА

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

Electrophoretic patterns of gliadin
as markers of genotypes in the analysis
of the durum wheat landrace Kubanka

Т. И. ПЕНЕВА, О. А. ЛЯПУНОВА

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
✉ lyapuolga@yandex.ru

Актуальность. Коллекция отечественных староместных сортов твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.) ВИР содержит уникальный материал, относящийся к «русской северной ветви», который не встречается ни в одной другой коллекции мира. Изучение генетического разнообразия этих пшениц по спектрам глиадина как маркерам генотипов важно для идентификации и сохранения подлинности их генофонда. **Материал и методы.** Впервые с использованием молекулярных маркеров проведена дифференциация по молекулярным маркерам 38 образцов местного сорта твердой пшеницы с общим название «Кубанка», собранных в коллекцию ВИР в 10–40 годах XX века и пяти образцов из генетических банков семян США и Канады. В качестве маркеров генотипов полиморфного (или гетерогенного) сорта использовали электрофоретические спектры глиадина. Регистрация спектров в виде «белковых формул» позволяет оценивать полиморфизм каждого образца и разнообразие образцов в пределах коллекции. Анализ глиадина проводили на единичных зерновках по стандартной методике, принятой в ВИР и утвержденной Международной ассоциацией по семенному контролю (ISTA). **Результаты и выводы.** Выявлено 14 биотипов, маркированных спектрами глиадина. В зависимости от компонентного состава α -зоны, кодируемой аллелями локуса *GLI-2A*, биотипы объединены в 4 группы. В пределах групп биотипы определяются аллелями локусов *GLI-1A*, *GLI-1B*, *GLI-2B*. Выделены генетически близкие монотипные образцы и политипные, включающие от 2 до 6 биотипов. Так, I группа характерна для Европейской части России, особенно Поволжья, а также для Казахстана и Киргизии. Образцы этой группы можно отнести к волжскому степному экотипу. Биотипы II группы распространены в Алтайском крае, Оренбургской и Астраханской областях России; III – в предгорьях Кавказа в Ставропольском крае России и в предгорьях Тянь-Шаня в Киргизии; IV – только в Алтайском крае. Наибольшим генетическим разнообразием обладают образцы сорта 'Кубанка' из Алтайского и Краснодарского края и один образец из Киргизии.

Ключевые слова: молекулярные маркеры, регистрация, биотипный состав, генетическое разнообразие, географическое распространение.

Background. The collection of durum wheat landraces (*Triticum durum* Desf.) at VIR contains unique material of the “Russian northern branch”, which is not found in any other collections worldwide. Studying the genetic diversity of such wheat accessions according to their gliadin bands as markers of genotypes is important for identification and conservation of their gene pool authenticity. **Materials and methods.** For the first time, molecular markers were used to differentiate among 38 accessions of the local durum wheat variety known under the name of “Kubanka”, collected and placed into the VIR collection in the 1910–1940s, and five accessions from the seed genebanks of the USA and Canada. Electrophoretic patterns of gliadin were used as markers of genotypes within the polymorphic cultivar. Recording bands in the form of “protein formulas” allows the researcher to evaluate the polymorphism of each accession and the diversity within the collection. Gliadin analysis was performed on single grains according to the standard method adopted at VIR and approved by ISTA. **Results and conclusions.** Fourteen major biotypes marked with gliadin bands were identified. Depending on the component composition of the α -zone encoded by alleles of the *GLI-2A* locus, biotypes were combined into 4 groups. Within the groups, biotypes are determined by alleles of the *GLI-1A*, *GLI-1B*, *GLI-2B* loci. Genetically close monotypic accessions and polytypic ones incorporating 2 to 6 biotypes were identified. Group I is typical for the European part of Russia as well as for Kazakhstan and Kyrgyzstan. Accessions of this group can be attributed to the Volga steppe ecotype. Group II biotypes are widespread in Altai Territory, Orenburg and Astrakhan Provinces of Russia; Group III in Stavropol Territory, Russia, and Kyrgyzstan; Group IV only in Altai Territory. The greatest genetic diversity was exhibited by the 'Kubanka' accessions from Altai and Krasnodar Territories, and Kyrgyzstan.

Key words: molecular markers, recording, biotypic composition, genetic diversity, geographic distribution.

Введение

Изучение староместных сортов (ландрас) твердой пшеницы имеет большое значение для надежного сохранения их биоразнообразия в коллекциях генетических банков семян и определения путей эффективного использования в современной и будущей селекции. Формирование местных сортов происходило в течение длительного времени при невысоком уровне земледелия, в различных почвенно-климатических условиях и при значительном влиянии естественного отбора. В ходе распространения твердой пшеницы по очагам земледелия постепенно накапливались различия в геноме и возникали сложные ко-адаптивные комплексы генов. В результате местные сорта обладают высоким полиморфизмом и такими важными адаптивными свойствами, как жаро-, холода- и засухоустойчивость, устойчивость к различным патогенам (Dorochev et al., 1987; Lyaripova, 2018). Это имеет особое значение в связи с наблюдаемой эрозией генофонда пшеницы под влиянием интенсивной селекции, антропогенных и климатических факторов. Большинство местных сортов твердой пшеницы России и республик бывшего СССР формировалось в условиях степного, достаточно сурового климата, который характеризуется в основном очень жарким и засушливым летом и холодной зимой. Они относятся к волжской экологической группе, образуя так называемую «северную ветвь», отличную от «южной средиземноморской ветви» твердой пшеницы. Эти две генетически обособленные древние ветви послужили исходным материалом для создания разных групп селекционных сортов.

В коллекции ВИР местные сорта твердой пшеницы представлены образцами, собранными в 10–40-х годах прошлого века в различных регионах бывшего СССР. Наиболее распространенные названия сортов – 'Кубанка', 'Белотурка' 'Арнаутка' и 'Тарновка'. Число образцов каждого из них в коллекции ВИР не единично. Однако староместные сорта твердой пшеницы коллекции ВИР с использованием электрофоретических спектров глиадина практически не изучены, при том что последние два десятилетия анализу генетического разнообразия мировых ресурсов твердой пшеницы с помощью молекулярных маркеров посвящен ряд фундаментальных работ (Aguirriano et al., 2006; Kudryavtsev, 2006; Melnikova, Kudryavtsev, 2009; Melnikova et al., 2010; Kudryavtsev et al., 2014). Изучение генетического разнообразия отечественных староместных сортов коллекции твердой пшеницы ВИР, относящихся к «русской северной ветви» с применением методов электрофореза в пределах группы образцов каждого сорта, выявление сходства и различий между ними имеет значение для оценки и сохранения этого уникального материала.

На первом этапе исследования мы анализировали образцы сорта 'Кубанка'. В коллекции твердой пшеницы ВИР есть 37 образцов, имеющих название 'Кубанка' и 7 сортов с добавлением определения – 'Кубанка черноколоска', 'Кубанка черная', 'Кубанка белая' и 'Кубанка акбидай' (с казахского – белая пшеница). Сорта собраны сотрудниками ВИР в различных регионах России: Алтайском, Краснодарском и Ставропольском краях, Астраханской, Волгоградской, Новосибирской и Саратовской областях, в Южном Казахстане и Киргизии. Кроме того, в коллекции есть два селекционных сорта: 'Кубанка кахракольская' (Киргизия, Пржевальская ГСС) и 'Кубанка 3' – районированный в 1953 г. сорт Краснодарского НИИСХ, созданный методом индивидуального отбора из

местного образца Мечетинского района Ростовской области. Также есть четыре линии – Kubanka 21, Kubanka 31, Kubanka 78 и Kubanka 8, поступившие в коллекцию из Канады и США.

Генетическая дифференциация по молекулярным маркерам является эффективным инструментом контроля за состоянием коллекции. В качестве молекулярно-генетических маркеров генотипов в анализе пшеницы хорошо зарекомендовали себя запасные белки эндосперма семян, маркирующие генотипы по принципу «отпечатков пальцев». Электрофоретическое исследование состава запасных белков является эффективным и удобным методом характеристики генотипа растения, пригодным для идентификации сортов (Pomortsev et al., 2004). При исследовании образцов пшеницы для маркирования используются электрофоретические спектры глиадина – генетически полиморфного запасного белка эндосперма зерновки (Sozinov, Poperelya, 1979; Konarev V.G., 1980, 1983, 1998; Sozinov, 1985). Спектры глиадина тетраплоидной пшеницы контролируются множественными аллелями глиадинкодирующими локусов, локализованных на коротких плечах I и VI группы хромосом геномов A и B. Компоненты спектра глиадина наследуются блоками, контролируемыми генами данных локусов (Metakovsky et al., 1984; Payne et al., 1984; Kudryavtsev, 1994). Детальная изученность генетического контроля глиадина, простота и доступность стандартных методов электрофореза, не требующих дорогостоящего оборудования, дают возможность сравнить образцы по полученным спектрам глиадина и выявить степень их сходства и/или различия.

Для регистрации результатов электрофоретического анализа глиадина используются два способа записи в зависимости от номенклатуры компонентов спектра: биохимической, основанной на электрофоретической подвижности, и генетической, основанной на генетическом контроле компонентов.

Первый способ, разработанный в отделе молекулярной биологии ВИР под руководством академика ВАСХНИЛ В. Г. Конарева в 1970–1980 гг., принят и утвержден в 1983 году международной организацией по семенному контролю (ISTA) в качестве стандартного метода идентификации сортов и семенного контроля пшеницы. Спектры глиадина в целом маркируют конкретные генотипы, особенности компонентного состава регистрируются в виде «белковых формул» в форме, удобной для последующей обработки. Анализ проводится на индивидуальных зерновках (Konarev V.G., 2000).

Второй способ основан на выявлении, путем гибридологического анализа, блоков сцеплено наследуемых компонентов, кодируемых аллельными локусами генов (Kudryavtsev et al., 1988). По каждому локусу составлены каталоги блоков компонентов. Регистрацию генетической структуры образца (сорта) проводят путем указания названия локуса, индекса соответствующего аллеля и его частоты в составе каждого образца.

В нашей работе в качестве маркера биотипа (генотипа) пшеницы используется спектр глиадина в целом.

Цель работы – на основании анализа полиморфизма различных образцов сорта твердой пшеницы 'Кубанка' по спектрам глиадина как маркерам генотипов, определить их генетическое разнообразие, выявить монотипные (генетические сходные) образцы и особенности биотипного состава политипных образцов, установить эколого-географическое распространение выявленных биотипов.

Материал и методы

Объектом исследований служили 38 образцов староместного сорта тетрапloidной твердой пшеницы 'Кубанка', собранных в разных регионах бывшего Советского Союза, в том числе: шесть образцов на территории Европейской части России (точное место сбора не известно); по одному в Волгоградской, Астраханской и Оренбургской областях; по два – в Саратовской области и Краснодарском крае; четыре – в Ставропольском и девять – в Алтайском краях; восемь – в Казахстане; четыре – в Киргизии. Кроме того, изучали пять линий, созданных методом индивидуального отбора из сорта 'Кубанка', полученных из коллекций США и Канады. Для сравнения состава биотипов старых местных и современных селекционных сортов взяты два сорта яровой твердой пшеницы 'Солнечная 573' (к-66255, Алтайский край) и 'Целинница' (к-66519, Оренбургская обл.). Для четырех образцов был проведен сравнительный анализ биотипного состава различных лет репродукции.

Анализ проводили на индивидуальных зерновках каждого образца (выборка 13–26 зерновок) по стандартной методике, принятой в ВИР (Konarev V.G., 2000). Глиадин экстрагировали 6М-раствором мочевины в течение 10–12 часов. Электрофорез выполняли в пластинах ПААГ в ацетатном буфере РН3,1 в течение 5 часов. Спектры регистрировали в виде «белковых формул», отражающих компонентный состав каждой зоны спектра с учетом подвижности компонентов, их интенсивности, наличием субкомпонентов, обозначаемых подстрочными индексами 1 и 2. В качестве стандартов для обозначения зон спектра и нумерации отдельных компонентов использовали хорошо изученные спектры глиадина сортов мягкой пшеницы 'Мироновская 808' и 'Кавказ'. Идентичные по составу спектры объединяли и определяли частоту встречаемости вариантов биотипов в каждом образце и во всех образцах сорта 'Кубанка'. Анализ генетического разнообразия проводили не только по спектру в целом, но и по составу α -зоны, особенности которой определяются аллельной структурой локуса *GLI-6A* (*GLI-2A*), локализованного в хромосоме 6A (Kudryavtsev et al., 1988). Состав компонентов в α -зоне позволил провести дифференциацию образцов на генетические группы. По остальным глиадинкодирующим локусам *GLI-1A*, *GLI-1B*, *GLI-2B* без гибридологического анализа и из-за некоторых особенностей выделения глиадина и проведения электрофореза идентифицировать блоки компонентов и обозначать их аллели в соответствии с каталогами в нашем исследовании не представляется возможным.

Результаты и обсуждение

Проанализировано в общей сложности более 800 спектров глиадина единичных зерновок образцов сорта 'Кубанка'. Спектры многокомпонентные, особенности их состава зарегистрированы в виде «белковых формул», что удобно для дальнейшей обработки. Было выявлено 14 вариантов спектра глиадина, маркирующих отдельные биотипы. В соответствии с компонентным составом α -зоны биотипы разделены на четыре группы, маркированные следующими блоками компонентов: I – α 2 4 6 7; II – α 5, 7; III – α 3 4 6 7; IV – α 3 5 6 7. Особенности структуры α -зоны сорта 'Кубанка', очевидно, связаны с древним происхождением пшениц ряда *durum-turgidum* от различных биотипов *Triticum*

urartu Thum. ex Gandil. Еще в 1970-х годах было установлено, что именно этот вид является донором генома А пшениц данного ряда (Konarev A.V. et al., 1974). Электрофоретический анализ образцов *T. urartu* из разных регионов Ближнего Востока выявил в α -зоне блоки компонентов (Konarev V.G., 1980), идентичные обнаруженным нами в спектрах образцов сорта 'Кубанка'. Различия между биотипами в пределах каждой группы, обусловленные аллельными локусами *GLI-1A*, *GLI-1B*, *GLI-6B*, обозначены индексами «*a*», «*b*», «*v*» и «*g*». Группы включают разное число вариантов спектра глиадина. Наиболее полиморфны вторая и третья группы, имеющие по четыре различающихся между собой варианта спектра. Потри варианта выявлены в I и IV группах. Отдельные варианты в пределах группы могут быть близкими по всему спектру, например, *Ia* и *Ib*, либо по отдельным зонам (ω -зона у вариантов *Ia* и *Ib*). Наибольшие отличия имеют редкие варианты с индексами «*v*» и «*g*». Все различия между группами и в пределах групп отражены в «белковых формулах» (рисунок). Полиморфизм по спектрам глиадина указывает на генетическое разнообразие образцов сорта 'Кубанка'.

Среди изучаемых образцов сорта 'Кубанка' имеются монотипные образцы, состоящие из одного биотипа в составе той или иной группы, и политипные, включающие два и более биотипов с различной частотой встречаемости (табл. 1). Монотипные образцы одного варианта в составе группы генетически близки между собой. Скорее всего, они происходят из одного источника и, возможно, являются дублетами. Это можно уточнить, используя другие методы анализа.

Первая группа биотипов, маркированная блоком компонентов α 2 4 6 7, включает три варианта, из которых биотип *Ia* с частотой от 4% до 100% выявлен в составе 58% образцов из разных мест сбора. Таким образом, данный биотип широко распространен в разных географических зонах, как у монотипных образцов, так и в составе политипных образцов сорта 'Кубанка'. Биотип *Ib* составляет 100% у образца к-1948 ранней репродукции (РФ, Саратовская обл.), 92% – у образца к-24991 (РФ, Волгоградская обл.) и практически полностью отсутствует во всех других образцах. Биотипы *Ia* и *Ib* близки между собой, но отличаются по составу β - и γ -зон, кодируемым локусом *GLI-2B*. Можно предположить, что с особенностями их генетической структуры связаны различные адаптивные свойства и на этой основе географическое распространение. Биотип *Iv* относится к категории редких и встречается в составе только трех образцов сорта 'Кубанка'.

Вторая группа (α 5, 7) включает 7 образцов. Монотипными во второй группе являются: вариант *IIa* – сорт 'Солнечная 573' (к-66255, РФ, Алтайский край); *IIb* – сорт 'Целинница' (к-66519, РФ, Оренбургская обл.) и образцы сорта 'Кубанка' к-22426, к-23326, к-26454 (РФ, Алтайский край); *IIv* – 'Кубанка' (к-24995, РФ, Астраханская обл.); *IIg* – 'Кубанка черная' (к-26602, РФ, Алтайский край). Таким образом, вторая группа содержит большое число мономорфных вариантов, которые чаще всего встречаются в Алтайском крае, Оренбургской и Астраханской областях России. В целом биотипы второй группы выявлены в составе 20 образцов сорта 'Кубанка' с разной частотой встречаемости, а биотип *IIg* является редким для них. Современные селекционные сорта твердой пшеницы 'Солнечная 573' и 'Целинница' показывают, что отдельные биотипы II группы обладают важными хозяйственными признаками.

Группа, вариант	Электрофоретический спектр глиадина				Белковая формула			
	ω	γ	β	α	α	β	γ	ω
*St					56 7	2 31 4 5	2 3 5	2 31 4 61 7 8 9
I	а				2 4 6 7	1 2 31 32 42 5	2 31 5	2 3 41 61 7 7 81
	б				2 4 6 7	1 2 31 32 4	1 5	2 3 41 61 7 7 2
	в				2 4 6 7	1 2 31 32 4	1 4 51	2 3 61 7 2
II	а				51 71	1 2 31 4 51	2 3 5	31 4 42 6 7 7 81
	б				51 71	1 2 31 4 51	2 5	1 31 4 42 5 6 7 81
	в				51 71	1 2 3 4 5	1 31 4 2 5	1 31 4 42 5 6 7 81
	г				51 71	3 4 5	2 3 4	32 6 7 81
III	а				3 4 6 72	1 32 4 51	1 2 4 5	1 2 3 41 4 5 6 7 81
	б				3 4 6 72	1 32 42 51	1 5	1 3 41 4 5 6 7 81
	в				3 4 6 72	1 2 32 4	1 5	1 2 3 41 4 6 7 81
	г				3 4 6 72	1 2 3 51	2 3 4	2 31 6 7
IV	а				3 5 6 7	2 3 4 51 5	2 4 5	1 2 31 41 4 5 6 7
	б				3 5 6 7	2 3 4 5	2 31 5	3 4 5 6
	в				3 5 6 7	2 3 4 5	1 5	2 4 5 7 8 9

Рисунок. Электрофоретические спектры глиадина и варианты I-IV групп биотипов различных образцов староместного сорта твердой пшеницы 'Кубанка' и их «белковые формулы»

Figure. Electrophoretic patterns of gliadin and variants of Group I-IV biotypes in different accessions of the Kubanka durum wheat landrace and their "electrophoretic protein formulas"

Примечание: St – спектр и белковая формула стандартного сорта мягкой пшеницы 'Кавказ'; I-IV – группы биотипов; а, б, в, г – варианты биотипов; α, β, γ, ω – зоны спектра

Note: St – the spectrum and electrophoretic protein formula of the reference bread wheat cv. 'Kavkaz'; I-IV – groups of biotypes; a, b, v, g – variants of biotypes; α, β, γ, ω – spectral zones

Третья группа ($\alpha \bar{3} 4 6 \bar{7}_2$) включает 17 образцов. Из них монотипными по III α являются: к-4866, к-4837 (РФ, Ставропольский край), а также близкий к ним образец к-8087 из Европейской части России. В образце линии Кубанка 21 (к-15172, Канада) биотип III α составляет 71%. В образцах из Киргизии вариант III β присутствует с разной частотой. Варианты III β и III γ являются сравнительно редкими и встречаются с биотипами других групп в составе полиморфных образцов.

Четвертая группа ($\alpha 3 \bar{5} 6 \bar{7}$) включает три образца: к-26490, к-26491, к-26452, близкие к мономорфным (вариант IV α с частотой 93–94%), и один полиморфный образец к-26454. Все они происходят из Алтайского края. К четвертой группе по спектру глиадина отнесен также образец к-22199 (Казахстан), который на 92% состоит из биотипа IV β и включает редкий, трудно идентифицируемый по спектру глиадина вариант.

Многие образцы сорта 'Кубанка' полиморфны по спектру глиадина и включают от двух до шести биотипов, относящихся к разным группам. Так, высоким полиморфизмом отличаются образцы: к-40709 (РФ, Краснодарский край), в составе которого выявлены все четыре варианта второй группы (II α – 47%, II β – 24%, II γ – 14%, II δ – 5%), и два варианта третьей группы (III β – 5%, III γ – 5%); к-26454 (РФ, Алтайский край) – (I α – 12%, I β – 8%, IV α – 72%, IV β – 8%); к-8913 (Киргизия) – (III α – 50%, III β – 16%, III γ – 8%, III δ – 16%, IV α – 8%); к-15172 (Канада) – (I α – 14%, II α – 8%, II β – 7%, III α – 71%). Наибольшее разнообразие биотипов отмечено у 'Кубанки

черной' (к-22483, РФ, Краснодарский край). В образце выявлены почти все указанные в таблице 1 варианты и еще несколько трудно идентифицируемых.

Таким образом, анализ различных образцов твердой пшеницы сорта 'Кубанка' по спектрам глиадина показал:

- данная группа образцов отличается значительным генетическим разнообразием;

- биотип I α , как в мономорфном виде, так и в составе популяции биотипов, наиболее распространен в образцах Поволжья (Саратовская область), в Европейской части России, в Ставропольском крае (один образец), практически во всех исследуемых образцах из Казахстана, в трех образцах из Киргизии и во всех пяти образцах из Канады и США. Отсутствует в трех образцах из Ставропольского края, в семи из девяти образцов из Алтайского и в двух – из Краснодарского края. Биотипы первой группы относятся к степному русскому экотипу. Наиболее адаптированным и благодаря этому широко распространенным является вариант I α ;

- биотипы второй группы присутствуют в различных образцах сорта 'Кубанка'. Наиболее часто они встречаются у образцов из Алтайского и Краснодарского краев, в Европейской части России, Оренбургской и Астраханской областях, а также в двух образцах из Канады и в одном из США. Изредка варианты II β и II γ обнаруживаются в образцах из Казахстана и Киргизии;

- биотипы третьей группы наиболее характерны для образцов, собранных в Ставропольском крае Рос-

Таблица 1. Распределение биотипов, маркированных спектрами глиадина, в составе различных образцов староместного сорта 'Кубанка' из коллекции ВИР

Table 1. Distribution of biotypes marked with gliadin bands within different accessions of the Kubanka landrace from the VIR collection

№ по каталогу ВИР	Название образца	Происхождение	Год репродукции	Группа, варианты биотипов, их частота (%) в составе образцов сорта 'Кубанка'								
				I группа			II группа			III группа		
				<i>α</i>	<i>β</i>	<i>ε</i>	<i>α</i>	<i>β</i>	<i>ε</i>	<i>α</i>	<i>β</i>	<i>ε</i>
3692	Кубанка	РФ, Европейская часть	2008	100	—	—	—	—	—	—	—	—
6163	«	«	2008	100	—	—	—	—	—	—	—	—
6374	«	«	2008	83	—	—	17	—	—	—	—	—
6289	«	«	2008	15	—	—	77	—	—	8	—	—
8087	«	«	2008	8	—	—	—	—	—	92	—	—
23284	«	«	2011	15	—	—	—	—	—	77	—	8
1948	«	РФ, Саратовская обл.	1952	—	100	—	—	—	—	—	—	—
«	«	«	2004	100	—	—	—	—	—	—	—	—
24991	«	РФ, Волгоградская обл.	2008	—	92	8	—	—	—	—	—	—
24995	«	РФ, Астраханская обл.	2008	—	—	5	—	95	—	—	—	—
4836	«	РФ, Ставропольский край	2008	84	—	16	—	—	—	—	—	—
4866	«	«	2016	—	—	—	—	—	—	100	—	—
4837	«	«	1993	—	—	—	—	—	—	100	—	—
«	«	«	2003	—	—	—	—	—	—	100	—	—
40709	«	РФ, Краснодарский край	2012	—	—	47	24	14	5	—	5	5
26937	«	«	2008	—	—	75	—	—	25	—	—	—
22426	«	РФ, Алтайский край	2008	4	—	—	96	—	—	—	—	—
23326	«	«	2008	—	—	—	100	—	—	—	—	—
26454	«	«	1957	12	—	8	—	—	—	—	72	—
26490	«	«	2008	—	—	—	100	—	—	—	—	8
			2008	—	—	—	7	—	—	—	—	93

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

№ по каталогу ВИР	Название образца	Происхождение	Год размножения	Группа, варианты биотипов, их частота (%) в составе образцов сорта 'Кубанка'												
				I группа				II группа				III группа				
				<i>α</i>	<i>β</i>	<i>ε</i>	<i>α</i>	<i>β</i>	<i>ε</i>	<i>α</i>	<i>β</i>	<i>ε</i>	<i>α</i>	<i>β</i>	<i>ε</i>	
26491	«	«	2008	-	-	-	-	6	-	-	-	-	-	-	94	-
26532	«	«	2008	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	93	-
26602	Кубанка черная	«	2008	-	-	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	7
1476	Кубанка ак-бидай	Казахстан	2008	83	-	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5973	Кубанка	«	2008	92	-	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-	-
22199	«	«	2008	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	92	-
25038	«	«	1959	92	-	-	-	-	-	-	-	-	8	-	-	-
25570	«	«	1951	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29507	«	«	2008	83	-	-	-	-	8	-	-	9	-	-	-	-
35319	«	«	2008	84	-	-	-	8	-	-	8	-	-	-	-	-
35599	«	«	2008	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8913	«	Киргизия	2016	-	-	-	-	-	-	50	16	8	16	-	-	-
35322	«	«	1956	92	-	-	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-
	«	«	2011	100	-	-	-	-	-	8	-	-	-	-	-	-
35594	«	«	2008	-	5	-	-	-	-	5	-	90	-	-	-	-
39147	«	«	2011	33	-	-	-	-	-	-	-	67	-	-	-	-
15165	Кубанка-31	Канада	2008	75	-	-	8	-	-	-	-	17	-	-	-	-
15168	Кубанка-78	«	2008	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15172	Кубанка-21	«	2008	14	-	8	7	-	-	71	-	-	-	-	-	-
6003	Кубанка-8	США	2006	83	-	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
29505	Кубанка	«	2002	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
65255	Солнечная 573	РФ, Алтайский край	2016	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-	-
66519	Целинница	РФ, Саратовская обл.	2017	-	-	-	-	100	-	-	-	-	-	-	-	-

ции и в Киргизии. Вероятно, для них более благоприятны агроклиматические условия предгорных районов Кавказа и Тянь-Шаня;

- четвертая группа биотипов выявлена только в образцах из Алтайского края, за исключением одного образца из Казахстана (к-22199). Образцы из Алтайского края в целом отличаются значительным генетическим разнообразием по сравнению с другими представителями сорта 'Кубанка'.
- состав биотипов у образцов из США и Канады указывает на возможность присутствия в их родословных образцов сорта 'Кубанка' из Поволжья или Ставропольского края России.

В связи с тем что работа была выполнена на образцах различных лет репродукции, мы провели небольшой эксперимент по проверке сохранности четырех образцов сорта 'Кубанка' в процессе пересева. Для этого был выполнен сравнительный анализ по спектрам глиадина наиболее ранних репродукций и репродукций последних лет (табл. 2). В процессе репродукции из четырех исследуемых образцов только один к-4837 полностью сохранил идентичность. Образец к-26454 в процессе репродукции претерпел существенные изменения, у образца к-35322 изменилось соотношение биотипов. Более ранняя репродукция образца к-1948 из Саратовской области включала только биотип Iб, а в более поздней репродукции выявлен биотип Ia (100%). Вероятно, изначально присутствовали оба биотипа, но преобладал Iб. В процессе репродукции стал доминировать высокопластичный биотип Ia. Это позволило ему широко распространиться в большинстве районов России и ближнего зарубежья, за исключением Краснодарского и Алтайского краев. Биотип Iб сохранился только в образце к-24991 из Волгоградской области.

Таблица 2. Состав биотипов, маркированных спектрами глиадина, в образцах местного сорта 'Кубанка' различных лет репродукции

Table 2. Composition of biotypes marked with gliadin bands in the Kubanka landrace accessions reproduced in different years

№ по каталогу ВИР	Происхождение	Наиболее ранняя репродукция	Более поздняя репродукция
1948	РФ, Саратовская обл.	1952 г. монотипный (Iб – 100%)	2004 г. монотипный (Ia – 100%)
4837	РФ, Ставропольский край	1993 г. монотипный (IIIa – 100%)	2003 г. монотипный (IIIa – 100%)
26454	РФ, Алтайский край	1957 г. политипный (Ia – 12%, Iб – 8%, IVa – 72%, IVb – 8%)	2008 г. монотипный (IIб – 100%)
35322	Киргизия	1956 г. политипный (Ia – 92%, IIIб – 8%)	2011 г. монотипный (Ia – 100%)

Полученные результаты указывают на возможные изменения соотношения состава биотипов при репродукции образцов 'Кубанки'. Для контроля за сохранением целостности и оригинальности коллекционных

образцов необходимо увеличивать размер исследуемой выборки.

Выводы

Анализ полиморфизма различных образцов местного сорта твердой пшеницы 'Кубанка' по электрофоретическим спектрам глиадина как маркерам генотипов, позволил зарегистрировать и охарактеризовать генетическое разнообразие данного уникального материала, относящегося к «русской северной ветви», сохраняющегося в ВИР.

Выявлены и зарегистрированы в виде «белковых формул» 14 биотипов 'Кубанки'. Биотипы объединены в четыре группы в зависимости от компонентного состава α -зоны спектра, кодируемой локусом *GLI-2A* на хромосоме 6A. Каждая группа включает несколько вариантов, различающихся по составу компонентов β -, γ - и ω -зон спектра.

Получены специфические для каждого образца характеристики по качественному и количественному составу биотипов. Выделены генетически близкие монотипные образцы и политипные, включающие в себя варианты биотипов одной или нескольких групп. Наличие в составе большинства образцов сорта 'Кубанка' двух-трех основных биотипов указывает на возможность отбора отдельных биотипов и использования наиболее ценных из них в селекции.

Состав биотипов у образцов из генетических банков семян США и Канады указывает на возможность участия в их родословных образцов сорта 'Кубанка', интродуцированных из Поволжья или Ставропольского края России.

Полученные результаты подтверждают, что изучение образцов твердой пшеницы по спектрам глиадина

является эффективным инструментом оценки генетического разнообразия и обеспечения контроля за сохранением целостности и подлинности образцов в коллекциях.

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».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы, а также ведущих специалистов отдела биохимии и молекулярной биологии ВИР Н. М. Мартыненко и В. В. Васипову за помощь в выполнении анализов и оформлении иллюстраций.

The work was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0006 "Search for and viability maintenance, and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

The authors are grateful to the reviewers for their contribution to the peer review of this work as well as to N. M. Martynenko and V. V. Vasipova, leading experts of the Biochemistry and Molecular Biology Department of VIR, for their help in performing analyses and designing illustrations.

References / Литература

- Aguiriano E., Ruiz M., Fit   R., Carillo J.M. Analysis of genetic variability in a sample of the durum wheat (*Triticum durum* Desf.) Spanish collection based on gliadin markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2006;53(8):1543-1552. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10722-005-7767-z>
- Doroфеев В.Ф., Филатенко А.А., Мигушова Е.Ф., Удачин Р.А., Якубцинер М.М. Культурная флора СССР. Т. 1. Пшеница. Ленинград: Колос; 1979.
- Konarev A.V., Gavrilyuk I.P., Migushova E.F. Differentiation of diploid wheats according to immunochemical analysis of gliadins (Differentsiatsiya diploidnykh pshenits po dannym immunokhimicheskogo analiza gliadinov). *Doklady VASKhNIL = VASKhNIL Reports*. 1974;6:12-14. [in Russian] (Конарев А.В., Гаврилюк И.П., Мигушова Э.Ф. Дифференциация диплоидных пшениц по данным иммунохимического анализа глиадинов. *Доклады ВАСХНИЛ*. 1974;6:12-14).
- Konarev V.G. (ed.). Identification of varieties and registration of crop genetic diversity according to seed proteins (Identifikatsiya sortov i registratsiya genofonda kulturnykh rasteniy po belkam semyan). St. Petersburg: VIR. 2000. [in Russian] (Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / под ред. В.Г. Конарева. Санкт-Петербург: ВИР; 2000).
- Konarev V.G. Morphogenesis and molecular-biological analysis of plants (Morfogenez i molekulyarno-biologicheskiy analiz rasteniy). St. Petersburg: VIR; 1998. [in Russian] (Конарев В.Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений. Санкт-Петербург: ВИР; 1998).
- Konarev V.G. Plant proteins as genetic markers (Belki rasteniy kak geneticheskiye markery). Moscow: Kolos; 1983. [in Russian] (Конарев В.Г. Белки растений как генетические маркеры. Москва: Колос; 1983).
- Konarev V.G. Wheat proteins (Belki pshenitsy). Moscow: Kolos; 1980. [in Russian] (Конарев В.Г. Белки пшеницы. Москва: Колос; 1980).
- Kudryavtsev A.M. Genetics of gliadin of spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Russian Journal of Genetics*. 1994;30(1):77-84. [in Russian] (Кудрявцев А.М. Генетика глиадина яровой твердой пшеницы (*Triticum durum* Desf.). *Генетика*. 1994;30(1):77-84).
- Kudryavtsev A.M. Intravarietal heterogeneity of durum wheat is an important component of the species biodiversity. *Russian Journal of Genetics*. 2006;42(3): 1208-1210. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1022795406100139>
- Kudryavtsev A.M., Dedova L.V., Melnik V.A., Shishkina A.A., Upelniek V.P., Novoselskaya-Dragovich A.Y. Genetic diversity of modern Russian durum wheat cultivars at the gliadin-coding loci. *Russian Journal of Genetics*. 2014;50(5):483-488. DOI: 10.7868/S0016675814050099
- Kudryavtsev A.M., Metakovskiy E.V., Sozinov A.A. Polymorphism and inheritance of gliadin components controlled by chromosome 6A of spring durum wheat. *Biochemical Genetics*. 1988;26:693-703. DOI: <https://doi.org/10.1007/BF02395516>
- Lyapunova O.A. Mediterranean landraces of durum wheat preserved in the Vavilov collection (VIR). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):68-84. [in Russian] (Ляпунова О.А. Средиземноморские староместные сорта твердой пшеницы, сохраняемые в коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):68-84). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-68-84
- Melnikova N.V., Kudryavtsev A.M. Allelic diversity at gliadin-coding gene loci in cultivars of spring durum wheat (*Triticum durum* Desf.) bred in Russia and former Soviet republics in the 20th century. *Russian Journal of Genetics*. 2009;45(10):1208-1214.
- Melnikova N.V., Kudryavtsev A.M., Mitrofanova O.P., Liapounova O.A. Global diversity of durum wheat *Triticum durum* Desf. for alleles of gliadin-coding loci. *Russian Journal of Genetics*. 2010;46(1):43-49.
- Metakovskiy E.V., Novoselskaya A.Yu., Kopus M.M., Sobko T.A., Sozinov A.A. Block of gliadin components in winter wheat detected by one-dimensional polyacrylamide gel electrophoresis. *Theoretical and Applied Genetics*. 1984;67:559-568. DOI: 10.1007/BF00264904
- Payne P.I., Holt L.M., Jackson E.A., Law C.N. Wheat storage proteins: their genetics and their potential for manipulation by plant breeding. *Philosophical Transactions of the Royal Society. Biological Sciences*. 1984;304:359-371. DOI: 10.1098/rstb.1984.0031
- Pomortsev A.A., Kudryavtsev A.M., Upelniek V.V., Konarev V.G., Konarev A.V., Gavrilyuk I.P. et al. Technique for laboratory varietal control by groups of agricultural plants (Metodika provedeniya laboratornogo sortovogo kontrolya po gruppam selskokhozyaystvennykh rasteniy). Moscow: Rosinformagrotech; 2004. [in Russian] (Поморцев А.А., Кудрявцев А.М., Упельник В.В.,

Конарев В.Г, Конарев А.В., Гаврилюк И.П. и др. Методика проведения лабораторного сортового контроля по группам сельскохозяйственных растений. Москва: Росинформагротех; 2004). URL: <http://docs.cntd.ru/document/1200113117> [дата обращения: 12.08.2020].
Sozinov A.A. Protein polymorphism and its importance in genetics and breeding (Polimorfizm belkov i ego znachenije v genetike i selektsii). Moscow: Nauka; 1985.

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

Пенева Т.И., Ляпунова О.А. Электрофоретические спектры глиадина как маркеры генотипов в анализе староместного сорта твердой пшеницы Кубанка. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):127-135. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-127-135

Peneva T.I., Lyapunova O.A. Electrophoretic patterns of gliadin as markers of genotypes in the analysis of the durum wheat landrace Kubanka. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):127-135. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-127-135

[in Russian] (Созинов А.А. Полиморфизм белков и его значение в генетике и селекции. Москва: Наука; 1985).

Sozinov A.A., Poperelya F.A. Polymorphism of prolamines and plant breeding (Polimorfizm prolaminov i selektsiya). *Vestnik of the Russian Agricultural Science*. 1979;10:21-34. [in Russian] (Созинов А.А., Попереля Ф.А. Полиморфизм проламинов и селекция. *Вестник российской сельскохозяйственной науки*. 1979;10:21-34).

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/10.30901/2227-8834-2020-4-127-135>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Peneva T.I. <https://orcid.org/0000-0001-5835-0685>
Lyapunova O.A. <https://orcid.org/0000-0003-2164-4510>

Роль алычи – *Prunus cerasifera* Ehrh. в происхождении, эволюции и совершенствовании сортимента косточковых плодовых растений



DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-136-143

УДК 634.226:631.524:631.527.5:631.526.325

Поступление/Received: 01.06.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Г. В. ЕРЕМИН

Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
Крымская опытно-селекционная станция – филиал ВИР,
353384 Россия, Краснодарский край, г. Крымск,
ул. Вавилова, 12
✉ kross67@mail.ru

The role of *Prunus cerasifera* Ehrh.
in the origin, evolution and improvement
of stone fruit cultivars

G. V. EREMIN

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
Krymsk Experiment
Breeding Station of VIR,
12 Vavilova St., Krymsk,
Krasnodar Territory 353384, Russia
✉ kross67@mail.ru

На Крымской ОСС – филиале ВИР в результате работы по сбору, изучению и селекционному использованию генофонда алычи была уточнена внутривидовая систематика вида *Prunus cerasifera* Ehrh. Выделены доноры селекционно значимых признаков и с их использованием выведены районированные сорта алычи, сливы русской и клоноевые подвой косточковых культур.

Предложена внутривидовая классификация *P. cerasifera*, выделены подвиды:

subsp. *cerasifera* (алыча типичная);
subsp. *orientalis* (M. Pop.) Erem. et Garcov. (алыча восточная);
subsp. *macrocarpa* Erem. et Garcov. (алыча крупноплодная).

В пределах *P. cerasifera* subsp. *macrocarpa* var. *macrocarpa* выделены разновидности:

var. *macrocarpa* (типичная, или крымская);
var. *georgica* Erem. et Garcov. (грузинская);
var. *iranica* (Koval.) Erem. et Garcov. (иранская);
var. *nairica* (Koval.) Erem. et Garcov. (армянская);
var. *pissardii* Carr. (Писсарда);
var. *taurica* (Kost.) Erem. et Garcov. (таврическая).

Прослежены связи алычи с другими видами рода *Prunus* L.: *P. brigantica* Vill., *P. cocomilia* Tem., *P. spinosa* L. Участие алычи крупноплодной в гибридизации с терном способствовало проявлению у гибридогенного вида – слива домашняя *P. domestica* L. (*P. cerasifera* × *P. spinosa*) – исключительного полиморфизма его сортов.

В результате скрещивания сортов алычи с сортами сливы китайской создан новый культивенный вид гибридного происхождения – × *P. rossica* Erem. (слива русская). Создано 127 сортов этого вида с широким ареалом возделывания и 7 клоноевых подвой для косточковых культур. Эти сорта и клоноевые подвой районированы в России и ряде других стран.

Ключевые слова: система, сорт, селекция, косточковые культуры.

At Krymsk Experiment Breeding Station of VIR, as a result of collecting, studying, and selective use of myrobalan plum genetic diversity, the intraspecific taxonomy of the species *Prunus cerasifera* Ehrh. was clarified. Donors of traits significant for breeding were identified and, with their use, adaptable cultivars of myrobalan plum, Russian plum and clonal rootstocks of stone fruit plants were developed.

Intraspecific classification of *P. cerasifera* is proposed, with the identified subspecies:

subsp. *cerasifera* (typical myrobalan plum);
subsp. *orientalis* (M. Pop.) Erem. et Garcov. (Oriental myrobalan plum); and
subsp. *macrocarpa* Erem. et Garcov. (large-fruited myrobalan plum).

Within subsp. *P. cerasifera* subsp. *macrocarpa*, varieties were identified:

var. *macrocarpa* (typical, or Krymsk);
var. *georgica* Erem. et Garcov. (Georgian);
var. *iranica* (Koval.) Erem. et Garcov. (Iranian);
var. *nairica* (Koval.) Erem. et Garcov. (Armenian);
var. *pissardii* Carr. (Pissard); and
var. *taurica* (Kost.) Erem. et Garcov. (Taurida).

The participation of myrobalan plum in the origin of spp. *P. brigantica* Vill., *P. cocomilia* Tem., and *P. spinosa* L. was traced. Involvement of large-fruited myrobalan plum in hybridization with blackthorn contributed to the manifestation of an exceptional polymorphism among the varieties of the hybridogenic species *P. domestica* L. (*P. cerasifera* × *P. spinosa*). As a result of hybridization between myrobalan plum and Chinese plum varieties, a new cultigen species emerged – Russian plum (× *P. rossica* Erem.). By now, 127 cultivars of this species and 7 clonal rootstocks for stone fruit crops have been developed. These cultivars and clonal rootstocks are zoned for Russia and a number of other countries.

Key words: myrobalan plum, taxonomy, variety, breeding, stone fruit plants.

Диплоидный вид сливы – алыча *Prunus cerasifera* Ehrh. ($2n = 16$) – один из наиболее важных видов рода *Prunus* L., сыгравший важную роль в происхождении и эволюции видов косточковых растений Переднеазиатского центра происхождения растений, в формировании их сортиментов, особенно сливы. Однако до последнего времени полиморфизм и биологические особенности алычи были слабо изучены и ее генотипы использовались только в селекции подвоев.

В 20–30 годы прошлого века начато углубленное изучение дикорастущей алычи и местных ее сортов, собранных путем проведения экспедиций ВИР, а затем и региональными научными организациями (Ekimov, 1929; Popov, 1929; Vavilov, 1931; Bogushevsky et al., 1935; Kostina, 1946; Kovalev, 1955; Zapryagaeva, 1964; Eremin G.V., 1969). Особенno большая работа была проведена по обследованию и выделению местных ценных сортов алычи в Закавказье (Georgberidze et al., 1954; Vermishyan et al., 1958; Kupreishvili, 1964; Morikyan, 1964; Khashba, 1966; etc.).

В это время осуществлено экспедиционное обследование мест произрастания дикорастущей алычи, а также индивидуальных садов местного населения. В этой работе приняли участие и сотрудники Крымской опытно-селекционной станции ВИР, которые провели 17 экспедиций в зонах произрастания дикой и возделывания культурной алычи.

В результате этой работы, выполненной согласно методическим рекомендациям (Yushev et al., 2016), на Крымской опытно-селекционной станции – филиале ВИР (Крымская ОСС ВИР) сосредоточено более 900 образцов видов изучаемой культуры.

Дальнейшее комплексное изучение собранных образцов и селекционная работа велась по общепринятым методикам (Sedov, 1995; Sedov, Ogoltssova, 1999).

В результате проведенной работы выявлены местные сорта, представляющие интерес для промышленного возделывания алычи и производства консервов из плодов этой культуры (табл. 1).

Таблица 1. Качество плодов сортов алычи
(Крымская ОСС – филиал ВИР)

Table 1. Fruit quality of myrobalan plum cultivars
(Krymsk Experiment Breeding Station of VIR)

Сорт	Разновидность	Дата созревания	Масса плода, г	Качество плодов, балл			Химический состав		
				свежие	сок с мякотью	компот	варенье	сухие вещества (%)	сумма сахаров (%)
Васильевская 41	Крымская	12.07	17,0	4,0	4,4	4,0	4,3	12,12	8,0
Пионерка	Крымская	12.07	22,0	4,2	4,4	4,1	3,7	12,48	8,9
Пурпуровая	Крымская	10.07	20,0	4,2	4,2	4,0	4,1	12,14	7,8
Никитская Желтая	Крымская	18.07	21,0	3,7	–	–	–	12,21	8,7
Румяное Яблочко	Крымская	09.08	22,0	4,0	–	–	–	12,66	6,9
Крымская Шаровидная	Таврическая	18.07	22,0	4,0	4,1	3,8	4,1	18,24	8,2
Аштаракская №1	Армянская	01.08	24,0	–	4,6	4,2	4,5	11,30	7,1
Аштаракская №2	Армянская	28.09	25,0	–	4,7	4,6	4,7	17,11	8,2
Газапхулис Мерцхали	Грузинская	19.07	8,0	–	4,2	4,1	3,8	11,53	6,8
Иона	Грузинская	25.07	16,0	–	4,6	4,6	4,5	12,62	6,3
Риони	Грузинская	28.08	16,0	–	4,2	3,8	4,0	13,80	7,2
Сапоби	Грузинская	07.08	18,0	–	4,0	4,1	4,3	15,43	6,9
Сомаисо	Грузинская	20.07	13,0	–	4,4	4,4	4,4	11,39	6,7
Цители Дроша	Писсарда	22.07	22,0	–	4,5	4,6	4,5	11,60	5,6
Культурная Красная	Иранская	25.07	14,0	–	3,9	3,9	4,1	12,40	7,6
Кок Султан	Иранская	15.07	22,0	–	–	–	–	13,71	9,7
Мечубухе Ранняя	Иранская	27.06	28,0	–	–	–	–	11,27	8,2

В процессе экспедиционного обследования мест произрастания дикорастущей алычи и сравнительного изучения генофонда этого вида, сосредоточенного на Крымской ОСС и представленного генотипами из различных географических ареалов, удалось уточнить ряд вопросов, связанных с происхождением и эволюцией вида *P. cerasifera*, а также предложить классификацию его внутривидовых таксонов.

Алыча дикорастущая легко скрещивается в природе с видами из подродов *Prunophora* Focke и *Amygdalus* (L.) Focke рода *Prunus*. Результатом гибридизации между видами миндаля и алычи являются гибридогенные виды: миндаль Фенцля – *P. fenzliana* Fritsch (*P. amygdalus* × *P. cerasifera*) и миндаль Вебба – *P. Webbii* (Spach) Vierh. (*P. cerasifera* × *P. scoparia*), абрикоса черного – *P. dasycarpa* Ehrh. (*P. cerasifera* × *P. armeniaca*). В ходе целенаправленного скрещивания многие признаки передаются от одного вида *Prunus* другому. Примером этого является передача от алычи персiku и абрикосу гена голоплодности (*q*), что привело к появлению нектаринов у персика и лючаков у абрикоса. Это проявление интровергессивной гибридизации между указанными видами. Имеются и другие достоверные факты интровергессии ряда признаков от одного вида другому у косточковых культур (Eremin G.V., 1985; 2008).

По большинству морфологических признаков не удается установить закономерностей в их географическом проявлении. Однако выяснилось, что в среднеазиатской популяции алычи чаще встречаются генотипы, имеющие более слабый рост, плоды темно-красной и фиолетовой окраски, которые очень поздно созревают и долго хранятся на дереве вплоть до их подвяливания. Это позволило выделить дикорастущую алычу Средней Азии в хорошо выраженный подвид *orientalis* (M. Pop.) Eremin et Garcov. с признаками, переданными посредством интровергессивной гибридизации от других среднеазиатских видов косточковых растений, в частности от видов *P. microcarpa* C.A. Mey., *P. ulmifolia* Franch., *P. prostrata* Labill. Гибридизацию этих видов с алычой и в настоящее время можно наблюдать в горных лесах Западного Памира.

Повсюду, где дикорастущая алыча произрастает вблизи садовых участков, наблюдается процесс ее доместикации – перенесение дикорастущих форм (чаще семенами) в сады местного населения, где они подвергаются действию искусственного отбора и гибридизации с сортами близких к алыче видов косточковых культур. При этом отбор в каждой местности ведется в соответствии с особенностями исходных форм и вкусами населения. Так, в Грузии местные сорта алычи «Ткемали» имеют высокое содержание в плодах кислоты и хороши для приготовления острого соуса, а в Крыму возделываемые здесь местные сорта – достаточно высокого качества и пригодны для употребления в свежем виде.

Важную роль в формировании многообразия местных сортов алычи сыграла их гибридизация с сортами косточковых культур, проникших в Среднюю Азию, а затем в Закавказье из Восточноазиатского центра происхождения видов рода *Prunus*, в основном по Великому шелковому пути, еще в античные времена. Это установлено для таких косточковых культур, как персик, абрикос и слива китайская.

Особенно важна в становлении сортимента алычи роль сливы китайской (*P. salicina* Lindl.). Алыча и слива китайская легко скрещиваются между собой, давая

плодовитое потомство. В то же время алыча с абрикосом и персиком скрещивается трудно, а потомство в F_1 бесплодно или слабо плодовито. Естественно предположить, что наиболее активно в садах шла гибридизация сортов алычи с сортами сливы китайской. Процесс появления новых сортов крупноплодной алычи от гибридизации ее сортов с сортами сливы китайской можно наблюдать и в наше время в Абхазии, Аджарии и Западной Грузии. Здесь на многих садовых участках произрастают гибриды сортов сливы китайской и алычи, в том числе гибриды сорта сливы китайской 'Сатсума' – от спонтанной гибридизации с краснолистной алычой Писсарда. Из их числа Л. Хашба отобрал лучшие крупноплодные сеянцы, обладающие ярко-красным цветом мякоти плодов (как у сорта 'Сатсума') и красными листьями (как у алычи Писсарда): 'Абхазская №7', 'Лыхны' и 'Суцуми'. Эти сорта обладают крупными плодами и их выдающимися консервными качествами. К абхазским гибридам сливы китайской 'Сатсума' с алычой близки сеянцы этого сорта от переопыления с алычой, полученные на Туркменской опытной станции ВИР (Г. Кара-Кала).

Другие оригинальные морфологические и биологические признаки сливы китайской проявляются у алычи армянской. Это размещение двух цветков в почке (как у гибридов алычи со сливой китайской) вместо одиночного цветка, фиолетовая до черной окраска кожи плода, хрящеватая мякоть, очень позднее созревание плодов, трудная укореняемость одревесневших черенков (как у китайской сливы).

У алычи таврической имеются такие признаки, переданные, возможно, от абрикоса, как плотная волокнистая мякоть плода, отделяющаяся косточка, хороший вкус. В Крыму нет дикорастущей алычи и сортов алычи таврической – потомков этой культуры, разводимых в Малой Азии, куда она была завезена еще в античные времена и широко возделывается и в настоящее время.

Значительные отличия местных сортов алычи от дикорастущих форм послужили основанием для выделения сортов крупноплодной алычи в самостоятельные виды (Popov, 1929; Kovalev, 1955).

Однако более глубокое изучение представителей этих «видов», наряду с морфологическими, а также биологическими и генетическими признаками, особенно проявлением уровней межвидовой несовместимости, не позволяют считать это правильным. Изучение полиморфизма различных географических популяций алычи показало, что нет между ними барьеров несовместимости, которые всегда в различной степени проявляются при гибридизации представителей различных видов.

Алыча (*P. cerasifera*) является хорошим линнеевским видом: все его многообразие укладывается в систему внутривидовых таксонов в соответствии с предлагаемой классификацией (Eremin G.V., 2008) (табл. 2).

Алыча с успехом используется в селекции слив. Ее гибриды со сливой китайской, а также с другими диплоидными видами сливы стали промышленными сортами и выделены в новый гибридогенный культивенный вид – слива русская *Prunus × rossica* Eremin. (Eremin G.V., 2006; 2008). Сорта сливы русской районированы и получили распространение в южной зоне плодоводства России, а более зимостойкие – и в средней полосе России. Наиболее известны сорта 'Обильная', 'Десертная' селекции ГНБС, 'Кубанская Комета', 'Глобус',

Таблица 2. Классификация вида *Prunus cerasifera* Ehrh.**Table 2. Classification of *Prunus cerasifera* Ehrh.**

Русское название таксона	Латинское название таксона	Синонимы
1. Алыча типичная	<i>P. cerasifera</i> Ehrh. subsp. <i>cerasifera</i>	<i>P. divaricata</i> Ledeb., <i>P. myrobalana</i> Sumn., <i>P. myrobalana</i> Leis., <i>P. myrobalana</i> Petieca et Jurpin
2. Алыча восточная	<i>P. cerasifera</i> Ehrh. subsp. <i>orientalis</i> (M. Pop.) Erem. et Garcov.	<i>P. sogdiana</i> Vass., <i>P. orientalis</i> (M. Pop.) Kudr.
3. Алыча крупноплодная	<i>P. cerasifera</i> Ehrh. subsp. <i>macrocarpa</i> Erem. et Garcov.	
3.1. крымская	<i>P. cerasifera</i> Ehrh. subsp. <i>macrocarpa</i> Erem. et Garcov. var. <i>macrocarpa</i>	<i>P. praecox</i> Ryb.
3.2. грузинская	<i>P. cerasifera</i> Ehrh. subsp. <i>macrocarpa</i> Erem. et Garcov. var. <i>georgica</i> Erem. et Garcov.	<i>P. vahuschtii</i> Breg.
3.3. иранская	<i>P. cerasifera</i> Ehrh. subsp. <i>macrocarpa</i> Erem. et Garcov. var. <i>iranica</i> (Koval.) Erem. et Garcov	<i>P. iranica</i> Koval., <i>P. caspica</i> Koval. et Ekim., <i>P. nahitshevanica</i> S. Kudr.
3.4. армянская	<i>P. cerasifera</i> Ehrh. subsp. <i>macrocarpa</i> Erem. et Garcov. var. <i>nairica</i> (Koval.) Erem. et Garcov	
3.5. Писсарда	<i>P. cerasifera</i> Ehrh. subsp. <i>macrocarpa</i> Erem. et Garcov. var. <i>pissardii</i> Carr.	<i>P. pissardii</i> Bail.
3.6. таврическая	<i>P. cerasifera</i> Ehrh. subsp. <i>macrocarpa</i> Erem. et Garcov. var. <i>taurica</i> (Kost.) Erem. et Garcov.	

'Тек' селекции Крымской ОСС. Они обладают достаточно высокими потребительскими и консервными качествами плодов и устойчивостью к болезням (табл. 3).

Алыча всегда была одним из основных подвоев для косточковых плодовых культур. С переходом возделывания косточковых культур на технологии интенсивного типа роль подвоев возросла. При этом значение алычи только увеличилось, поскольку она является одним из основных доноров, необходимых для клоновых подвоев признаков адаптивности, способности к вегетативному размножению, отличной якорности корневой системы, отсутствия корневой поросли и хорошей совместимости с большинством сортов не только сливы, но и абрикоса, персика и миндаля. Алыча – один из основных исходных видов в селекции клоновых подвоев косточковых культур с использованием метода отдаленной гибридизации (Eremin G.V., Eremin V.G., 2015; Eremin V.G., 2018) (табл. 4).

Многие межвидовые гибриды алычи от скрещивания с видами других косточковых растений, как правило, бывают весьма адаптивными, а при участии в гибридизации слаборослых видов, таких как виды *P. pumila* L., *P. tomentosa* Thunb., *P. ulmifolia*, могут становиться карликовыми подвоями, легко приспосабливающимися к различным почвенно-климатическим условиям не только регионов России, но и зарубежных стран, где они уже начали широко использоваться в производстве, в частности Кубань 86, ВВА 1, ВСЛ 2, ЛЦ 52 и ряд других в США, Испании, Голландии, Турции и ряде других стран (Eremin V.G., 2018).

Таким образом, нами установлено, что все изучавшиеся генотипы алычи следует относить к одному виду –

Prunus cerasifera Ehrh. Предложена внутривидовая классификация вида, выделены подвиды:

subsp. *cerasifera* (алыча типичная);
subsp. *orientalis* (M. Pop.) Erem. et Garcov. (алыча восточная);
subsp. *macrocarpa* Erem. et Garcov. (алыча крупноплодная).

В пределах *P. cerasifera* subsp. *macrocarpa* var. *macrocarpa* выделены разновидности:

var. *macrocarpa* (типичная, или крымская);
var. *georgica* Erem. et Garcov. (грузинская);
var. *iranica* (Koval.) Erem. et Garcov. (иранская);
var. *nairica* (Koval.) Erem. et Garcov. (армянская);
var. *pissardii* Carr. (Писсарда);
var. *taurica* (Kost.) Erem. et Garcov. (таврическая).

В происхождении различных сортов алычи большое участие принимали ряд видов *Prunus*, особенно *P. salicina*, от которой культурная алыча унаследовала ряд признаков, в том числе более крупные размеры дерева, листа и плода. Эти признаки вместе с геномом алычи переданы и сливе домашней *P. domestica* L., что обусловило большие отличия *P. domestica* от амфидиплоидных гибридов *P. spinosa* × *P. cerasifera* с участием дикорастущих форм алычи.

В результате гибридизации сортов алычи с сортами сливы китайской и других диплоидных видов сливы и гибридов создан новый культивенный диплоидный вид – слива русская *P. × rossica*. Сорта сливы русской, выведенные на Крымской ОСС, обладают комплексом ценных признаков и составили основу сортимента этой культуры в России.

Таблица 3. Оценка качества плодов сортов сливы русской (*Prunus × rossica Erem.*) (Крымская ОСС – филиал ВИР)
 Table 3. Assessment of fruit quality in the cultivars of (*Prunus × rossica Erem.*) (Krymsk Experiment Breeding Station of VIBR)

Сорт	Происхождение	Качество плодов, балл				Химический состав	
		Масса плода, г	Срок созревания	Компот	Сок с мякотью	Сахар	Сахарный крахмал, %
Алмаз	Кубанская Комета × Апшарская №2	16,08	40,0	4,3	4,7	4,0	16,30
Гек	Скороплодная × Отличница	13,07	40,0	4,3	4,5	4,4	11,70
Глобус	Обильная × Гибрид 2 (Культурная Красная × Абрикос)	18,07	60,0	4,7	4,5	4,4	14,58
Десертная, к	Бербанк × Люша	28,07	30,0	4,8	4,4	4,2	13,11
Дынная	Гигант × алыча с.о.	12,07	45,0	4,8	4,6	4,5	12,70
Евгения	Обильная × Кубанская Комета	05,07	40,0	4,5	4,4	4,2	12,22
Июльская Роза	Кубанская Комета с.о.	21,06	30,0	4,4	4,2	4,4	4,5
Колонновидная	Гайавата × алыча с.о.	17,07	50,0	4,3	4,5	4,5	12,80
Кубанская Комета	Скороплодная × Пионерка	12,07	35,0	4,6	4,5	4,4	11,09
Найдена	Скороплодная × Десертная	11,07	36,0	4,5	4,3	4,4	12,30
Обильная, к	Бербанк × Люша	18,07	32,0	4,8	4,4	4,1	11,28
Подарок Сад-Гиганту	Гигант × алыча с.о.	25,08	30,0	4,4	4,8	4,5	16,53
Путешественница	Десертная с.о.	11,07	30,0	4,5	4,3	4,2	12,31
Шатер	Фибинг × алыча с.о.	11,07	45,0	4,4	4,3	4,1	11,00

Примечание: с.о. – от свободного опыления
 Note: с.о. – from free pollination

Таблица 4. Характеристики новых клоновых подвоев с участием *Prunus cerasifera* Ehrh.**Table 4. Characteristics of new clonal rootstocks developed with *Prunus cerasifera* Ehrh.**

Подвой	Происхождение	Сила роста	Способность размножаться одревесневшими черенками	Для каких культур предназначен
Алаб 1	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. armeniaca</i>	средняя	хорошая	слива, абрикос, персик
Бест	<i>P. pumila</i> × <i>P. cerasifera</i>	слабая	отличная	слива, абрикос, персик
BBA 1	<i>P. tomentosa</i> × <i>P. cerasifera</i>	слабая	хорошая	слива, персик
Зарево	(<i>P. americana</i> × <i>P. salicina</i>) × <i>P. cerasifera</i>	средняя	хорошая	слива, абрикос, персик
Кубань 86	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. persica</i>	сильная	отличная	слива, абрикос, персик
Спикер	(<i>P. pumila</i> × <i>P. salicina</i>) × <i>P. cerasifera</i>	слабая	отличная	слива, персик
Упрямец	<i>P. cerasifera</i> × <i>P. ulmifolia</i>	слабая	хорошая	слива
Фортуна	(<i>P. salicina</i> × <i>P. persica</i>) × <i>P. cerasifera</i>	средняя	хорошая	слива, персик
Эврика 99	(<i>P. pumila</i> × <i>P. salicina</i>) × <i>P. cerasifera</i>	средняя	отличная	слива, абрикос, персик

Большинство созданных на Крымской ОСС отечественных клоновых подвоев для сливы, персика, абрикоса и миндаля получены с использованием генотипов алычи.

Генетический потенциал вида *P. cerasifera* требует систематического изучения, что позволит с использованием выделяемых из его генофонда доноров селекционно значимых признаков создавать новые ценные сорта косточковых культур и клоновые подвой для них.

Работа выполнена на коллекции генетических ресурсов растений ВИР 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»

The research was performed on the VIR plant genetic resources collection within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0004 "Collections of vegetatively propagated crops (potato, fruit, berry and ornamental crops, grapes) and their wild relatives at VIR: studying and sustainable utilization".

References/Литература

Bogushevsky P.N., Victorovsky G.P. Myrobalan plum (Alycha). *Plodovye Srednego Tadzhikistana = Fruit Plants of Central Tajikistan*. 1935;(13):20-40. [in Russian] (Богушевский П.Н., Викторовский Г.П. Алыча. Плодовые Среднего Таджикистана. 1935;(13):20-40). Ekimov V.T. Myrobalan plum of Transcaucasia and the geo-

graphical variability of its features (Alycha Zakavkazya i geograficheskaya izmenchivost yeye priznakov). In: *Proceedings of the All-Union. Congress on Genetics, Plant Breeding, Seed Production and Livestock Breeding in Leningrad on January 10–16, 1929. Vol. 3 (Trudy Vsesoyuznogo syezda po genetike, selektsii, semenovodstvu i plemennomu zhivotnovodstvu v Leningrade 10–16 yanvarya 1929 g. T. 3)*. Leningrad; 1929. p.124-140. [in Russian] (Екимов В.Т. Алыча Закавказья и географическая изменчивость ее признаков. В кн.: *Труды Всесоюзного съезда по генетике, селекции, семеноводству и племенному животноводству в Ленинграде 10–16 января 1929 г. Т. 3*. Ленинград; 1929. С.124-140).

Eremin G.V. Detection of genetic relations between species in the genus *Prunus* L. when using them in breeding of stone fruit crops. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):250-258. [in Russian] (Еремин Г.В. Выявление генетических связей между видами рода *Prunus* L. При их использовании в селекции косточковых культур. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):250-258. DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-250-258)

Eremin G.V. Myrobalan plum (Alycha). Moscow: Kolos; 1969. [in Russian] (Еремин Г.В. Алыча. Москва: Колос; 1969).

Eremin G.V. *Prunus rossica* (Rosaceae), a new hybridogenous species. *Botanicheskii zhurnal = Botanical Journal*. 2006;91(9):1405-1411. [in Russian] (Еремин Г.В. *Prunus rossica* (Rosaceae) – новый гибридогенный вид. *Ботанический журнал*. 2006;91(9):1405-1411).

Eremin G.V. Remote hybridization of stone fruit plants (Otdalennaya gibridizatsiya kostochkovykh plodovykh rasteniy). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Еремин Г.В. Отдаленная гибридизация косточковых плодовых растений. Москва: Агропромиздат; 1985).

Eremin G.V. Systematization of stone fruit plants (Sistematika

- kostochkovykh plodovykh rasteniy). In: *Pomology: In 5 volumes. Vol. 3. Stone fruit crops (Pomologiya v 5-ti tomakh. T. 3. Kostochkovye kultury)*. Orel; 2008. p.15-20 [in Russian] (Еремин Г.В. Систематика косточковых плодовых растений. В кн.: Помология в 5-ти томах. Т. 3. Косточковые культуры. Орел; 2008. С.15-20).
- Eremin G.V., Eremin V.G. Use of the gene diversity of wild *Prunus* L. species in breeding of clonal rootstocks of stone fruit crops. *Proceedings of Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2015;176(4):416-428. [in Russian] (Еремин Г.В., Еремин В.Г. Использование генофонда дикорастущих видов рода *Prunus* L. в селекции клоновых подвоев косточковых культур. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2015;176(4):416-428. DOI: 10.30901/2227-8834-2015-4-416-428
- Eremin V.G. The use of wild-growing *Prunus* L. species in breeding adaptive dwarf rootstocks of peach. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):203-212. [in Russian] (Еремин В.Г. Использование дикорастущих видов *Prunus* L. в селекции слаборослых адаптивных подвоев персика. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):203-212). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-203-212
- Georgberidze I.A., Ioffe R.M., Shvangiradze I.Ya., Burmistrova N.D. Tkemali. *Trudy Vsesoyuznogo NII konservnoy promyshlennosti = Proceedings of the All-Union Research Institute of Canned Food Industry*. 1954;(4):118-125. [in Russian] (Георгберицзе И.А., Иоффе Р.М., Шванджирадзе И.Я., Бурмистрова Н.Д. Ткемали. *Труды Всесоюзного НИИ консервной промышленности*. 1954;(4):118-125).
- Khashba L.Kh. Myrobalan plum, assortment, and its culture in Abkhazia (Alycha, sortiment i kultura yeye v Abkhazii). Sukhumi; 1966. [in Russian] (Хашба Л.Х. Алыча, сортимент и культура ее в Абхазии. Сухуми; 1966).
- Kostina K.F. Cultivated myrobalan plum in Crimea (Kulturnaya alycha Kryma). *Works of the State Nikita Botanical Gardens*. 1946;24(1):3-13. [in Russian] (Костина К.Ф. Культурная алыча Крыма. *Труды ГНБС*. 1946;24(1):3-13).
- Kovalev N.V. Myrobalan plum in nature, agriculture and breeding (Alycha v prirode, kulture i selektsii). Tashkent; 1955. [in Russian] (Ковалев Н.В. Алыча в природе, культуре и селекции. Ташкент; 1955).
- Kupreishvili A.Yu. To the issue of lengthening the term for the production of canned food from tkemali fruits (K voprosu udlineniya sroka proizvodstva konserfov iz plodov tkemali). *Konservnaya i ovoshchesushilnaya promyshlennost = Canned Food and Vegetable Drying. Industry*. 1964;(8):29-31. [in Russian] (Купрейшивили А.Ю. К вопросу удлинения срока производства консервов из плодов ткемали. *Консервная и овощесушильная промышленность*. 1964;(8):29-31).
- Morikyan E.S. Myrobalan plum varieties in Ashtarak District and their biological characteristics (Sorta alychi Ashtarakskogo rayona i ikh biologicheskiye oso-bennosti). *Izvestiya selskokhozyaystvennykh nauk Ministerstva proizvodstva i zagotovok selkhozproduk-tov Armyanskoy SSR = News of Agricultural Sciences of the Ministry of Agricultural Production and Purveyance of Armenian SSR*. 1964;(11-12):120-128. [in Russian] (Морикян Э.С. Сорта алычи Аштаракского района и их биологические особенности. *Известия сель-*
- скохозяйственных Министерства производства и заготовок сельхозпродуктов Армянской ССР*. 1964;(11-12):120-128).
- Popov M.G. Wild fruit trees and shrubs of Central Asia (Dikiye plodovye derevya i kustarniki Sredney Azii). *Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding*. 1929;22:86-95. [in Russian] (Попов М.Г. Дикие плодовые деревья и кустарники Средней Азии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1929;22:86-95).
- Sedov E.N. (ed.). The program and methods for fruit, berry and nut crop breeding (Programma i metodika selektsii plodovyykh, yagodnykh i orekhoplodnykh kultur). Orel: VNIISPK; 1995. [in Russian] (Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н. Седова). Орел: ВНИИСПК; 1995).
- Sedov E.N., Ogoltsova T.P. (eds). Program and methodology of variety studies for fruit, berry and nut crops (Programma i metodika sortoizucheniya plodovyykh, yagodnykh i orekhoplodnykh kultur). Orel: VNIISPK, 1999. [in Russian] (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н Седова, Т.П. Огольцовой). Орел: ВНИИСПК; 1999).
- Vasilchenko I.T. What is a typical *Prunus divaricata* Ledeb. (Chto takoye tipichnaya *Prunus divaricata* Ledeb.). *Botanicheskiye materialy gerbariya BIN im. V.L. Komarova AN SSSR = Botanical Materials from the Herbarium of the V.L. Komarov Botanical Institute of the USSR Academy of Sciences*. 1959;(19):225-229. [in Russian] (Васильченко И.Т. Что такое типичная *Prunus divaricata* Ledeb. *Ботанические материалы гербария БИН им. В.Л. Комарова АН СССР*. 1959;(19):225-229).
- Vavilov N.I. Wild relatives of fruit trees in the Asian part of the USSR and the Caucasus and the problem of the origin of fruit trees (Dikiye rodichi plodovyykh derevьев aziatskoy chasti SSSR i Kavkaza i problema proiskhozdeniya plodovyykh derevьев). *Bulletin of Applied Botany, of Genetics and Plant Breeding*. 1931;26:85-107. [in Russian] (Вавилов Н.И. Дикие родичи плодовых деревьев азиатской части СССР и Кавказа и проблема происхождения плодовых деревьев. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 1931;26:85-107).
- Vermishyan A.M. Myrobalan plum (Alycha). In: *The fruits of Armenia. Vol. 1. (Plody Armenii. T. 1)*. Yerevan; 1958. p.161-175. [in Russian] (Вермишян А.М. Алыча. В кн.: *Плоды Армении. Т. 1*. Ереван; 1958. С.161-175).
- Yushev A.A., Sorokin N.A., Tikhonova O.A., Orlova S.Yu., Kislin E.N., Radchenko O.E., Pupkova N.A., Shlyavas A.V. The collection of fruit and berry plant genetic resources: preservation, replenishment, and study. Guidelines (Kollektsiya geneticheskikh resursov plodovyykh i yagodnykh rasteniy: sokhraneniye, popolneniye, izuchenie. Metodicheskiye ukazaniya). A.A. Yushev, I.G. Chukhina (eds). St. Petersburg: VIR; 2016. [in Russian] (Юшев А. А., Сорокин Н. А., Тихонова О. А., Орлова С. Ю., Кислин Е. Н., Радченко О. Е., Пупкова Н. А., Шлявас А. В. Коллекция генетических ресурсов плодовых и ягодных растений: сохранение, пополнение, изучение. Методические указания / под. ред. А.А. Юшева, И.Г. Чухиной). Санкт-Петербург: ВИР; 2016).
- Zapryagaeva V.I. Wild fruit plants of Tajikistan (Dikorastushchiye plodovye Tadzhikistana). Moscow; Leningrad: Nauka; 1964. [in Russian] (Запрягаева В.И. Дикорастущие плодовые Таджикистана. Москва; Ленинград: Наука; 1964).

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

Еремин Г.В. Роль алычи – *Prunus cerasifera* Ehrh. в происхождении, эволюции и совершенствовании сортимента косточковых плодовых растений. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):136-143. DOI:10.30901/2227-8834-2020-4-136-143

Eremin G.V. The role of *Prunus cerasifera* Ehrh. in the origin, evolution and improvement of stone fruit cultivars. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):136-143. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-136-143

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/10.30901/2227-8834-2020-4-136-143>

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 / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Eremin G.V. <https://orcid.org/0000-0001-9242-6786>

От редакции журнала:
работа приведена в авторской редакции.

Распространение крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.) и к. жгучей (*U. urens* L.) на территории Российской Федерации

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-144-155 

УДК 632.51:581.6:528.9(470)

Поступление/Received: 06.07.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Н. Н. ЛУНЕВА^{1*}, Т. Ю. ЗАКОТА¹, Ю. А. ФЕДОРОВА²

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
196608 Россия, г. Санкт-Петербург, Пушкин,
ш. Подбельского, 3
*  natalja.luneva2010@yandex.ru

² Уфимский институт биологии УФИЦ РАН,
450054 Россия, г. Уфа, пр. Октября, 69
 y.fedorova383@gmail.com

**Distribution of the common nettle
Urtica dioica L. and annual nettle *U. urens* L.
in the Russian Federation**

N. N. LUNEVA^{1*}, T. YU. ZAKOTA¹, Y. A. FEDOROVA²

¹ All-Russian Research Institute
of Plant Protection,
3 Shosse Podbel'skogo, Pushkin,
St. Petersburg, Pushkin 196608, Russia
*  natalja.luneva2010@yandex.ru

² Ufa Institute of Biology, UFRC RAS,
69 Oktyabrya Ave., Ufa 450054, Russia
 y.fedorova383@gmail.com

Являясь распространенными сорными растениями, два вида рода Крапива (*Urtica* L.) – крапива двудомная (*Urtica dioica* L.) и к. жгучая (*U. urens* L.) (сем. Urticaceae Juss.) – обладают многочисленными полезными свойствами, поэтому информация о территории их произрастания представляет практический и научный интерес. По материалам многочисленных научных публикаций, находящихся в открытом доступе, составлены карты ареалов этих видов на территории Российской Федерации. При картировании зон распространения видов растений использованы данные о частоте встречаемости объекта в отдельных административных выделах. Территории с показателями встречаемости отдельного вида крапивы «очень часто», «часто», «обыкновенно», «нередко» были объединены в одну территорию с характеристикой встречаемости «часто» – это зона оптимума вида. Аналогично была выделена зона пессимума вида – обобщенная территория областей, для которых в публикациях приводятся показатели встречаемости «очень редко», «редко», «нечасто», «спorадически». Зона пессимума включает территории, расположенные на севере ареала, которые характеризуются более влажными и прохладными условиями, чем в зоне оптимума вида. Также в зону пессимума входят территории, простирающиеся в южной части ареала, характеризующиеся более сухими и теплыми условиями по сравнению и с зоной оптимума, и с северной частью зоны пессимума. В связи с этим растения одного и того же вида, обитающие в разных частях ареала, приспособлены к разным гидротермическим условиям, что следует учитывать при отборе форм для дальнейшего возможного возделывания и использования.

Ключевые слова: сорные и полезные растения, картирование распространения, встречаемость, зоны оптимума и пессимума вида.

Two widespread weedy species of *Urtica* L. (Urticaceae Juss.), common nettle (*Urtica dioica* L.) and annual nettle (*U. urens* L.), possess many useful properties, so any information on their distribution is of practical interest. Numerous scientific publications with open access were used to map the areas of distribution for these species in the Russian Federation. While mapping the spatial arrangement of these taxa, the data on the frequency of their occurrence in separate administrative subdivisions of the country were employed. Areas where occurrences of an individual nettle species are scored as “very often”, “often”, “usually” or “often” were blended into one territory characterized with the “often” occurrence: this is the *optimum* zone for the species in question. Similarly, the *pessimum* zone for the species was identified as a combined territory of the areas where the occurrence was marked as “very rarely”, “rarely”, “infrequently” or “sporadically”. The *pessimum* zone included the areas located in the north of the range of species distribution: they are characterized by cooler and more humid environmental conditions than the *optimum* zone. The *pessimum* also incorporated the lands stretching in the southern part of the range: their environmental conditions are drier and warmer than those in both the *optimum* zone and the northern part of the *pessimum* zone. Therefore, plants of the same species, occurring in different parts of their area of distribution, are adapted to different hydrothermal conditions, which should be taken into account when selecting forms for further possible cultivation and use.

Key words: weedy and useful plants, distribution mapping, abundance, *optimum* and *pessimum* zones of distribution.

Введение

Рассматриваемые два вида из рода Крапива (*Urtica* L.) являются сорными растениями, однако они веками использовались в народной медицине, а также при окраске тканей и изготовлении веревок, для откорма птиц и сельскохозяйственных животных (Nettle dioi-

са..., 1983; Kregiel et al., 2018). Эти растения известны многими полезными (кормовыми, пищевыми, лекарственными, техническими) свойствами, поэтому являются сырьем для фармацевтической, пищевой, текстильной, косметической и других отраслей промышленности. В некоторых европейских странах (Германия, Швеция, Беларусь, Литва, Латвия и др.) и в США выращива-

ние крапивы как кормовой культуры приобретает все большие масштабы (Agrostory..., 2019).

Картирование распространения видов сорных растений на территории нашей страны впервые было реализовано в виде карт атласа (Volkov, 1935) и более масштабно продолжено в начале третьего тысячелетия в виде интерактивного продукта «Агробиологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения» (Afonin et al., 2008a), но распространение вышеуказанных видов крапивы как сорных растений, не входящих в число доминирующих в агрофитоценозах, не было в нем представлено. Ранее была создана точечная карта распространения крапивы двудомной (*Nettle dioica*..., 1983).

В последнее время осуществляется построение карт распространения видов сорных растений с детализацией зоны общего распространения на зоны частой и редкой встречаемости вида (Luneva, Fedorova, 2017, 2018, 2020). Целью исследования является изучение по находящимся в открытом доступе научным источникам распространения двух видов крапивы и последующая визуализация результатов анализа с отражением на карте двух зон частоты встречаемости вида. Достоверность отображения картографического материала обусловлена использованием обширной информации из научных публикаций.

Материалы и методы

Для составления карт использованы материалы научных публикаций, перечисленных в данной статье в разделе «Результаты». Градация, обычно применяемая в научных источниках для оценки встречаемости вида: «очень редко» – вид регистрировался всего один раз или известен только из одного пункта (иногда из нескольких мест в одном пункте или в одном пункте найден в разные годы); «редко» – вид известен из 2–5 пунктов; «довольно редко» – вид известен из 6–20 пунктов; «нередко» – вид обнаружен в 1/4 или 1/3 пригодных (для произрастания данного вида – авт. статьи) биотопов; «часто» – встречается на 1/3–2/3 пригодных биотопов; «обыкновенно» – повсеместно встречающиеся и обычно массовые виды (Kravchenko, 2000, 2007). Другие авторы оценивали частоту встречаемости по пятибалльной шкале: 1 – часто; 2 – спорадически; 3 – изредка; 4 – редко; 5 – очень редко (Kulikov, 2010). Во многих научных источниках указана частота встречаемости видов, но не приведены шкалы, которыми пользовались авторы (Tzvelev, 2000; Placksina, 2001; Schmidt, 2005; Ryabinina, 2009; и др.). В ряде источников частота встречаемости видов не указана, поэтому для таких областей приходилось ориентироваться на аналогичные по тепло- и влагообеспеченности области, в публикациях по которым была указана частота встречаемости видов (Tubshinova, 2001; Krasnikov, 2003; Timokhina, 2007; и другие). При штриховке участка карты, соответствующего территории каждой области согласно этой градации, возможна «пестрота», обуславливающая трудность в восприятии картографической информации. Кроме того, из-за несовпадения или отсутствия шкал нельзя говорить о совпадении градаций частоты встречаемости в понимании разных авторов. Поэтому территории областей, где вид, по данным публикаций, характеризуется показателями встречаемости «очень часто», «часто» «обыкновенно», «нередко»

были объединены в террииторию с показателем «часто», а территории областей, где вид характеризуется показателями встречаемости «очень редко», «редко», «довольно редко», «спорадически», объединены в террииторию с показателем «редко» и выделены двумя видами штриховки. Построение карт осуществлялось с использованием программы IDRISI Selva 17.0 (Clark Labs, 2013). Полученные карты векторизованы в программе MapInfo 16.0 (Pitney Bowes Software, 2016).

Результаты

Крапива двудомная *Urtica dioica* L. – это многолетнее двудомное травянистое растение с длинным корневищем (Nikitin, 1983). Произрастает во влажных лесах, в то же время – распространенное сорное растение, большей частью рудеральное, но также встречается как сегетальное сорное растение в посевах многолетних трав, яровых зерновых культур, на пастбищах, в огородах, садах (Minyaev, 1970; Shlyakova, 1972; Geltman, 2014). Поднимается в горы до 2600 м н. у. м. (Portenier, 2012).

Зона распространения крапивы двудомной на территории РФ довольно обширна и простирается от Мурманской области до Средней Сибири, а как заносный данный вид крапивы отмечен в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке. Территория оптимума вида, где уровень встречаемости высок, расположена на европейской части в Калининградской области (Gubareva et al., 1999), на европейском севере: в Мурманской (Avrorin, 1966), Архангельской (Schmidt, 2005) областях, Республике Карелия (Kravchenko, 2007), в областях Северо-Западного региона (Ленинградской, Псковской, Новгородской) (Minyaev, 1970; Tzvelev, 2000; Geltman, 2006; Krupkina, 2009), Вологодской области (Orlova, 1997; Shpileina, 2018). На территории Северо-Востока европейской части РФ зона частой встречаемости этого вида занимает большую часть Республики Коми (Martynenko, Gruzdev, 2005), кроме самого Крайнего Севера (Dorogostayskaya, 1972), Кировскую область (Klirosova, 1975), Республику Удмуртия (Baranova, Puzyrev, 2012), западную часть Пермской области (Ovesnov, 1977) и Пермского края (Kozminykh, 2007).

Крапива двудомная часто встречается в областях Средней России: Брянской (Bosek, 1975), Владимирской (Vakhromeev, 2002), Тверской (Shlyakova, 1972), Ярославской (Semenova, 1961), Ивановской, Костромской (Alyavdina, Vinogradova, 1972), Калужской (Reshetnikova et al., 2010), Смоленской (Bulokhov, Velichkin, 1998), Московской (Voroshilov, 1966), Орловской (Elenovsky, Radygina, 2005), Тульской (Sheremeteva et al., 2008), Рязанской (Kazakova, 2004), Пензенской (Vasjukov, 2004); в Центрально-Черноземном регионе – Курской (Poluyanov, 2005), Белгородской (Elenovsky et al., 2004), Липецкой (Aleksandrova et al., 1996), Воронежской (Grigorievskaya et al., 2016), Тамбовской областях (Sukhorukov, 2010); в Волго-Вятском районе Нечерноземной зоны – в Республиках Марий-Эл (Abramov, 1995), Мордовия (Pismarkina, 2010), Чувашия (Gafurova, 2014), и в Нижегородской области (Averkiev D., Averkiev V., 1985); в Волго-Уральском регионе – Республиках Башкирия (Minibaev, 1988), Татарстан (Bakin et al., 2000), а также Ульяновской (Blagoveshchensky, Rakov, 1994), Самарской (Placksina, 2001) и Оренбургской (Ryabinina, 2009) областях; в областях Нижнего Поволжья – Саратовской (Elenovsky et al. 2009), Волгоградской (Obidina, 1984).

На юге европейской части РФ крапива двудомная часто встречается на большей части Ростовской (Obidina, 1984), Астраханской (Laktionov, 2009) областей, в северной части Республики Калмыкия (Baktasheva, 2012), во всех районах Ставропольского края, кроме северо-востока (Ivanov, 1997), в Краснодарском крае (Novosad, 1992), в горных районах Дагестана (Murtazaliev, 2009) и Северного Кавказа (Galushko, 1978). Довольно обычное растение на территории Республики Крым (Shalyt, 1972; Yena, 2012). Зона, где крапива двудомная встречается редко, охватывает жаркие и сухие территории: восточные районы Ростовской области (Obidina, 1984), северные районы Ставрополья (Ivanov, 1997), Дагестана (Murtazaliev, 2009), большую часть Республики Калмыкия (Baktasheva, 2012).

За Уралом крапива двудомная встречается часто на всей территории Свердловской (Govorukhin, 1937; Valandin, 1994) и Челябинской (Kulikov, 2010) областей. В Западной Сибири зона оптимума крапивы двудомной простирается во всех районах Тюменской области (Yermilov, 1961) и всех районах Ханты-Мансийского автономного округа (Krasnoborov, 2006), в южной части Ямало-ненецкого автономного округа (Geltman, 1992a), в Курганской (Naumenko, 2008), Омской (Geltman, 1992a), Томской (Vyltsan, 1994), Новосибирской (Krasnikov, 2000), Кемеровской (Yakovleva, 2001) областях, во всех районах Алтайского края (Krasnikov, 2003) и Республики Алтай (Krasnoborov, 2012). На территории Средней Сибири зона частой встречаемости крапивы двудомной охватывает Красноярский край (Chernov, 1963), Республики Хакасия (Geltman, 1992a) и Тыва (Timokhina, 2007). В Восточной Сибири крапива двудомная встречается на всей территории Иркутской области (Malyshev, 2008), в Бурятии (Tubshinova, 2001; An-

dreeva et al., 2003), в Забайкалье (Bobrov et al., 1937) и в западной части Читинской области (Malyshev, Peshkova, 1984). На территории Республики Саха (Якутия) этот вид является заносным и встречается редко в западных и центральных районах (Tolmachev, 1974), не указан для флоры тундровой зоны Якутии (Egorova et al., 1991), но часто заносится вдоль рек в Арктику (Dorogostayskaya, 1972).

На территории Дальнего Востока крапива двудомная отсутствует в Амурской области (Abramova et al., 1981; Veklich, 2009) и Еврейском автономном округе (Belaya, Morozov, 1995), а как заносный вид встречается крайне редко на территории Камчатки (Belaya, 1981), Магаданской области (Lysenko, 2012), Хабаровского и Приморского краев (Geltman, 1992b).

Оригинальная карта распространения крапивы двудомной на территории России составлена впервые по опубликованным в открытой печати данным. Поскольку объект не входит в число доминирующих в агроценозах видов, для него не выделяются зоны вредоносности, но указываются регионы, где вид является обычным и где встречается редко (рис. 1).

В представленных ниже литературных источниках в качестве мест произрастания однолетнего вида крапивы жгучей *Urtica urens* L. приводятся вторичные, нарушенные местообитания. Можно встретить крапиву жгучую в садах и огородах (Skvortsov, 2004; Poluyanov, 2005), а также и в полях, но реже (Geltman, 2006, 2014). Крапива жгучая, как и крапива двудомная, является лекарственным, витаминным, кормовым, овощным растением. В степной зоне встречается гораздо реже, чем в лесной и лесостепной, произрастающая главным образом в увлажненных местообитаниях в населенных пунктах, вдоль дорог, во дворах, вдоль заборов, в агрофито-

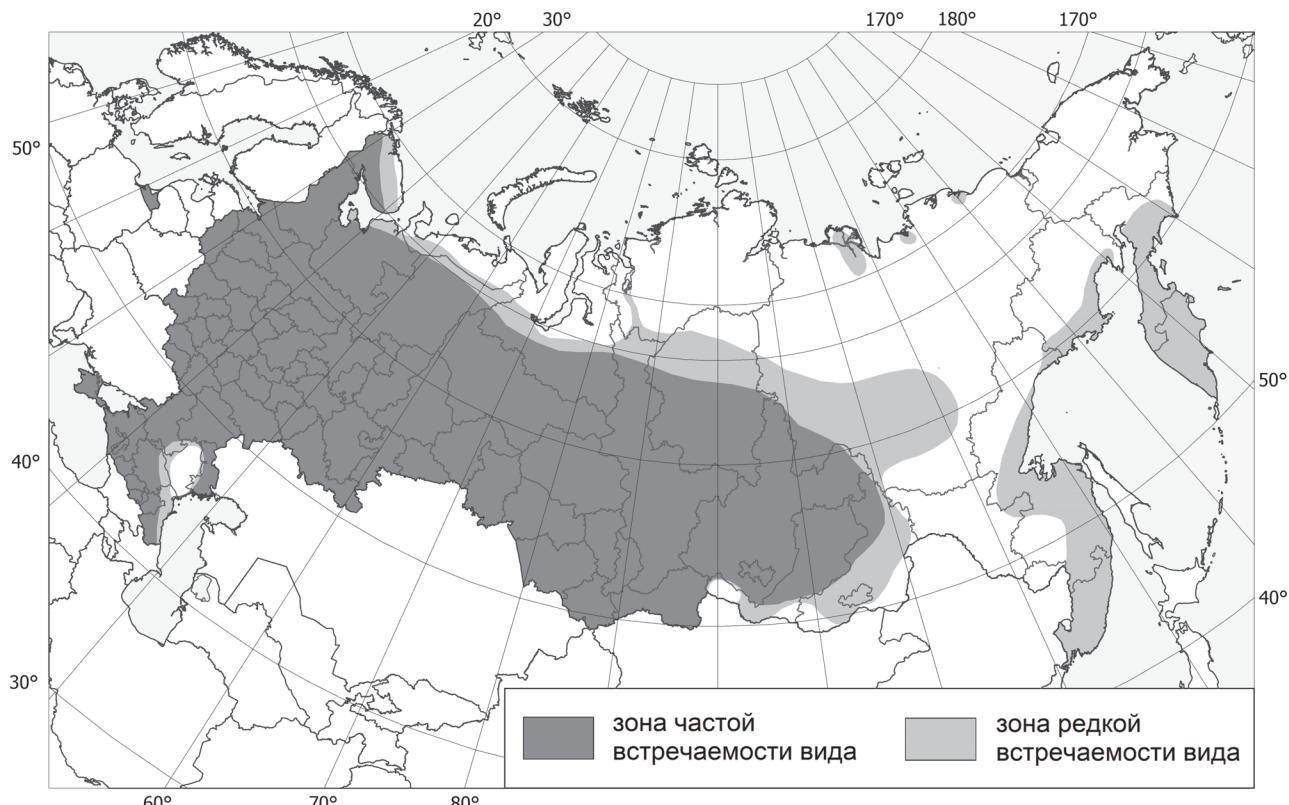


Рис. 1. Распространение крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.) на территории России

Fig. 1. Distribution of common nettle (*Urtica dioica* L.) in Russia

ценозах большей частью пропашных культур (Klirossova, 1975; Nikitin, 1983).

Зона оптимального произрастания крапивы жгучей расположена в анклаве на территории Калининградской области (Gubareva et al., 1999), а на территории европейской части РФ – на всей территории Мурманской области (Avrorin, 1966), где давно признана злостным сорным растением полей (Shlyakova, 1958), что позднее подтверждает Е. В. Дорогостайская (Dorogostayskaya, 1972). Указывается как очень часто встречающееся растение в Архангельской области (Schmidt, 2005), Республике Карелия, особенно в южной части (Kravchenko, 2007), а также на территории областей Северо-Западного региона (Tzvelev, 2000) – Ленинградской (Geltman, 2006), Псковской (Minyaev, 1970), Новгородской (Krupkina, 2009), Вологодской (Orlova, 1997). На территории Северо-Востока европейской части РФ зона частой встречаемости этого вида занимает южную часть Республики Коми (Martynenko, Gruzdev, 2005), Кировскую область (Klirossova, 1975), Республику Удмуртия (Baranova, Puzyrev, 2012), западную часть Пермской области (Ovesnov, 1977) и Пермского края (Kozminykh, 2007). К этой же зоне относятся области Средней России: Тверская (Notov, 2009), Ярославская (Semenova, 1961), Ивановская, Костромская (Alyavdina, Vinogradova, 1972), Смоленская (Bulokhov, Velichkin, 1998), Калужская (Reshetnikova et al., 2010), Московская (Voroshilov, 1966), Владимирская (Vakhromeev, 2002), Нижегородская (Averkiev D., Averkiev V., 1985), Брянская (Bosek, 1975), Орловская (Elenevsky, Radygina, 2005), Тульская (Sheremeteva et al., 2008), Рязанская (Kazakova, 2004), Пензенская (Vasjukov, 2004); области Центрально-Черноземного региона – Курская (Poluyanov, 2005), Белгородская (Elenevsky et al., 2004), Липецкая (Aleksandrova et al., 1996), Воронежская (Grigorjevskaya et al., 2016), Тамбовская (Sukhorukov, 2010); территория Волго-Уральского региона – Республика Башкирия (Minibaev, 1988), Татарстан (Bakin et al., 2000), Марий Эл (Abramov, 1995), Мордовия (Pismarkina, 2010) и Чувашия (Gafurova, 2014), а также Ульяновская (Blagoveshchensky, Rakov, 1994), Самарская (Placksina, 2001) и Оренбургская (Ryabinina, Knyazev, 2009) области; области Нижнего Поволжья – Саратовская (Elenevsky et al. 2009), Волгоградская (Obidina, 1984). На юге европейской части РФ крапива жгучая распространена на большей части Ростовской области (Obidina, 1984).

Зона распространения крапивы жгучей, где этот вид встречается редко, охватывает на севере европейской части РФ северную часть Коми (Dorogostayskaya, 1972), а в Предуралье это северо-восточная часть Пермской области (Ovesnov, 1977).

В южных регионах РФ крапива жгучая встречается редко на севере Астраханской области (Laktionov, 2009) и в дельте Волги (Losev et al., 2008), на севере Калмыкии (Baktasheva, 2012), в горных районах Дагестана (Murtazaliev, 2009), в западной части Ставропольского края (Ivanov, 1997), в Краснодарском крае (Novosad, 1992) и в Крыму (Shalyt, 1972; Yena, 2012).

За Уралом крапива жгучая встречается часто в южной части Свердловской области (Govorukhin, 1937) и на всей территории Челябинской (Kulikov, 2010), а редко – в Северо-Восточной части Свердловской области (Balandin, 1994).

В Западной Сибири крапива жгучая встречается часто на территории Тюменской области (Yermilov,

1961) и южной части Ханты-Мансийского автономного округа (Krasnoborov, 2006), произрастающая вдоль дорог и улиц, по дворам и огородам. На большей части Ханты-Мансийского и в антропогенно слабее освоенном Ямало-Ненецком автономном округе этот вид встречается редко (Geltman, 1992a; Krasnoborov, 2006). Зона оптимального произрастания простирается к югу и юго-востоку от Тюменской области, на территорию Курганской (Naumentko, 2008), Омской (Geltman, 1992a), Томской (Vyltsan, 1994), Новосибирской (Krasnikov, 2000), Кемеровской (Yakovleva, 2001) областей, Алтайского края (Krasnikov, 2003) и северной части Республики Алтай (Krasnoborov, 2012). В южной части республики Алтай этот вид встречается редко.

В Средней Сибири расположена зона редкой встречаемости крапивы жгучей, которая охватывает Красноярский край (Cherepkin, 1963), Республику Хакасия (Geltman, 1992a), отдельные районах Республики Тыва (Timokhina, 2007). «Белые пятна» на карте территории Республики Алтай и Тыва, означающие, что там крапива жгучая не произрастает, характеризуются более холодным и влажным климатом (сумма активных температур (CAT) выше +5°C составляет около 850°C, ГТК 2,5–3,5) (Afonin, 2008b, 2008c), чем на близлежащих территориях, где указано произрастание этого вида с показателями частоты встречаемости «редко» (аналогичная CAT составляет около 1700°C, ГТК 0,5–1,5).

В Восточной Сибири крапива жгучая изредка встречается в Иркутской области (Malyshev, 2008) и в Бурятии на восточном побережье Байкала (Tubshinova, 2001). Для Забайкалья крапива жгучая не указана (Geltman, 1992a; Malyshev, Peshkova, 1984). На территории Республики Саха (Якутия) этот заносный вид встречается редко и ранее приводился для центральных, западных и северных районов (Tolmachev, 1974). Однако позже крапива жгучая не была указана для флоры тундровой зоны Якутии (Egorova et al., 1991). Также Е. В. Дорогостайская (Dorogostayskaya, 1972) пишет, что крапива жгучая на Крайний Север заносится не часто.

На Дальнем Востоке крапива жгучая представляет собой заносный натурализовавшийся вид, который изредка встречается по освоенным человеком территориям в Амурской области (Vorob'ev, 1966), Еврейской автономной области (Belyaev, Morozov, 1995), южной части Хабаровского края (Shlotgauer, 2001), Приморском крае (Nechaeva, 1993), а также занесен на север Сахалина (Chernyaeva, 1974).

Оригинальная карта распространения крапивы жгучей на территории России составлена впервые по опубликованным данным. Крапива жгучая не является доминирующим в агроценозах видом, поэтому для нее не выделяются зоны вредоносности, но зона распространения подразделяется на регионы, где вид является обычным и где встречается редко (рис. 2).

Обсуждение

Рассмотренные два вида – крапива двудомная и к. жгучая – из всех видов рода Крапива наиболее приспособлены к распространению на антропогенных местообитаниях (Lazarev, Markova, 2008), в том числе на сельскохозяйственных угодьях, где попадают в поле зрения специалистов по защите растений. Крапива двудомная является обычным растением в умеренной зоне обоих полушарий, где произрастает в тенистых влажных лесах, откуда переселяется на вторичные ме-

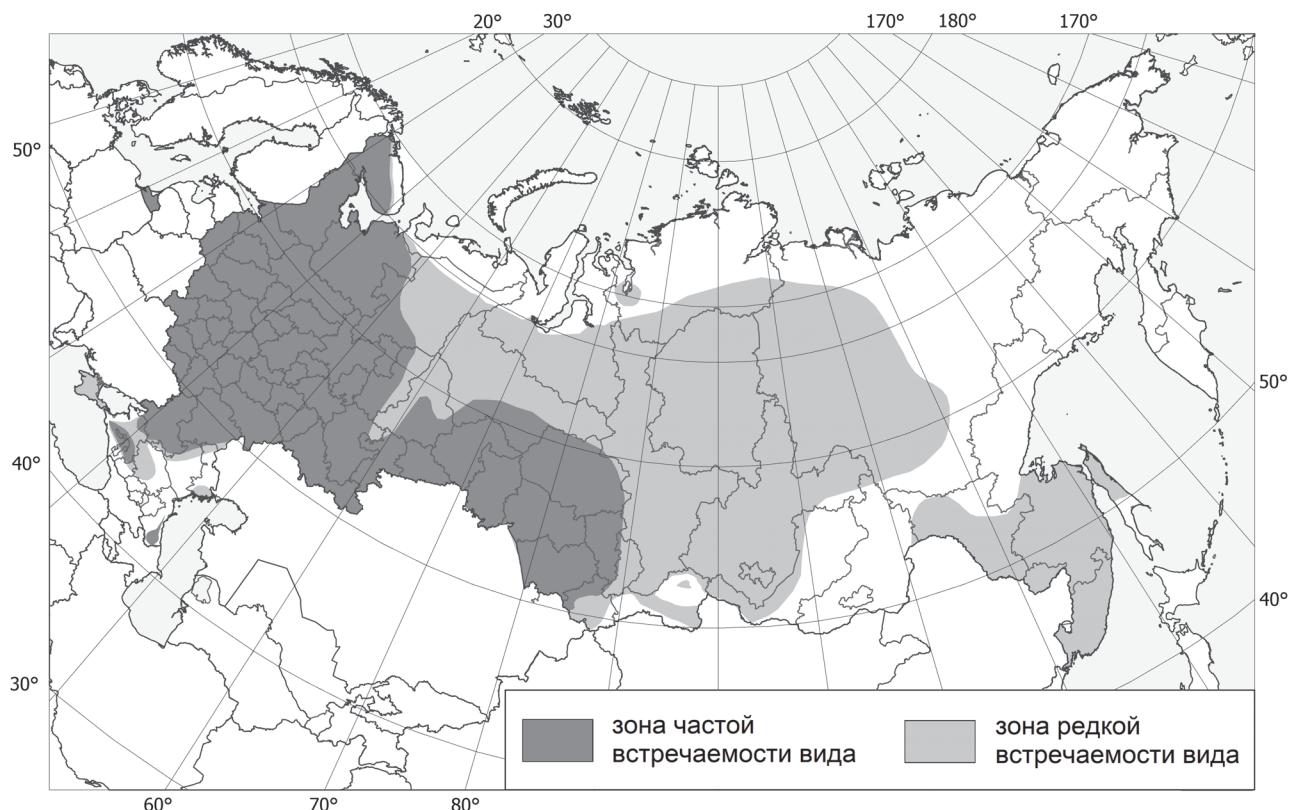


Рис. 2. Распространение крапивы жгучей (*Urtica urens* L.) на территории России

Fig. 2. Distribution of annual nettle (*Urtica urens* L.) in Russia

стообитания (Yarmolenko, 1936). В целом местообитания крапивы двудомной характеризуются более увлажненной и кислой почвой, меньшей освещенностью (*Urtica dioica*..., 2007-2020; *Urtica urens*..., 2007-2020). Крапива жгучая является растением преимущественно трансформированных местообитаний. В отличие от крапивы двудомной, которая за пределами лесов тяготеет к рудеральным местообитаниям, крапива жгучая является сегетально-рудеральным видом (Lazarev, Markova, 2008).

Оба вида крапивы распространяются в восточном направлении посредством антропогенного заноса на вторичные местообитания, в том числе и на Крайний Север, расселяясь вдоль рек и по населенным пунктам.

Зоны общего распространения двух видов крапивы довольно близки, за исключением отдельных районов Дальнего Востока, где крапива двудомная представлена, а жгучая – нет. Основные различия географического распространения наблюдаются в конфигурации зоны, характеризующейся показателями встречаемости «часто», которая у крапивы жгучей, начиная с территории Урала, тяготеет к южным регионам, а также охватывает часть Приморского и Хабаровского краев. Показатели суммы активных температур, так же как и гидротермического коэффициента, для обоих видов крапивы свидетельствуют о том, что фактор теплообеспеченности территории распространения более значим для крапивы жгучей, чем двудомной (таблица).

Таблица. Гидротермические показатели зон распространения крапивы двудомной и к. жгучей на территории РФ

Table. Climatic values for the areas of common and annual nettle distribution across the Russian Federation

Названия видов / Names of species	Зоны распространения, характеризующиеся показаниями частоты встречаемости (средний показатель для зоны): / Distribution zoning according to different frequencies of occurrence (mean for a zone):			
	Часто / Often		Редко / Rarely	
	Гидротермический коэффициент ГТК	Сумма активных температур выше +5°C САТ	Гидротермический коэффициент ГТК	Сумма активных температур выше +5°C САТ
Крапива двудомная	0,37	1027	0,35	846
Крапива жгучая	0,55	1320	0,46	925

Зоны пессимума характеризуются различными гидротермическими условиями: расположенные к северу от «зоны оптимума» характеризуются более влажными и прохладными условиями, а простирающиеся к югу от «зоны оптимума» характеризуются более сухими и теплыми условиями, чем в «зоне оптимума».

Заключение

В зоне, характеризующейся показателями встречаемости «часто», возможность проникновения этих видов крапивы в состав агрофитоценозов гораздо выше, чем на остальной территории распространения видов, и, хотя виды крапивы не доминируют в агрофитоценозах, в совокупности с другими недоминирующими видами они способны увеличивать показатели засоренности посевов. С этой точки зрения карты распространения крапивы двудомной и жгучей представляют собой ценный документ для специалистов по защите сельскохозяйственных растений от воздействия сорных.

Представленные карты с обозначением зон оптимума и пессимума, в которых отбираются естественным путем формы, отличающиеся по приуроченности к разным гидротермическим условиям произрастания, также будут полезны при отборе форм для последующего использования и возможного возделывания.

Построение карт распространения этих видов способствовало выявлению гидротермических показателей, лимитирующих распространение видов в северном и южном направлениях, что, в свою очередь, позволяет ввести эти данные в эколого-географический анализ для нужд фитосанитарного районирования территории РФ в отношении сорных растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 19-016-00135).

The research was performed with financial support from the Russian Foundation for Basic Research (Grant No. 19-016-00135).

References / Литература

- Abramov N.V. *Conspectus florae of the Republic of Mari El (Konspekt flory Respubliki Mariy El)*. Yoshkar-Ola: Mari State University; 1995. [in Russian] (Абрамов Н.В. Конспект флоры Республики Марий Эл. Йошкар-Ола: Марийский Государственный университет; 1995).
- Abramova L.I., Gordienko P.V., Gubanov I.A., Ignatov M.S., Novikov V.S., Petelin D.A., Petrova O.A., Sviridov A.V., Tarasov K.L., Tolpysheva T.Yu. Flora and vegetation of the Tukuringra Range (Amur Province) (Flora i rastitelnost khrebtta Tukuningra [Amurskaya oblast]). Moscow: MSU; 1981. [in Russian] (Абрамова Л.И., Гордиенко П.В., Губанов И.А., Игнатов М.С., Новиков В.С., Петелин Д.А., Петрова О.А., Свиридов А.В., Тарасов К.Л., Толпышева Т.Ю. Флора и растительность хребта Тукурингра (Амурская область). Москва: МГУ; 1981).
- Afonin A.N., Greene S.L., Dzyubenko N.I., Frolov A.N. (eds). Interactive Agricultural Ecological Atlas of Russia and Neighboring Countries. Economic Plants and their Diseases, Pests and Weeds [Online version 2.0]. 2008a. [in Russian] (Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения / под ред. А.Н. Афонина, С.Л. Грине, Н.И. Дзюбенко, А.Н. Фролова. [Интернет-версия 2.0]. 2008a). URL: <http://www.agroatlas.ru> [дата обращения: 22.10.2020].
- Afonin A.N., Li Y.S., Lipiyainen K.L., Tsepelev V.Y. Effective heat sums above 5°C (Summa effektivnykh temperatur vyshe 5°C). Agroecological Atlas of Russia and Neighboring Countries: Economic Plants, and their Diseases, Pests and Weeds [Online version 2.0]. 2008b. [in Russian] (Афонин А.Н., Ли Ю.С., Липияйнен К.Л., Цепелев В.Ю. Сумма активных температур выше 5°C. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения [Интернет-версия 2.0]. 2008b). URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/Climatic_maps/Sum_t/Sum_t5/index.html [дата обращения: 22.10.2020].
- Afonin A.N., Li Y.S., Lipiyainen K.L., Tsepelev V.Y. Selyaninov's Hydrothermic Coefficient (HTC) for Plant Growing Seasons (Gidrotekhnicheskiy koefitsiyent Selyaninova [GTK] za vegetatsionny period). Agroecological Atlas of Russia and Neighboring Countries: Economic Plants, and their Diseases, Pests and Weeds [Online version 2.0]. 2008c. [in Russian] (Афонин А.Н., Ли Ю.С., Липияйнен К.Л., Цепелев В.Ю. Гидротермический коэффициент Селянина (ГТК) за вегетационный период. Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения [Интернет-версия 2.0]. 2008c). URL: http://www.agroatlas.ru/ru/content/Climatic_maps/GTK/GTK/index.html [дата обращения: 22.10.2020].
- Agrostory. Nettle: prospects and rules of its cultivation (Krapiva, perspektiv i pravila yeye vyrashchivaniya). 2019. [in Russian] (Agrostory. Крапива, перспективы и правила ее выращивания. 2019. URL: <https://agrostory.com/info-centre/agronomists/krapiva-perspektivu-i-pravila-eye-vyrashchivaniya/>) [дата обращения: 22.10.2020].
- Aleksandrova K.I., Kazakova M.V., Novikov V.S., Rzhevskaya N.A., Tikhomirov V.N. Flora of Lipetsk Province (Flora Lipetskoy oblasti). Moscow: Argus; 1996. [in Russian] (Александрова К.И., Казакова М.В., Новиков В.С., Ржевская Н.А., Тихомиров В.Н. Флора Липецкой области. Москва: Аргус; 1996).
- Alyavdina K.P., Vinogradova V.P. Identification key to plants (Opredelitel rasteniy). Yaroslavl: Upper Volga Book Publishes; 1972. [in Russian] (Алявдина К.П., Виноградова В.П. Определитель растений. Ярославль: Верхне-Волжское книжное издательство; 1972).
- Andreeva E.B., Stepanov N.V., Sonnikova A.E., Belik O.V. Flora of the Sayan Mountains (Flora Sayan). Krasnoyarsk: Krasnoyarsk State University; 2003. [in Russian] (Андреева Е.Б., Степанов Н.В., Сонникова А.Е., Белик О.В. Флора Саян. Красноярск: Красноярский государственный университет; 2003).
- Averkiev D.S., Averkiev V.D. Identification key to plants in Gorky Province (Opredelitel rasteniy Gorkovskoy oblasti). 2nd ed. Gorky: Volga-Vyatka Book Publishers; 1985. [in Russian] (Аверкиев Д.С., Аверкиев В.Д. Определитель растений Горьковской области. 2-е изд. Горький: Волго-Вятское книжное издательство; 1985).
- Avrorin N.A. Fam. XXVI. Nettles – Urticaceae Lindl. (Sem. XXVI. Krapivnye – Urticaceae Lindl.). In: A.I. Poyarkova (ed.). Flora of Murmansk Province. Vol. 3

- (*Flora Murmanskoj oblasti. T. 3*). Moscow; Leningrad: Nauka; 1956. p.132-140. [in Russian] (Аворин Н.А. Сем. XXVI. Крапивные – *Urticaceae* Lindl. В кн.: *Флора Мурманской области. Т. 3* / под ред. А.И. Поярковой. Москва; Ленинград: Наука; 1956. С.132-140).
- Bakin O.V., Rogova T.V., Sitnikov A.P. Vascular plants of Tatarstan (Sosudistye rasteniya Tatarstana). Kazan: Kazan State University; 2000. [in Russian] (Бакин О.В., Рогова Т.В., Ситников А.П. Сосудистые растения Татарстана. Казань: Казанский государственный университет; 2000).
- Baktasheva N.M. *Conspectus floriae of Kalmykia* (Konspekt flory Kalmykii). Elista: Kalmyk State University; 2012. [in Russian] (Бакташева Н.М. Конспект флоры Калмыкии. Элиста: Калмыцкий государственный университет; 2012).
- Balandin S.V. Fam. 42. *Urticaceae* Juss. – Nettles (Sem. 42. *Urticaceae* Juss. – Крапивные). In: P.L. Gorchakovskiy (ed.). *Identification key to vascular plants of the Middle Urals (Opredelitel sosudistyk rasteniy Srednego Urala)*. Moscow: Nauka; 1994. p.161-162. [in Russian] (Баландин С.В. Сем. 42. *Urticaceae* Juss. – Крапивные. В кн.: *Определитель сосудистых растений Среднего Урала* / под ред. П.Л. Горчаковского. Москва: Наука; 1994. С.161-162).
- Baranova O.G, Puzyrev A.N. *Conspectus floriae of the Udmurt Republic (vascular plants)*: A monograph (Konspekt flory Udmurtskoj respubliki [sosudistye rasteniya]: Monografiya). Izhevsk: Institute of Computer Research; 2012. [in Russian] (Баранова О.Г., Пузырев А.Н. Конспект флоры Удмуртской республики (сосудистые растения): Монография. Ижевск: Институт компьютерных исследований; 2012).
- Belya G.A. Fam. Nettles – *Urticaceae* (Sem. Krapivnye – *Urticaceae*). In: S.S. Kharkevich, S.K. Cherepanov (eds). *Identification key to vascular plants in Kamchatka Province (Opredelitel sosudistyk rasteniy Kamchatskoy oblasti)*. Moscow: Nauka; 1981. p. 73-74. [in Russian] (Белая Г.А. Сем. Крапивные – *Urticaceae*. В кн.: *Определитель сосудистых растений Камчатской области* / под ред. С.С. Харкевича, С.К. Черепанова. Москва.: Наука; 1981. С 73-74).
- Belya E.A., Morozov V.L. *Conspectus floriae of vascular plants in the Jewish Autonomous Region* (Konspekt flory sosudistyk rasteniy Yevreyskoy avtonomnoy oblasti). Birobidzhan: ICARP FED RAS; 1995. [in Russian] (Белая Е.А., Морозов В.Л. Конспект флоры сосудистых растений Еврейской автономной области. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН; 1995).
- Blagoveshchensky V.V., Rakov N.S. *Conspectus floriae of higher vascular plants in Ulyanovsk Province* (Konspekt flory vysshikh sosudistyk rasteniy Ulyanovskoy oblasti). Ulyanovsk: Branch of MSU; 1994. [in Russian] (Благовещенский В.В., Раков Н.С. Конспект флоры высших сосудистых растений Ульяновской области. Ульяновск: Филиал МГУ; 1994).
- Bobrov B.G., Ilyin M.M., Lozina-Lozinskaya A.S., Nazarov M.I., Palibin I.V., Yarmolenko A.V. Flora of the Trans-Baikal Region (Flora Transbaykalya). 3rd issue. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1937. [in Russian] (Бобров Б.Г., Ильин М.М., Лозина-Лозинская А.С., Назаров М.И., Палибин И.В., Ярмоленко А.В. Флора Забайкалья. Выпуск 3. Москва; Ленинград: АН СССР; 1937).
- Bosek P.S. Plants of Bryansk Province. Reference book (Rasteniya Bryanskoy oblasti. Spravochnoye posobiye). Bryansk; 1975. [in Russian] (Босек П.С. Растения Брянской области. Справочное пособие. Брянск; 1975).
- Bulokhov A.D., Velichkin E.M. Identification key to plants of the South-Western Non-Black-Earth Region of Russia (Bryansk, Kaluga and Smolensk Provinces) (Opredelitel rasteniy Yugo-Zapadnogo Nechernozemya Rossii [Bryanskaya, Kaluzhskaya, Smolenskaya oblasti]). 2nd ed. Bryansk: Bryansk State Pedagogical University; 1998. [in Russian] (Булохов А.Д., Величкин Э.М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья России (Брянская, Калужская, Смоленская области). 2-е изд. Брянск: БГПУ; 1998).
- Cherepnin L.M. Flora of the southern part of Krasnoyarsk Territory. Vol. 3 (Flora yuzhnay chasti Krasnoyarskogo kraya. T. 3). Krasnoyarsk: Krasnoyarsk Pedagogical Institute; 1963. [in Russian] (Черепнин Л.М. Flora южной части Красноярского края. Красноярск: Красноярский педагогический институт; 1963).
- Chernyaeva A.M. Fam. 37. *Urticaceae* Juss. – Nettles (Sem. 37. *Urticaceae* Juss. – Крапивные). In: A.I. Tolmachev (ed.). *Identification key to higher plants of Sakhalin and the Kuril Islands (Opredelitel vysshikh rasteniy Sakhalina i Kurilskikh ostrovov)*. Leningrad: Nauka; 1974. p.149. [in Russian] (Черняева А.М. Сем. 37. *Urticaceae* Juss. – Крапивные. В кн.: *Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов* / под ред. А.И. Толмачева. Ленинград: Наука; 1974. С.149).
- Clark Labs. IDRISI Selva Edition 17.02. Clark University. Worcester MA, USA. 2013. Available from: <https://clarklabs.org/terrset/idrisi-gis> [accessed May 14, 2020].
- Dorogostayskaya E.V. Weedy plants in the Far North of the USSR (Sornye rasteniya Kraynego Severa SSSR). Leningrad: Nauka; 1972. [in Russian] (Дорогостайская Е.В. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Ленинград: Наука; 1972).
- Egorova A.A., Vasilyeva I.I., Stepanova N.A., Fesko N.N. Flora in the tundra areas of Yakutia (Flora tundrovoy zony Yakutii). Yakutsk: Yakutia Scientific Center of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences; 1991. [in Russian] (Егорова А.А., Васильева И.И., Степанова Н.А., Фесько Н.Н. Flora тундровой зоны Якутии. Якутск: Якутский научный центр СО АН СССР; 1991).
- Elenevsky A.G., Bulany Yu.I., Radygina V.I. Identification key to vascular plants of Saratov Province (Opredelitel sosudistyk rasteniy Saratovskoy oblasti). Saratov: IP Bazhenov; 2009. [in Russian] (Еленевский А.Г., Булачный Ю.И., Радыгина В.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области. Саратов: ИП Баженов; 2009).
- Elenevsky A.G., Radygina V.I. Identification key to vascular plants of Orel Province (Opredelitel' sosudistyk rasteniy Orlovskoy oblasti). 2nd ed. Moscow: Moscow State Pedagogical University; 2005. [in Russian] (Еленевский А.Г., Радыгина В.И. Определитель сосудистых растений Орловской области. 2-е изд. Москва: МГПУ; 2005).
- Elenevsky A.G., Radygina V.I., Chaadaeva N.N. Plants of Belgorod Province (*Conspectus floriae*) (Rasteniya Belgorodskoy oblasti [Konspekt flory]). Moscow: Moscow State Pedagogical University; 2004. [in Russian] (Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Чадаева Н.Н. Растения Белгородской области (Конспект флоры). Москва: МГПУ; 2004).
- Gafurova M.M. Flora of the Volga river basin. S.V. Saksonov (ed.). Vol. III. Vascular plants of Chuvash Republic.

- Togliatti: Cassandra; 2014. [in Russian] (Гафурова М.М. Флора Волжского бассейна. Т. III / под ред. С.В. Саксонова. Сосудистые растения Чувашской республики. Тольятти: Кассандра; 2014).
- Galushko A.I. Flora of the North Caucasus. Identification key. Vol. 1 (Flora Severnogo Kavkaza. Opredelitel. T. 1). S.K. Cherepanov (ed.). Rostov-on-Don: Rostov State University; 1978. [in Russian] (Галушко А.И. Флора Северного Кавказа. Определитель. Т. 1 / под ред. С.К. Черепанова. Ростов-на-Дону: РГУ; 1978).
- Geltman D.V. Fam. 46. Nettles – Urticaceae Juss. (Sem. 46. Krapivovye – Urticaceae Juss.). In: S.S. Harkevich (ed.). *Vascular plants of the Soviet Far East. Vol. 5 (Sosudistye rasteniya Sovetskogo Dalnego Vostoka. T. 5)*. St. Petersburg: Nauka; 1992b. p.104-113. [in Russian] (Гельтман Д.В. Сем. 46. Крапивовые – Urticaceae Juss. В кн.: *Сосудистые растения Советского Дальнего Востока. Т. 5* / под ред. С.С. Харкевича. Санкт-Петербург: Наука; 1992b. С.104-113).
- Geltman D.V. Fam. 46. Nettles – Urticaceae Juss. – Nettles (Sem. 53. Urticaceae Juss. – Krapivnye). In: P.F. Mayevsky. *Flora of the middle part of European Russia (Flora sredney polosy yevropeyskoy chasti Rossii)*. 11th ed. Moscow: KMK; 2014. p.198-199. [in Russian] (Гельтман Д.В. Сем. 53. Urticaceae Juss. – Крапивные. В кн.: П.Ф. Маевский. *Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд.* Москва: КМК; 2014. С.198-199).
- Geltman D.V. Family 49. Urticaceae – Nettles (Semeystvo 49. Urticaceae – Krapivnye). In: I.M. Krasnoborov, L.I. Malyshev (eds). *Flora of Siberia. Vol. 5 (Flora Sibiri. T. 5. Salicaceae – Amaranthaceae)*. Novosibirsk: Nauka; 1992a. p.76-81. [in Russian] (Гельтман Д.В. Семейство 49. Urticaceae – Крапивные. В кн.: *Флора Сибири. Т. 5. Salicaceae – Amaranthaceae* / под ред. И.М. Красноборова, Л.И. Малышева. Новосибирск: Наука; 1992a, С.76-81).
- Geltman D.V. Fam. Urticaceae Juss. – Nettles (Sem. Urticaceae Juss. – Krapivnye). In: A.L. Budantsev, G.P. Yakovlev (eds). *Illustrated identification key to plants of Leningrad Province (Illustrirovanny opredelitel rasteniy Leningradskoy oblasti)*. Moscow: KMK; 2006. p.261-262. [in Russian] (Гельтман Д.В. Сем. Urticaceae Juss. – Крапивные. В кн.: *Иллюстрированный определитель растений Ленинградской области* / под ред. А.Л. Буданцева, Г.П. Яковлева. Москва: КМК; 2006. С.261-262).
- Gorovukhin V.S. Flora of the Urals (Flora Urala). Sverdlovsk: Sverdlovsk Regional Publishers; 1937. [in Russian] (Говорухин В.С. Флора Урала. Свердловск: Свердловское областное издательство; 1937).
- Grigorievskaya A.Ya., Hamackova E.S., Pashchenko A.I. Flora of Kamennaya Steppe (Voronezh Province): biogeographic, historical, and environmental aspects: A monograph (Flora Kamennoy Stepi [Voronezhskaya oblast]: biogeograficheskiy, istoricheskiy, prirodoohrannyy aspekty: Monografiya). Togliatti: Cassandra; 2016. [in Russian] (Григорьевская А.Я., Гамакова Е.С., Пашченко А.И. Флора Каменной Степи (Воронежская область): биогеографический, исторический, природоохранный аспекты: Монография. Тольятти: Кассандра; 2016).
- Gubareva I.Yu., Dedkov V.P., Napreenko M.G., Petrova N.G., Sokolov A.A. *Conspectus florae of vascular plants of Kaliningrad Province: A reference guide (Konspekt sosudistikh rasteniy Kaliningradskoy oblasti: Spravochnoye posobiye)*. Dedkov V.P. (ed.). Kaliningrad: Kaliningrad 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 / под ред. В.П. Дедкова. Калининград: Калининградский университет; 1999).
- Ivanov A.L. *Conspectus florae of Stavropol Province vegetation (Konspekt flory Stavropolya)*. Stavropol: Stavropol State University; 1997. [in Russian] (Иванов А.Л. Конспект флоры Ставрополья. Ставрополь: Ставропольский государственный университет; 1997).
- Kazakova M.V. Flora of Ryazan Province (Flora Ryazanskoy oblasti). Ryazan: Russkoye Slovo; 2004. [in Russian] (Казакова М.В. Флора Рязанской области. Рязань: Русское слово; 2004).
- Klirossova V.P. Fam. 30. Nettles – Urticaceae (Sem. 30. Krapivnye – Urticaceae). In: I.A. Shabalina, V.P. Klirossova, T.S. Noskova (eds). *Identification key to plants in Kirov Province. Vol. 1. (Opredelitel rasteniy Kirovskoy oblasti)*. Kirov: Kirov State Pedagogical Institute; 1975. p.227-228. [in Russian] (Клиросова В.П. Сем. 30. Крапивные – Urticaceae. В кн.: *Определитель растений Кировской области. Т. 1* / под ред. И.А Шабалиной, В.П. Клиросовой, Т.С. Носковой. Киров: Кировский государственный педагогический институт; 1975. С.227-228).
- Kozminykh T.V. Family Urticaceae – Nettles (Semeystvo Urticaceae – Krapivnye). In: S.A. Ovesnov (ed.). *Illustrated identification key to plants in Perm Territory (Illustrirovanny opredelitel rasteniy Permskogo kraja)*. Perm: Knizhny Mir; 2007. p.311-313. [in Russian] (Козминых Т.В. Семейство Urticaceae – Крапивные. В кн.: *Иллюстрированный определитель растений Пермского края* / под ред. С.А. Овснова. Пермь: Книжный мир; 2007. С.311-313).
- Krasnikov A.A. Fam. 49. Nettles – Urticaceae (Sem. 49. Krapivnye – Urticaceae). In: I.M. Krasnoborov (ed.). *Identification key to plants in Novosibirsk Province (Opredelitel rasteniy Novosibirskoy oblasti)*. Novosibirsk: Nauka; 2000. p.181-183. [in Russian] (Красников А.А. Сем. 49. Крапивные – Urticaceae. В кн.: *Определитель растений Новосибирской области* / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск: Наука; 2000. С.181-183).
- Krasnikov A.A. Fam. 56. Nettles – Urticaceae (Sem. 56. Krapivnye – Urticaceae). In: I.M. Krasnoborov (ed.). *Identification key to plants in Altai Territory (Opredelitel rasteniy Altayskogo kraja)*. Novosibirsk: Geo; 2003. p.214-217. [in Russian] (Красников А.А. Сем. 56. Крапивные – Urticaceae. В кн.: *Определитель растений Алтайского края* / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск: Гео; 2003. С.214-217).
- Krasnoborov I.M. Fam. 25. Nettles – Urticaceae (Sem. 25. Krapivnye – Urticaceae). In: I.M. Krasnoborov (ed.). *Identification key to plants in the Khanty-Mansi Autonomous Okrug (Opredelitel rasteniy Khanty-Mansiyskogo avtonomnogo okruga)*. Novosibirsk; Yekaterinburg: Basko; 2006. p.53. [in Russian] (Красноборов И.М. Сем. 25. Крапивные – Urticaceae. В кн.: *Определитель растений Ханты-Мансийского автономного округа* / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск; Екатеринбург: Баско; 2006. С.53).
- Krasnoborov I.M. Fam. 56. Nettles – Urticaceae (Sem. 56. Krapivnye – Urticaceae). In: I.M. Krasnoborov, I.A. Artemov (eds). *Identification key to plants in the Altai Republic (Opredelitel rasteniy Respubliki Altay)*. Novosibirsk: Siberian Division of the RAS; 2012. p.225-227. [in Russian] (Красноборов И.М. Сем. 56.

- Крапивные – *Urticaceae*. В кн.: *Определитель растений Республики Алтай* / под ред. И.М. Красноборова, И.А. Артемова. Новосибирск: Сибирское отделение РАН; 2012. С.225-227).
- Kravchenko A.V. *Conspectus florae of Karelia* (Konspekt flory Karelii). N.N. Tzvelev (ed.). Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the RAS; 2007. [in Russian] (Кравченко А.В. Конспект флоры Карелии / под ред. Н.Н. Цвелеева. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН; 2007).
- Kravchenko A.V., Gnatyuk E. P., Kuznetsov O. L. Distribution and occurrence of vascular plants in the floristic regions of Karelia (Rasprostraneniye i vstrechaemost sosudistykh rasteniy po floristicheskim rayonam Karelii). Petrozavodsk: Karelian Scientific Center of the RAS; 2000. [in Russian] (Кравченко А.В., Гнатюк Е.П., Кузнецов О.Л. Распространение и встречаемость сосудистых растений по флористическим районам Карелии. Петрозаводск: Карельский НЦ РАН; 2000).
- Kregiel D., Pawlikowska E., Antolak H. *Urtica* spp.: Ordinary plants with extraordinary properties. *Molecules*. 2018;23(7):1664. DOI: 10.3390/molecules23071664
- Krupkina L.I. Register of vascular plants in the vegetation of Novgorod Province (Reyestr sosudistykh rasteniy flory Novgorodskoy oblasti). In: E.A. Yurova, L.I. Krupkina, G.Yu. Konechnaya (eds). *Cadaster of the flora of Novgorod Province (Kadestr flory Novgorodskoy oblasti)*. 2nd ed.. Novgorod: Dema; 2009. p.16-48. [in Russian] (Крупкина Л.И. Реестр сосудистых растений флоры Новгородской области. В кн.: Кадастр флоры Новгородской области / под ред. Э.А. Юровой, Л.И. Крупкиной, Г.Ю. Конечной. 2-е изд. Новгород: Дема; 2009. С.16-48).
- Kulikov P.V. Identification key to vascular plants in Chelyabinsk Province (Opredelitel sosudistykh rasteniy Chelyabinskoy oblasti). Yekaterinburg: Ural Branch of the RAS; 2010. [in Russian] (Куликов П.В. Определитель сосудистых растений Челябинской области. Екатеринбург: Уральское отделение РАН; 2010).
- Laktionov A.P. Flora of Astrakhan Province: A monograph (Flora Astrakhanskoy oblasti: monografiya). Astrakhan: Astrakhan University; 2009. [in Russian] (Лактионов А.П. Флора Астраханской области: монография. Астрахань: Астраханский университет; 2009).
- Lazarev A.V., Markova E.A. Genus *Urtica* of man-transformed ecosystems. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Series: Natural Sciences*. 2008;7(47):32-36. [in Russian] (Лазарев А.В., Маркова Е.А. Виды рода *Urtica* в современных трансформированных экосистемах. Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия: Естественные науки. 2008;7(47):32-36).
- Losev G.A., Laktionov A.P., Afanasiev V.E., Leummens H. Flora of the Lower Volga valley (the Volga-Akhtuba Floodplain and the Volga Delta). An annotated list of wild plants (Flora doliny nizhney Volgi [v granitsakh Volgo-Akhtubinskoy poymy i delty Volgi]. Annotirovanny spisok dikorastushchikh rasteniy). Astrakhan: Chilim; 2008. [in Russian] (Лосев Г.А., Лактионов А.П., Афанасьев В.Е., Леумменс Х. Флора долины нижней Волги (в границах Волго-Ахтубинской поймы и дельты Волги). Аннотированный список дикорастущих растений. Астрахань: Чилим; 2008).
- Luneva N.N., Fedorova Yu.A. Distribution of *Rumex longifolius* and *R. acetosa* (Polygonaceae) on the territory of Russia. *Plant Protection News*. 2018;2(96):57-61. [in Russian] (Лунева Н.Н., Федорова Ю.А. Распространение щавелей длиннолистного *Rumex longifolius* и лугового *R. acetosa* (Polygonaceae) на территории России. *Вестник защиты растений*. 2018;2(96):57-61).
- Luneva N.N., Fedorova Yu.A. Distribution of the prickly lettuce *Lactuca serriola*, the Siberian lettuce *Lactuca sibirica* and blue lettuce *Lactuca tatarica* (Compositae) in Russia. *Plant Protection News*. 2020;2(103):133-144. [in Russian] (Лунева Н.Н., Федорова Ю.А. Распространение видов сорных растений из рода Латук *Lactuca* L.: латука компасного *Lactuca serriola*, сибирского *L. sibirica* и татарского *L. tatarica* (сем. Сложноцветные Compositae) на территории России. *Вестник защиты растений*. 2020;2(103):133-144). DOI: 10.31993/2398-2020-103-2-13408
- Luneva N.N., Fedorova Yu.A. The distribution of *Potentilla anserina* (Rosaceae) on the territory of Russia. *Plant Protection News*. 2017;4(94):68-70. [in Russian] (Лунева Н.Н., Федорова Ю.А. Распространение лапчатки гусиной *Potentilla anserine* L. (Rosaceae Juss.) на территории России. *Вестник защиты растений*. 2017;4(94):68-70).
- Lysenko D.S. Synanthropic flora of Magadan Province (Sinantropnaya flora Magadanskoy oblasti). Magadan: North-Eastern Research Center of the Far East Branch of the RAS; 2012. [in Russian] (Лысенко Д.С. Синантропная флора Магаданской области. Магадан: Северо-Восточный научный центр Дальневосточного отделения РАН; 2012).
- Malyshev L.I. (ed.). *Conspectus florae of Irkutsk Province (vascular plants)* (Konspekt flory Irkutskoy oblasti [sosudistye rasteniya]). Irkutsk: Irkutsk State University; 2008. [in Russian] (Конспект флоры Иркутской области (сосудистые растения) / под ред. Л.И. Малышева. Иркутск: Иркутский государственный университет; 2008).
- Malyshev L.I. Peshkova G.A. Features and genesis of the Siberian flora (Cis-Baikal and Trans-Baikal regions) (Osobennosti i genesis flory Sibiri [Predbaykal'ye i Zabaykal'ye]). Novosibirsk: Nauka; 1984. [in Russian] (Малышев Л.И. Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука; 1984).
- Martynenko V.A., Gruzdev B.I. Identification key to vascular plants in the surroundings of Syktyvkar (Opredelitel sosudistyk rasteniy okrestnostey Syktyvkar). Yekaterinburg: Ural Branch of the RAS; 2005. [in Russian] (Мартыненко В.А., Груздев Б.И. Определитель сосудистых растений окрестностей Сыктывкара. Екатеринбург: УрО РАН; 2005).
- Minibaev R.G. Fam. 41. *Urticaceae* Juss. – Nettles (Sem. 41. *Urticaceae* Juss. – Крапивные). In: E.V. Kucherov, A.A. Muldashov (eds). *Identification key to higher plants in the Bashkir ASSR. Fam. Onocleaceae – Fumariaceae (Opredelitel vysshikh rasteniy Bashkirskoy ASSR. Sem. Onocleaceae – Fumariaceae)*. Moscow: Nauka; 1988. p.223-225. [in Russian] (Минибаев Р.Г. Сем. 41. Уrticaceae Juss. – Крапивные. В кн.: Определитель высших растений Башкирской АССР. Сем. Onocleaceae – Fumariaceae / под ред. Е.В. Кучерова, А.А. Мулдашева. Москва: Наука; 1988. С.223-225).
- Minyaev N.A. Fam. XXXI. *Urticaceae* – Nettles (Sem. XXXI. *Urticaceae* – Крапивные). In: *Conspectus florae of Pskov Province (Konspekt flory Pskovskoy oblasti)*. Leningrad: Leningrad State University; 1970. p.64. [in Russian]

- [Миняев Н.А. Сем. XXXI. Urticaceae – Крапивные. В кн.: Конспект флоры Псковской области. Ленинград: ЛГУ; 1970. С.64].
- Murtazaliev R.A. *Conspectus florae of Dagestan*. Vol. 1 (Lycopodiaceae – Urticaceae) (Konspekt flory Dagestana. T. 1 [Lycopodiaceae – Urticaceae]). Makhachkala: Erokhina; 2009. [in Russian] (Муртазалиев Р.А. Конспект флоры Дагестана. Т. 1 [Lycopodiaceae – Urticaceae]). Махачкала: Эпоха; 2009).
- Naumenko N.I. On the flora and vegetative cover of Southern Zaурalye: A monograph. Kurgan: Kurgan State University; 2008. [in Russian] (Науменко Н.И. Флора и растительность южного Зауралья: Монография. Курган: Курганский государственный университет; 2008).
- Nechaeva T.I. Identification key to weedy plants in Primorsky Territory (Opredeletel sornykh rasteniy Primorskogo kraya). Vladivostok: Far Eastern University; 1993. [in Russian] (Нечаева Т.И. Определитель сорных растений Приморского края. Владивосток: Дальневосточный университет; 1993).
- Nettle dioica – *Urtica dioica* L. (Krapiva dvudomnaya – *Urtica dioica* L.) In: *Atlas of Areas and Resources of Medicinal Plants in the USSR (Atlas arealov i resursov lekarstvennykh rasteniy SSSR)*. Moscow: Kartografiya; 1983. p.261-264. [in Russian] (Крапива двудомная – *Urtica dioica* L. В кн.: Атлас ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР. Москва: Картография; 1983. С.261-264).
- Nikitin V.V. Weedy species in the flora of the USSR (Sornye rasteniya flory SSSR). Leningrad: Nauka; 1983. [in Russian] (Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Ленинград: Наука; 1983).
- Notov A.A. Adventive component of the flora of Tver province: dynamic of composition and structure. Tver: Tver State University; 2009. [in Russian] (Нотов А.А. Адвентивный компонент флоры Тверской области: динамика состава и структуры. Тверь: Тверской государственный университет; 2009).
- Novosad V.V. Flora of the Kerch-Taman region (structural and comparative analysis, ecoflorotopological differentiation, genesis, prospects for regional use and protection) (Flora Kerchensko-Tamanskogo regiona [strukturno-sravnitelny analiz, ekoflorotopologicheskaya differentsiatsiya, genesis, perspektivny regionalnogo ispolsovaniya i okhrany]) Kiev: Naukova Dumka; 1992. [in Russian] (Новосад В.В. Флора Керченско-Таманского региона (структурно-сравнительный анализ, экофлоротопологическая дифференциация, генезис, перспективы регионального использования и охраны) Киев: Наукова думка; 1992).
- Obidina E.F. Fam. 24. Urticaceae Juss. – Nettles (Sem. 24. Urticaceae Juss. – Krapivnye). In: G.M. Zozulin, V.V. Fedyaeva (eds). *Flora of the Lower Don (identification key)*. Vol. 1 (Flora Nizhnego Dona (opredelitel). T. 1). Rostov-on-Don: Rostov University; 1984. p.58. [in Russian] (Обидина Е.Ф. Сем. 24. Urticaceae Juss. – Крапивные. В кн.: *Флора Нижнего Дона (определитель)*. Т. 1 / под ред. Г.М. Зозулина, В.В. Федяевой. Ростов-на-Дону: Ростовский университет; 1984. С.58).
- Orlova N.I. Identification key to higher plants in Vologda Province (Opredeletel vysshikh rasteniy Vologodskoy oblasti). Vologda: Rus; 1997. [in Russian] (Орлова Н.И. Определитель высших растений Вологодской области. Вологда: Русь; 1997).
- Ovesnov S.A. *Conspectus florae of Perm Province (Konspekt flory Permskoy oblasti)*. Perm: Perm State University; 1977. [in Russian] (Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Пермский государственный университет; 1977).
- Pismarkina E.V. Fam. 36. Urticaceae – Nettles (Sem. 36. Urticaceae – Krapivnye). In: T.B. Silayeva (ed.). *Vascular plants of the Republic of Mordovia (Conspectus flore): A monograph (Sosudistye rasteniya Respubliki Mordoviiya (konspekt flory): monografiya)*. Saransk: Mordovia University; 2010. p.100. [in Russian] (Письмаркина Е.В. Сем. 36. Urticaceae – Крапивные. В кн.: *Сосудистые растения Республики Мордовия (конспект флоры): монография* / под ред. Т.Б. Силаевой. Саранск: Мордовский университет; 2010. С.100).
- Pitney Bowes Software Inc. MapInfo Pro 16.0 Stamford CT, USA. 2016. Available from: <https://www.pitneybowes.com/us> [accessed Oct. 22, 2020].
- Plackinsa T.I. The summary of the Volga-Urals region flora. Samara: Samara University; 2001. [in Russian] (Плаксина Т.И. Конспект флоры Волго-Уральского региона. Самара: Самарский университет; 2001).
- Poluyanov A.V. Flora of Kursk Province (Flora Kurskoy oblasti). Kursk: Kursk State University; 2005. [in Russian] (Полуянов А.В. Флора Курской области. Курск: Курский государственный университет; 2005).
- Portenier N.N. Flora and botanical geography of the North Caucasus: Selected works (Flora i botanicheskaya geografiya Severnogo Kavkaza). A.K. Sytin, D.V. Geltman (comp.). Moscow; 2012. [in Russian] (Портениер Н.Н. Флора и ботаническая география Северного Кавказа: избранные труды / сост. А.К. Сытин, Д.В. Гельтман. Москва; 2012).
- Reshetnikova N.M., Mayorov S.R., Skvortsov A.K., Krylov A.V., Voronkina N.V., Popchenko M.I., Shmytov A.A. Kaluga flora: Annotated list of vascular plants of Kaluga Province (Kaluzhskaya flora: annotirovanny spisok sosudistiykh rasteniy Kaluzhskoy oblasti). Moscow: KMK; 2010. [in Russian] (Решетникова Н.М., Майоров С.Р., Скворцов А.К., Крылов А.В., Воронкина Н.В., Попченко М.И., Шмытов А.А. Калужская флора: аннотированный список сосудистых растений Калужской области. Москва: КМК; 2010).
- Ryabinina Z.N. Fam. 50. Urticaceae Juss. – Nettles (Sem. 50. Urticaceae Juss. – Krapivnye). In: Z.N. Ryabinina, M.S. Knyazev. *Identification key to vascular plants of Orenburg Province (Opredeletel sosudistiykh rasteniy Orenburgskoy oblasti)*. Moscow: KMK; 2009. p.196. [in Russian] (Рябинина З.Н. Сем. 50. Urticaceae Juss. – Крапивные. В кн.: З.Н. Рябинина, М.С. Князев. *Определитель сосудистых растений Оренбургской области*. Москва: КМК; 2009. С.196).
- Schmidt V.M. Flora of Arkhangelsk Province (Flora Arkhangelskoy oblasti). St. Petersburg: St Petersburg State University, 2005. [in Russian] (Шмидт В.М. Флора Архангельской области. Санкт-Петербург: СПбГУ; 2005).
- Semenova O.D. Fam. Nettles – Urticaceae (Sem. Krapivnye – Urticaceae). In: V.K. Bogachev (ed.). *Identification key to plants of Yaroslavl Province (Opredeletel rasteniy Yaroslavskoy oblasti)*. Yaroslavl: Yaroslavl Book Publishers; 1961. p.182-183. [in Russian] (Семенова О.Д. Сем. Крапивные – Urticaceae. В кн.: *Определитель растений Ярославской области* / под ред. В.К. Богачева. Ярославль: Ярославское книжное издательство; 1961. С.182-183).
- Shalyt M.S. Fam. 31. Urticaceae – Nettles (Sem. 31. Urticaceae – Krapivnye). In: N.I. Rubtsov (ed.). *Identification*

- key to higher plants of the Crimea (Opredelitel vysshikh rasteniy Kryma). Leningrad: Nauka; 1972. p.110-111. [in Russian] (Шалыт М.С. Сем. 31. Urticaceae – Крапивные. В кн.: *Определитель высших растений Крыма* / под ред. Н.И. Рубцова. Ленинград: Наука; 1972. С.110-111).
- Sheremeteva I.S., Khorun L.V., Sherbakov A.V. Conspectus florae of vascular plants in Tula Province (Konspekt flory sosudistikh rasteniy Tulskoy oblasti). V.S. Novikov (ed.). Tula: Grif & Co.; 2008. [in Russian] (Шереметьева И.С., Хорун Л.В., Шербаков А.В. Конспект флоры сосудистых растений Тульской области / под ред. В.С. Новикова. Тула: Гриф и К; 2008).
- Shipilina L.Yu. Crop wild relatives in Vologda Province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2018;179(3):49-59. [in Russian] (Шипилина Л.Ю. Дикие родичи культурных растений Вологодской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2018;179(3):49-59). DOI: 10.30901/2227-8834-2018-3-49-59
- Shlotgauzer S.D., Kryukova M.V., Antonova L.A. Vascular plants in Khabarovsk Territory and their protection (Sosudistye rasteniya Khabarovskogo kraya i ikh okhrana). Vladivostok; Khabarovsk: Far Eastern Branch of the RAS; 2001. [in Russian] (Шлотгаузер С.Д. Крюкова М.В. Антонова Л.А. Сосудистые растения Хабаровского края и их охрана. Владивосток; Хабаровск: Дальневосточное отделение РАН; 2001).
- Shlyakova E.V. Identification key to weedy field plants of the Non-Black-Earth zone (Opredelitel sorno-polevykh rasteniy Nечernozemnoy zony). Leningrad: Kolos; 1972. [in Russian] (Шлякова Е.В. Определитель сорно-полевых растений Нечерноземной зоны. Ленинград: Колос; 1972).
- Shlyakova E.V. Weeds of Murmansk Province and measures for their control (Sornye rasteniya Murmanskoy oblasti i mery borby s nimi). Kirovsk: Polar-Alpine Botanical Garden; 1958. [in Russian] (Шлякова Е.В. Сорные растения Мурманской области и меры борьбы с ними. Кировск: Полярно-альпийский ботанический сад; 1958).
- Skvortsov V.E. Atlas and key to vascular plants in the taiga zone of European Russia: identification according to generative and vegetative traits, regional lists of rare and protected species (Atlas-opredelitel sosudistikh rasteniy tayezhnoy zony Yevropeyskoy Rossii: opredelitel po generativnym i vegetativnym priznakam, regionalnye spiski redkikh i okhranyaemykh vidov). Moscow: Greenpeace of Russia; 2004. [in Russian] (Скворцов В.Э. Атлас-определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России: определитель по генеративным и вегетативным признакам, региональные списки редких и охраняемых видов. Москва: Гринпис России; 2004).
- Sukhorukov A.P. (ed.). The identification manual of vascular plants of the Tambov Region. Tula: Grif & Co, 2010. [in Russian] (Определитель сосудистых растений Тамбовской области / под ред. А.П. Сухорукова. Тула: Гриф и К; 2010).
- Timokhina S.A. Fam. 29. Urticaceae – Nettles (Sem. 29. Urticaceae – Krapivnye). In: T.N. Shaulo (ed.). *Identification key to plants of the Republic of Tuva (Opredelitel rasteniy respubliki Tyvy)*. 2nd ed. Novosibirsk: Siberian Branch of the RAS; 2007. p.107-109. [in Russian] (Тимохина С.А. Сем. 29. Urticaceae – Крапивные. В кн.: *Определитель растений Республики Тывы* / под ред. Т.Н. Шауло. 2-е изд. Новосибирск: Сибирское отделение РАН; 2007. С.107-109).
- Tolmachev A.I. (ed.). Identification key to higher plants in Yakutia (Opredelitel vysshikh rasteniy Yakutii). Novosibirsk: Nauka; 1974. [in Russian] (Определитель высших растений Якутии / под ред. А.И. Толмачева. Новосибирск: Наука; 1974).
- Tubshinova D.B. 48. Fam. Urticaceae – Nettles (48. Sem. Urticaceae – Krapivnye). In: O.A. Anenkhonov (ed.). *Identification key to plants of Buryatia (Opredelitel rasteniy Buryatii)*. Ulan-Ude: Institute of General and Experimental Biology of the Siberian Branch of the RAS; 2001. p.239-241. [in Russian] (Тубшинова Д.Б. 48. Семейство Urticaceae – Крапивные. В кн.: *Определитель растений Бурятии* / под ред. О.А. Аненхонова. Улан-Удэ: Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН; 2001. С.239-241).
- Tzvelev N.N. Key to the vascular plants of Northwestern Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod Provinces). St. Petersburg: St. Petersburg State Chemical and Pharmaceutical Academy; 2000. [in Russian] (Цвелеев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). Санкт-Петербург: Санкт-Петербургская государственная химико-фармацевтическая академия; 2000).
- Urtica dioica* L. Plantarium: open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. 2007-2020. [in Russian] (*Urtica dioica* L. Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007–2020). URL: <https://www.plantarium.ru/page/view/item/39727.html> [дата обращения: 22.10.2020].
- Urtica urens* L. Plantarium: open on-line atlas and key to plants and lichens of Russia and neighbouring countries. 2007-2020. [in Russian] (*Urtica urens* L. Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007–2020). URL: <https://www.plantarium.ru/page/view/item/39746.html> [дата обращения: 22.10.2020].
- Vakhromeev I.V. Identification key to vascular plants in Vladimir Province (Opredelitel sosudistikh rasteniy Vladimirsckoy oblasti). Vladimir; 2002. [in Russian] (Вахромеев И.В. Определитель сосудистых растений Владимирской области. Владимир; 2002).
- Vasjukov V.M. Plants of Penza Province (Conspectus florae): A monograph (Rasteniya Penzenskoy oblasti [Konspekt flory]: Monografiya). Penza: Penza State University; 2004. [in Russian] (Васюков В.М. Растения Пензенской области (Конспект флоры): Монография. Пенза: Пензенский государственный университет; 2004).
- Veklich T.N. Flora of the Nors Nature Reserve (Amur Province): the Far East of Russia (Flora Norskogo zapovednika [Amurskaya oblast]: Dalniy Vostok Rossii). Blagoveshchensk: Blagoveshchensk State Pedagogical University; 2009. [in Russian] (Веклич Т.Н. Флора Норского заповедника (Амурская область): Дальний Восток России. Благовещенск: БГПУ; 2009).
- Volkov A.N. (ed.). Areas of distribution of the most important weeds in the USSR (Rayony rasprostraneniya vazhnykh sornykh rasteniy v SSSR). Moscow; Leningrad: Collective and State Farm Literature Publishers; 1935. [in Russian] (Районы распространения важнейших сорных растений в СССР / под ред. А.Н. Волкова. Москва; Ленинград: Изд-во колхозной и совхозной литературы; 1935).
- Vorobiov D.P., Voroshilov V.N., Gorovoy P.R., Schreter A.I. Identification key to plants in Primorye and Near-

- Amur region (Opredelitel rasteniy Primorya i Priamurya). Moscow; Leningrad: Nauka; 1966. [in Russian] (Воробьев Д.П., Ворошилов В.Н., Горовой П.Р., Шретер А.И. Определитель растений Приморья и Приамурья. Москва; Ленинград: Наука; 1966).
- Voroshilov V.N. Fam. Urticaceae – Nettles (Sem. Urticaceae – Krapivnye). In: A.V. Blagoveshchensky (ed.). *Identification key to plants in Moscow Province (Opredelitel rasteniy Moskovskoy oblasti)*. Moscow: Nauka; 1966. p.138. [in Russian] (Ворошилов В.Н. Сем. Urticaceae – Крапивные. В кн.: *Определитель растений Московской области* / под ред. А.В. Благовещенского. Москва: Наука; 1966. С. 138).
- Vyltsan N.F. Identification key to plants in Tomsk Province (Opredelitel rasteniy Tomskoy oblasti). S.V. Gudoshnikov (ed.). Tomsk: Tomsk State University; 1994. [in Russian] (Вылцан Н.Ф. Определитель растений Томской области / под ред. С.В. Гудошникова. Томск: Томский государственный университет; 1994).
- Yakovleva G.I. Fam. 26. Urticaceae – Nettles (Sem. 26. Urticaceae – Krapivnye). In: I.M. Krasnoborov (ed.). *Identification key to plants in Kemerovo Province (Opredelitel rasteniy Kemerovskoy oblasti)*. Novosibirsk: Siberian Branch of the RAS; 2001. p.81-83. [in Russian] (Яковлева Г.И. Сем. 26. Крапивные – Urticaceae. В кн.: *Определитель растений Кемеровской области* / под ред. И.М. Красноборова. Новосибирск: Сибирское отделение РАН; 2001. С.81-83).
- Yarmolenko V.A. Fam. XLVII. Nettles – Urticaceae Endl. (Sem. XLVII. Krapivnye – Urticaceae Endl.). In: *Flora of the USSR. Vol. 5*. Moscow; Leningrad: USSR Academy of Sciences; 1936. p.384-405. [in Russian] (Ярмolenко А.В. Сем. XLVII. Крапивные – Urticaceae Endl. В кн.: *Флора СССР. Т. 5*. Москва; Ленинград: АН СССР; 1936. С.384-405).
- Yena A.V. Natural flora of the Crimean peninsula: A monograph (Prirodnaya flora Krymskogo poluostrova: monografiya). Simferopol: N. Orianda; 2012. [in Russian] (Ена А.В. Природная флора Крымского полуострова: монография. Симферополь: Н. Орианда; 2012).
- Yermilov G.B. Brief identification key to plants of Tyumen Province (Kratkiy opredelitel rasteniy Tyumenskoy oblasti). Tyumen: Tyumen Book Publishers; 1961. [in Russian] (Ермилов Г.Б. Краткий определитель растений Тюменской области. Тюмень: Тюменское книжное издательство; 1961).

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

Лунева Н.Н., Закота Т.Ю., Федорова Ю.А. Распространение крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.) и к. жгучей (*U. urens* L.) на территории Российской Федерации. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):144-155. DOI:10.30901/2227-8834-2020-4-144-155

Luneva N.N., Zakota T.Yu., Fedorova Y.A. Distribution of the common nettle *Urtica dioica* L. and annual nettle *U. urens* L. across the Russian Federation. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):144-155. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-144-155

ORCID

Luneva N.N. <https://orcid.org/0000-0001-7972-6362>
 Zakota T.Yu. <https://orcid.org/0000-0002-4176-9997>
 Fedorova Y.A. <https://orcid.org/0000-0003-3596-4996>

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/10.30901/2227-8834-2020-4-144-155>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Гетеромерикарпия *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Umbelliferae = Apiaceae)

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-156-163 
 УДК 582.893.6:612.741.7 (470.23)
 Поступление/Received: 17.06.2020
 Принято/Accepted: 23.12.2020

К. Г. ТКАЧЕНКО

Ботанический институт им. В.Л. Комарова
 Российской академии наук,
 197376 Россия, г. Санкт-Петербург,
 ул. Профессора Попова, 2
 ktkachenko@binran.ru

Heteromericarp of *Heracleum sosnowskyi*
 Manden. (Umbelliferae = Apiaceae)

K. G. TKACHENKO

Komarov Botanical Institute
 of the RAS,
 2 Professora Popova Street,
 St. Petersburg 197376, Russia
 ktkachenko@binran.ru

Актуальность. *Heracleum sosnowskyi* Manden. – известное кормовое растение, которое в настоящее время захватывает все больше территории не только в странах бывшего СССР, но и Европы. В последние годы включен в списки инвазионных видов. Мерикарпии (плоды, которые условно называют семенами) видов рода *Heracleum* L. характеризуются недоразвитым зародышем и сложным морфофизиологическим типом покоя. **Методы.** В период с 2014 по 2019 г. собирали плоды *H. sosnowskyi* около населенных пунктов Выборгского и Гатчинского районов Ленинградской области. Определяли размеры семян и массу 1000 шт. Проращивали в условиях лаборатории (22–24°C) в чашках Петри на фильтровальной бумаге в трехкратной повторности. **Результаты.** Крупные семена на краевых зонтичков центрального зонтика имеют максимальные размеры. Их длина – от 0,6 до 1,4 см, ширина – от 5 до 11 мм, масса 1000 шт. – от 9 до 18 г. Длина мелких плодов от 7 до 9 мм, ширина их от 3 до 5 мм, масса 1000 шт. – от 10,5 до 11,8 г. Прорастание семян, собранных в конце лета, растянуто. В лабораторных условиях появление первых всходов отмечали через 5–7 дней. При хранении плодов в лаборатории их всхожесть снижается. Стратифицированные семена имели всхожесть от 55 до 99%. **Заключение.** На биометрические параметры мерикарпий *H. sosnowskyi* незначительное влияние оказывают место произрастания и год созревания. В лабораторных условиях семена *H. sosnowskyi*, собранные в августе, прорастают от 3 до 15%. В годы с теплой и продолжительной осенью часть плодов прорастает в год созревания и успевает достичь ювенильного состояния. Мерикарпии, которые не осипались осенью, не были сбиты дождями и снегом, распространяются в зимнее морозное время ветром по снежному насту. Молодые розетки и/или отдельно стоящие генеративные особи *H. sosnowskyi* были зафиксированы на удалении 150–300 метров по розе ветров от зарослей борщевика вдоль дорог, в том числе и на новых вырубках.

Выполненные мерикарпии сохраняют жизнеспособность не менее трех лет. При хранении плодов борщевика в лабораторных условиях они теряют всхожесть в течение года.

Ключевые слова: разнокачественность плодов, латентный период, всхожесть, распространение семян, борщевик сосновского.

Background. *Heracleum sosnowskyi* Manden. (family Umbelliferae = Apiaceae) is included in the lists of invasive species in many regions of Russia and European countries. Mericarps (fruits conventionally called seeds) of *Heracleum* L. spp. are characterized by an underdeveloped embryo and a complex morphophysiological type of dormancy; two-stage stratification is needed for their germination. **Methods.** In the period from 2014 to 2019, fruits of *H. sosnowskyi* were collected near settlements in Vyborg and Gatchina Districts, Leningrad Province; collecting was carried out from August through March. Seed size and 1000 seed weight were measured. Germination experiments were performed in the laboratory (22–24°C) monthly, from the time of collection in August until May. Seeds were germinated in Petri dishes on filter paper with three replications. **Results.** Large seeds on marginal umbellules of the central umbel were the largest in size. Their length was from 0.6 to 1.4 cm, width from 5 to 11 mm, and 1000 seed weight from 9 to 18 g. The length of smaller fruits was from 7 to 9 mm, width from 3 to 5 mm, and 1000 seed weight from 10.5 to 11.8 g. Germination of seeds collected in late summer was protracted. Under laboratory conditions, the emergence of the first seedlings was observed after 5–7 days. For the fruits stored in the laboratory, germination was reduced. Germination rate of stratified seeds varied from 55 to 99%. **Conclusion.** The biometric parameters of *H. sosnowskyi* mericarps were slightly affected by the place of growth and the year of maturation. Under laboratory conditions, *H. sosnowskyi* seeds collected in August showed germination rates from 3 to 15%. In years with a warm and long autumn, part of the fruit germinated in the year of maturation and managed to reach their juvenile state. Plump mericarps remained viable for at least three years. Sosnowsky's hogweed fruits stored under laboratory conditions lost their germination ability within a year.

Key words: different quality of fruits, latent period, germination, seed expansion, Sosnowsky's hogweed.

Введение

Борщевик Сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden., сем. Umbeliferae = Apiaceae) из нового перспективного нетрадиционного кормового вида растений в середине XX века (Satsyuprova, 1984) в конце века превратился в инвазионный вид, который уже в XXI веке с каждым годом захватывает все большие территории не только в пределах стран бывшего СССР, но и Европы (Jahodová et al., 2007; Vinogradova, Kuklina, 2012; Mysnik, 2013; Afonin et al., 2017). Тем не менее, виды этого рода могут быть использованы в качестве полезного технического растения – источника эфирных масел, сахаров – сырья для биоэтанола и биотоплива, технического картона, пеллет (топливных гранул), активированного угля (Tkachenko, 2014, 2015; Tkachenko, Krasnov, 2018), и в качестве лекарственного (антиоксидантного, антидиабетического) растения (Dehghan et al., 2017; Yaman et al., 2017; Zhang et al., 2017).

Плод борщевика – сухой дробный колонковый вислоплодник, распадающийся на два плоских полуплодика – мерикарпия, которые условно называют семенами. Краевые ребра крыловидные, способствующие распространению семян ветром (анемохория). Из данных литературы известно (Nikolaeva et al., 1985), что мерикарпии видов рода Борщевик характеризуются недоразвитым зародышем и сложным морфофизиологическим типом покоя, и для их прорастания нужна двухэтапная стратификация от 30–60 до 120 дней (теплая для доразвития зародыша и холодная для устранения физиологического механизма торможения). Холодная стратификация семян способствует повышению их всхожести (Moravcová et al., 2005; 2007). Однако при хранении они быстро теряют всхожесть (Skupchenko, 1989). Показано, что местоположение семени в соцветии определяет степень его развития. Эмбрионы мерикарпии, сформированные в центральном зонтике, к моменту созревания достигают фазы «торпеды», в то время как эмбрионы мерикарпии в зонтиках первого порядка достигают фазы «сердца», что рассматривается как адаптация растений для занятия среды обитания и способствует формированию банка семян в почве (Krinke et al., 2005; Jurkonienė et al., 2016).

Цель работы – выявить особенности разнокачественности плодов и латентного периода *Heracleum sosnowskyi*.

Материал и методы

Для выявления разнокачественности плодов и особенностей латентного периода в период с 2014 по 2019 г. собирали плоды – мерикарпии *H. sosnowskyi* около населенных пунктов Выборгского и Гатчинского районов Ленинградской области. Сбор осуществляли с августа по март. Собирали их с нескольких (от 5 до 10) особей (с центрального зонтика и зонтиков I порядка) в один пакет – «средний образец» (общей массой от 300 до 500 г). При возможности дополнительно отдельно собирали плоды с центрального зонтика и отдельно с зонтиков первого порядка (с 3–5 растений) (каждый образец общей массой по 100–200 г). Зонтики второго порядка часто состоят только из функционально мужских цветков (рисунок), и, следовательно, не образуют семян (Tkachenko, 1989). В лаборатории семена подсушивали, очищали от мусора, отвешивали, для опытов отбирали выполненные семена, отделяя пустые (щуплые,

невыполненные, дефектные). Далее семена разделяли на фракции по размерам на почвенных ситах с диаметром ячеек 10, 7 и 5 мм. Для каждой фракции определяли биометрические параметры: для измерения размеров семян использовали электронный штангенциркуль АТТ-7015 (Россия), измерения проводили для 100–150 семян; массу 1000 шт. каждой партии семян определяли на лабораторных аналитических весах ВЛТЭ-210 (Россия). Затем часть из собранных семян хранили в лабораторных условиях, а другую часть помещали в капроновые мешочки, которые закапывали в горшки с промытым крупным песком и поливали. Далее горшки с семенами прикалывали в условиях открытого грунта – для прохождения естественной стратификации. Часть таким образом подготовленных семян (в капроновых мешочках, в горшках) размещали и в холодильной камере при +5°C. Опыты на проращивание ставили в условиях лаборатории (22–24°C) ежемесячно, с момента сбора в августе до мая месяца, отслеживали прорастание в течение 30–60 дней. Проращивание проводили традиционным способом – в чашках Петри на намоченной фильтровальной бумаге размещали по 50–100 штук семян в трехкратной повторности (Ishmuratova, Tkachenko, 2009). Если в чашке Петри появлялись плесневые грибы, семена увлажняли раствором нистатина (Koval, Shamanin, 1999).

Результаты и их обсуждение

Данные биометрических показателей материала семян *H. sosnowskyi*, собранного в разные годы в окрестностях некоторых населенных пунктов Ленинградской области, приведены в таблице 1.

Из представленных в таблице 1 данных видно, что размеры крупных плодов, собранных в разных местах произрастания, колеблются по длине плода от 0,6 до 1,4 см, по ширине – от 0,5 до 1,1 см, масса 1000 штук колеблется от 9 до 18 г, и в среднем составляет примерно 13–14 г. Мелкие мерикарпии имеют следующие размеры: от 0,7 до 0,9 см в длину и от 0,3 до 0,5 см в ширину. Масса 1000 штук колеблется от 10,5 до 11,8 г.

В таблице 2 приведены данные биометрических показателей плодов *H. sosnowskyi* в зависимости от положения их в центральном зонтике и разобранных на ситах по фракциям (размерам) больше 0,7 см (крупные), и больше 0,5 см (мелкие).

Как видно из приведенных в таблице 2 данных, крупные семена краевых зонтиков центрального зонтика имеют максимальные размеры. Их длина составляет от 1,35 до 1,6 см, ширина – от 7,5 до 8,0 мм. Масса 1000 шт. колеблется от 14,9 до 17,5 г. Мелкие плоды, сформированные в центре центрального зонтика, имеют массу 1000 шт. от 10,8 до 14,2 г; длина мерикарпии составляет 1,0–1,4 см, ширина – от 0,5 до 0,6 см.

Ранее для разных видов рода *Heracleum* были выявлены закономерности влияния местоположения и размеров семян, которые приводят к разнокачественности мерикарпии и разным ритмам их прорастания и развития особей нового поколения (Tkachenko, 2009). Подобные закономерности отмечали на территории Чехии для борщевика Мантегации (*Heracleum mantegazzianum* Sommier & Levier) (Moravcová et al., 2005; 2007).

Подсчет числа лучей в центральном зонтике и зонтике первого порядка *H. sosnowskyi* (см. рисунок), а также числа лучиков (цветков) приведен в таблице 3.

Таблица 1. Биометрические показатели мерикарпий *Heracleum sosnowskyi* Manden. в зависимости от места произрастания в Ленинградской области и года сбора

Table 1. Biometric indicators of *Heracleum sosnowskyi* Manden. mericarps depending on the place of growth in Leningrad Province and year of collection

Место сбора / Place of collection	Год сбора / Year of collection	Масса 1000 шт., г / 1000 seed weight, g	Длина, см / Length, cm	Ширина, см / Width, cm
Гатчинский район, окр. пос. Бегуницы	2014	$\frac{13,6}{(10,5 \div 16,1)}$	$\frac{1,0}{0,7 \div 1,4}$	$\frac{0,6}{0,3 \div 1,1}$
то же	2014 (> 0,7 см)*	$\frac{15,6}{(14,9 \div 16,1)}$	$\frac{1,2}{0,9 \div 1,4}$	$\frac{0,85}{0,7 \div 1,1}$
то же	2014 (> 0,5 см)	$\frac{11,5}{(10,5 \div 11,8)}$	$\frac{0,8}{0,7 \div 0,9}$	$\frac{0,4}{0,3 \div 0,5}$
Гатчинский район, окр. пос. Коммунар	2015	$\frac{15,6}{(9,1 \div 17,9)}$	$\frac{1,2}{0,8 \div 1,4}$	$\frac{0,68}{0,4 \div 0,8}$
Выборгский район, окр. поселения Симагино	2016	$\frac{13,4}{(7,8 \div 16,6)}$	$\frac{1,2}{0,8 \div 1,4}$	$\frac{0,8}{0,7 \div 1,0}$
Выборгский район, окр. дер. Ольшаники	2013	$\frac{12,1}{(8,2 \div 15,8)}$	$\frac{0,89}{0,6 \div 1,3}$	$\frac{0,63}{0,4 \div 0,8}$
то же	2014 (центральный зонтик)	$\frac{15,2}{(9,9 \div 17,2)}$	$\frac{0,99}{0,7 \div 1,4}$	$\frac{0,60}{0,5 \div 0,8}$
то же	2014 (зонтики первого порядка)	$\frac{13,4}{(7,9 \div 16,8)}$	$\frac{1,1}{0,7 \div 1,4}$	$\frac{0,58}{0,4 \div 0,7}$
то же	2015	$\frac{14,9}{(9,4 \div 17,9)}$	$\frac{0,98}{0,8 \div 1,4}$	$\frac{0,62}{0,5 \div 0,8}$
то же	2016	$\frac{12,1}{(8,2 \div 15,8)}$	$\frac{0,89}{0,6 \div 1,3}$	$\frac{0,63}{0,4 \div 0,8}$
то же	2017 (центральный зонтик)	$\frac{16,1}{(14,9 \div 17,5)}$	$\frac{1,2}{0,7 \div 1,4}$	$\frac{0,65}{0,5 \div 0,8}$
то же	2017 (зонтики первого порядка)	$\frac{13,6}{(7,3 \div 15,9)}$	$\frac{1,1}{0,6 \div 1,3}$	$\frac{0,60}{0,4 \div 0,7}$
то же	2018	$\frac{14,7}{(9,2 \div 17,9)}$	$\frac{0,98}{0,7 \div 1,4}$	$\frac{0,62}{0,5 \div 0,8}$
то же	2019	$\frac{13,8}{(8,1 \div 15,9)}$	$\frac{0,89}{0,6 \div 1,4}$	$\frac{0,64}{0,4 \div 0,8}$

Примечание (тут и далее): в числителе приведены средние значения с вероятностью 95%, в знаменателе – диапазон значений $\min \div \max$;

* – > 0,7 см крупные семена, размеры которых больше этого диаметра сит, а > 0,5 см – мелкие, размеры которых больше 0,5, но меньше 0,7 см

Note (here and after): the numerator presents values with a probability of 95%, the denominator shows the $\min \div \max$ range of values;

the asterisk (*) indicates large seeds (> 0.7 cm); > 0.5 cm means small seeds with sizes larger than 0.5 cm but smaller than 0.7 cm

Таблица 2. Биометрические показатели мерикарпий *Heracleum sosnowskyi* Manden. разных фракций в зависимости от положения в центральном зонтике, собранных в Ленинградской области в 2017 г.

Table 2. Biometric indicators of *Heracleum sosnowskyi* Manden. mericarps from different fractions, collected in 2017 in Leningrad Province, depending on their position in the central umbel

Показатели / Indicators	Положение плодов в зонтике / Position of fruit in the umbel	
	Краевое / Marginal	Центральное / Central
Фракция семян > 0,7 см		
Масса 1000 шт., г	$\frac{16,1}{(14,9 \div 17,5)}$	$\frac{14,5}{(12,8 \div 15,4)}$
Длина мерикарпия, см	$\frac{1,46}{(1,35 \div 1,6)}$	$\frac{1,34}{(1,1 \div 1,6)}$
Ширина мерикарпия, см	$\frac{0,78}{(0,75 \div 0,8)}$	$\frac{0,77}{(0,7 \div 0,8)}$
Фракция семян > 0,5 см		
Масса 1000 шт., г	$\frac{14,3}{(13,5 \div 15,2)}$	$\frac{12,7}{(10,8 \div 14,2)}$
Длина мерикарпия, см	$\frac{1,2}{(1,0 \div 1,4)}$	$\frac{1,18}{(1,0 \div 1,4)}$
Ширина мерикарпия, см	$\frac{0,57}{(0,52 \div 0,6)}$	$\frac{0,56}{(0,5 \div 0,6)}$

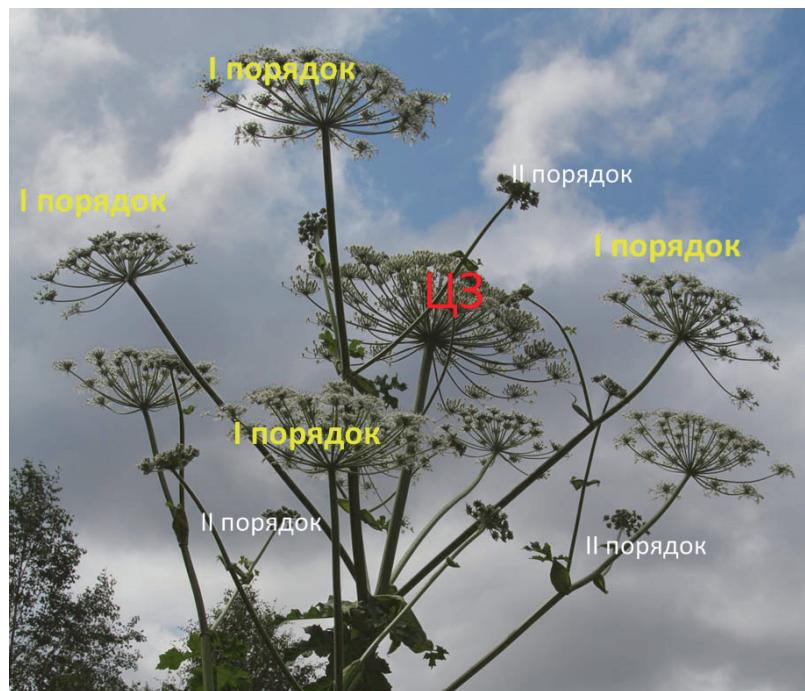


Рисунок. Размещение на растении *Heracleum sosnowskyi* Manden. зонтиков разного порядка (центрального, I и II порядков)

Figure. Arrangement of umbels of different orders (central, I and II orders) on a plant of *Heracleum sosnowskyi* Manden.

Таблица 3. Число зонтиков, цветков и потенциальная семенная продуктивность образцов *Heracleum sosnowskyi* Manden., собранных в Ленинградской области в 2017 г.

Table 3. Numbers of umbels and flowers, and potential seed productivity of *Heracleum sosnowskyi* Manden. samples, collected in 2017 in Leningrad Province

Показатели / Indicators	Центральный / Central	I порядка / Of the I Order	II порядка / Of the II order
Зонтик	1	$\frac{6}{(3 \div 11)}$	$\frac{8}{(6 \div 12)}$
Лучей	$\frac{131,9}{(86 \div 178)}$	$\frac{72,7}{(59 \div 106)}$	$\frac{34,8}{(18 \div 45)}$
Лучиков в зонтичке (цветков на луче)	$\frac{54,0}{(49 \div 67)}$	$\frac{28,4}{(18 \div 37)}$	$\frac{18,9}{(11 \div 25)}$
Потенциальная семенная продуктивность	$\frac{7122,6}{(4214 \div 32026)}$	$\frac{2064,7}{(1062 \div 3922)}$	$\frac{657,7}{(198 \div 1125)}$
Число мерикарпиев	$\frac{14245,2}{(8428 \div 64052)}$	$\frac{24776,4}{(6360 \div 86284)}$	$\frac{10523,2 *}{(2376 \div 27000)}$

Примечание: * – зонтики второго порядка часто семян не образуют вовсе, так как состоят преимущественно из функционально мужских цветков (до 90–98%), и их не принимали во внимание

Note: the asterisk (*) indicates that second-order umbels often do not develop seeds at all, since they mainly consist of functionally male flowers (up to 90–98%), so they were not taken into account

Как видно из данных таблицы 3, у особи *H. sosnowskyi* всегда один центральный зонтик; число зонтиков первого порядка в среднем 6, и их число варьирует от 3 до 11; зонтиков второго порядка в среднем 8 (их число колеблется от 6 до 12). Наибольшее число лучей всегда несет центральный зонтик, порядка 120–140. С возрастанием порядка зонтика число лучей (несущих зонтики I и II порядков) снижается до 70-ти (лучей, несущих зонтички) у зонтиков первого и до 35-ти (лучей) у зонтиков второго порядка. Чаще всего на одном растении насчитывается от 4-5 до 6-7 зонтиков первого порядка и от 5-7 до 7-12 зонтиков второго порядка. Однако зонтики второго порядка часто семян не образуют вовсе, так как состоят преимущественно из функционально мужских цветков (до 90–98%), и этими значениями можно пренебречь при подсчете семенной продуктивности растений (Tkachenko, 1989). Таким образом, одно среднее растение *H. sosnowskyi*, находящееся в генеративном состоянии, в условиях Ленинградской области производит минимально от 14–17 и максимально до 150 тысяч семян (мерикарпиев). Одно растение в среднем образует около 49 000 мерикарпиев.

При обследовании зарослей *H. sosnowskyi* в Выборгском районе в конце октября и начале ноября 2015 и 2016 г. было обнаружено от 25–30 до 80–85 особей молодых растений (всходов и проростков), при этом некоторые особи переходили в имматурное состояние (имели 2-3 настоящих листа). Подобные данные приведены для других регионов (Panasenko, 2017). Для подтверждения факта прорастания семян борщевика в год созревания были поставлены лабораторные опыты по определению всхожести свежесобранных мерикарпиев (табл. 4). Выявлено, что всхожесть свежесобранных плодов *H. sosnowskyi*, то есть собранных в конце августа и/или в начале сентября, составляет от 3–5 до 15% (!!). Это свидетельствует о том, что у части образовавшихся мерикарпиев зародыш полностью развит и отсутствуют механизмы морфофизиологического торможения. Схожие данные были получены S. Jurkonienė et al.

(2016). Прорастание семян *H. sosnowskyi*, собранных в конце лета – начале осени, растянуто: так, в лабораторных условиях появление первых 3–5 всходов отмечали за 5–7 дней. При хранении собранных образцов плодов в условиях лаборатории их всхожесть снижается (вероятно, наступает морфофизиологический покой), и лишь в весенние месяцы она несколько возрастает. Но при закладке мерикарпиев на стратификацию под зиму (вариант V) лабораторная и полевая всхожесть составляет от 55 до 99%.

При сборе мерикарпиев *H. sosnowskyi* к концу октября (в последние годы, 2016, 2017, 2018 и 2019, сентябрь и октябрь в Ленинградской области теплые) под отплодоносящими экземплярами присутствовали как всходы (от 20 до 40 шт. на один м²), так и проростки с 1-2 настоящими листьями (от 40 до 60 шт. на один м²). Весной, после схода снега, вокруг генеративных растений всегда отмечается значительное число проросших мерикарпиев *H. sosnowskyi*. Плоды, упавшие на отмирающие листья борщевиков или ветошь злаков, – не прорастают ни осенью, ни весной следующего года.

Лабораторная всхожесть плодов *H. sosnowskyi*, собранных сразу после их созревания в августе (см. табл. 4), составила до 15%. Таким образом, видно, что часть плодов борщевика не имеет периода покоя и не нуждается в предпосевной обработке (стратификации). Мерикарпии, собранные в октябре и ноябре, давали низкий процент лабораторной всхожести – не больше 5%. Собранные зимой (февраль) и в начале весны (март) по снегу, когда единичные плоды оставались в это время в центральном зонтике и в зониках первого порядка, имели лабораторную всхожесть чуть выше – до 8%. А семена, собранные в апреле и мае, уже не проросли. Но, посаженные в горшки в мае и прикопанные на гряды, эти плоды образовали до 50% всходов весной следующего года. Так как эти горшки не удаляли с гряд (удаляли только проростки) и оставили еще на год – то на третий год после созревания проросло еще около 40% плодов. Таким образом, выполненные (полноцен-

Таблица 4. Динамика лабораторной всхожести мерикарпий *Heracleum sosnowskyi* Manden. (%) в зависимости от даты сбора, месяца года и условий хранения

Table 4. In-lab germination dynamics of *Heracleum sosnowskyi* Manden. mericarps (%) depending on the date of collection, month of the year, and storage conditions

Варианты опыта / Experiment versions	Месяцы / Months											
	VIII	IX	X	XI	XII	I	II	III	IV	V	VI	
I	15	7	5	5	–	–	7	8	0	0	–	
II	–	–	0	3	3	2	5	8	12	10	12	
III	–	–	–	8	5	18	24	35	29	40	21	
IV	–	–	–	5	17	29	45	78	86	87	–	
V	–	–	–	–	–	55	75	87	95	99	–	

Примечание: Варианты опыта: I – свежесобранные семена (мерикарпии, собранные в августе, сентябре, октябре, ноябре, феврале, марте, апреле и мае, ставили на проращивание через два дня после их сбора); II – сухие семена, хранение в лаборатории (собраны в августе); III – сухие семена, хранение в холодильнике (заложены в октябре); IV – стратифицированные (в песке, в холодильнике при +5°C; заложены в октябре); V – стратифицированные (в песке, на улице, под снегом; заложены в октябре). Прочерк (–) – эти варианты не ставили

Note: Experiment versions: I – freshly harvested seeds (mericarps collected in August, September, October, November, February, March, April and May were placed for germination two days after their collection); II – dry seeds placed for storage in the lab (collected in August); III – dry seeds stored in a refrigerator (placed for storage in October); IV – stratified seeds (in sand, in a refrigerator at +5°C; placed in October); V – stratified seeds (in sand, outdoors, under snow; placed in October). A dash (–) means that these versions of the experiment were not performed

ные) мерикарпии *H. sosnowskyi*, находящиеся в почве, сохраняют всхожесть не менее трех лет.

При сборе плодов в зимнее время обратили внимание на то, что они легко осыпались с соцветий при сборе и легко разлетались от порывов ветра. Таким образом, подтверждено положение Н. Н. Панасенко (Panasenko, 2017) о том, что борщевики распространяются не только осенью, сразу после созревания, но и в зимнее время. Наличие крыловидных выростов на семенах способствует хорошим летным качествам семян, и они разносятся ветром по снежному насту на значительные расстояния – новые растения были отмечены на расстоянии 150–250 м от существующих зарослей *H. sosnowskyi*.

Мерикарпии после стратификации в течение более чем 90–120 дней (в песке, прикопанные в горшках на улице, пробывшие под снегом от 60 до 90 дней) в лабораторных условиях начинают прорастать уже на 3–5 день. Максимум (от 45–50 до 60–70%) всходов *H. sosnowskyi* в лабораторных условиях отмечается уже на 7–10 день. И, суммарно за 30 дней, для крупных плодов центрального зонтика всхожесть составляет до 90–98% и 67–85% – для мелких мерикарпий из зонтиков первого порядка. Плоды, находящиеся на стратификации в холодильной камере при +5°, уже в конце марта начинают прорастать непосредственно в камере, прямо в капроновых мешочках.

Заключение

На биометрические параметры мерикарпий *Heracleum sosnowskyi* Manden., произрастающего в Ленинградской области, место произрастания и год созревания оказывают незначительное влияние. Мерикарпии,

занимающие краевое положение в краевых зонтичках центрального зонтика, имеют максимальные показатели размеров (до 1,2 × 0,85 см) и массы 1000 шт. (до 15,6 г). Мерикарпии, занимающие центральное положение в центральном зонтике, имеют меньшие значения размеров (0,8 × 0,4 см) и массы 1000 шт. (до 11,8 г). С возрастанием порядка зонтика эти биометрические показатели мерикарпий снижаются.

В лабораторных условиях собранные вскоре после созревания (в августе) плоды *H. sosnowskyi* прорастают до 15%. В годы с теплой и продолжительной осенью часть плодов, упавших на землю, прорастает и успевает достичь ювенильного состояния (формируют 2–3 настоящих листа) до наступления морозов.

Выполненные мерикарпии, не попавшие в благоприятные условия для прорастания, сохраняют жизнеспособность не менее трех лет. При хранении плодов борщевика в лабораторных условиях, они теряют всхожесть в течение года. Для их проращивания необходимо прибегать к многоэтапной стратификации.

В зарослях *H. sosnowskyi* растения, достигшие генеративного состояния, зацветают не одновременно, что обеспечивает хорошую опыляемость женских и обоеполых цветков центрального зонтика и зонтика первого порядка, а также неравномерное созревание плодов в зарослях борщевиков. Мерикарпии, созревшие позже, которые по тем или иным причинам не осыпались осенью, не были сбиты дождями и снегом, распространяются ветром в зимнее морозное время по снежному насту. Молодые розетки и/или отдельно стоящие генеративные особи *H. sosnowskyi* были зафиксированы на удалении 150–300 метров по розе ветров от зарослей борщевика вдоль дорог, в том числе и на новых вырубках.

Работа выполнена в рамках государственного задания по плановой теме «Коллекции живых растений Ботанического института им. В.Л. Комарова (история, современное состояние, перспективы использования)», номер AAAA-A18-118032890141-4.

The research was performed in the framework of the State Task according to the planned theme "Collections of Live Plants at the Komarov Botanical Institute (History, Modern State, and Prospects of Utilization)," No. AAAA-A18-118032890141-4.

References/Литература

- Afonin A.N., Luneva N.N., Li Yu.S., Kotsareva N.V. Ecological-geographical analysis of distribution pattern and occurrence of cow-parsnip (*Heracleum sosnowskyi* Manden) with respect to area aridity and its mapping in European Russia. *Russian Journal of Ecology*. 2017;48(1):86-89. DOI: 10.7868/S0367059717010036
- Dehghan H., Sarrafi Y., Salehi P. Antioxidant and antidiabetic activities of 11 herbal plants from Hyrcania region, Iran. *Journal of Food Drug Analysis*. 2016;24(1):179-188. DOI: 10.1016/j.jfda.2015.06.010
- Ishmuratova M.M., Tkachenko K.G. Seeds of herbaceous plants. Features of the latent period, use in introduction and reproduction *in vitro* (Semena travyanistykh rasteniy. Osobennosti latentnogo perioda, ispolzovaniye v introduktsii i razmnozhenii *in vitro*). Ufa: Gilem; 2009. [in Russian] (Ишмуратова М.М., Ткаченко К.Г. Семена травянистых растений. Особенности латентного периода, использование в интродукции и размножении *in vitro*. Уфа: Гилем; 2009).
- Jahodová S., Trybush S., Pyšek P., Wade M., Karp A. Invasive species of *Heracleum* in Europe: an insight into genetic relationships and invasion history. *Diversity and Distributions*. 2007;13(1):99-114. DOI: 10.1111/j.1472-4642.2006.00305.x
- Jurkonienė S., Žalnieriū T., Gavelienė V., Švegždienė D., Šiliauskas L., Skridlaitė G. Morphological and anatomical comparison of mericarps from different types of umbels of *Heracleum sosnowskyi*. *Botanica Lithuanica*. 2016;22(2):161-168. DOI: 10.1515/botlit-2016-0017
- Koval S.F., Shamanin V.P. A plant in experiment (Rasteniye v opytye). Omsk; 1999. [in Russian] (Коваль С.Ф., Шаманин В.П. Растение в опыте. Омск; 1999).
- Krinke L., Moravcová L., Pyšek P., Jarošík V., Pergl J., Perglova I. Seed bank of an invasive alien, *Heracleum mantegazzianum*, and its seasonal dynamics. *Seed Science Research*. 2005;15(3):239-248. DOI: 10.1079/SSR2005214
- Moravcová L., Gudžinskas Z., Pyšek P., Pergl J., Perglová I. Seed ecology of *Heracleum mantegazzianum* and *H. sosnowskyi*, two invasive species with different distributions in Europe. In: P. Pyšek, M.J.W. Cock, W. Nentwig, H.P. Ravn (eds). *Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*)*. CAB International; 2007. p.157-169.
- Moravcová L., Perglová I., Pyšek P., Jarošík V., Pergl J. Effects of fruit position on fruit mass and seed germination in the alien species *Heracleum mantegazzianum* (Apiaceae) and the implications for its invasion. *Acta Oecologica*. 2005;28(1):1-10. DOI: 10.1016/j.actao.2005.01.004
- Mysnik E.N. Potential area of Sosnowsky's hogweed in Russia (Potentsialny areal borshchevika Sosnovskogo na territorii Rossii). In: *Phytosanitary Optimization of Agroecosystems. Vol. 2 (Fitosanitarnaya optimizatsiya agroekosistem. T. 2)*. St. Petersburg; 2013. p.301-302. [in Russian] (Мысник Е.Н. Потенциальный ареал борщевика Сосновского на территории России. В кн.: *Фитосанитарная оптимизация агрозоосистем. Т. 2*. Санкт-Петербург; 2013. С.301-302).
- Nikolaeva M.G., Razumova M.V., Gladkova V.N. A guide to germinating dormant seeds (Spravochnik po prorashchivaniyu pokoyashchikhsya semyan). Leningrad; 1985. [in Russian] (Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. Справочник по проращиванию покоящихся семян. Ленинград; 1985).
- Panasenko N.N. Some issues in biology and ecology of *Heracleum sosnowskyi* Manden. *Russian Journal of Biological Invasions*. 2017;(2):95-106. [in Russian] (Панасенко Н.Н. Некоторые вопросы биологии и экологии борщевика сосновского (*Heracleum sosnowskyi* Manden.). *Российский журнал биологических инвазий*. 2017;(2):95-106).
- Satsyperova I.F. Hogweeds of the USSR flora are new fodder plants (Borshcheviki flory SSSR – novye kormovye rasteniya). Leningrad; 1984. [in Russian] (Сацыперова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. Ленинград; 1984).
- Skupchenko L.A. Seed studies of hogweed in the North (Semenovedeniye borshchevika na Severe). Leningrad; 1989. [in Russian] (Скупченко Л.А. Семеноведение борщевика на Севере. Ленинград; 1989).
- Tkachenko K.G. Features of flowering and seed productivity of some *Heracleum* L. spp. grown in Leningrad Province (Osobennosti tsveteniya i semennaya produktivnost nekotorykh vidov *Heracleum* L., vyrashchennykh v Leningradskoy oblasti). *Rastitelnye Resursy = Plant Resources*. 1989;25(1):52-61. [in Russian] (Ткаченко К.Г. Особенности цветения и семенная продуктивность некоторых видов *Heracleum* L., выращенных в Ленинградской области. *Растительные ресурсы*. 1989;25(1):52-61).
- Tkachenko K.G. Giant hogweeds (genus *Heracleum* L.): pro et contra. *Biosphere*. 2015;7(2):209-219. [in Russian] (Ткаченко К.Г. Борщевики (род *Heracleum* L.): pro et contra. *Биосфера*. 2015;7(2):209-219).
- Tkachenko K.G. *Heracleum* L. genus – economic plants. *Bulletin of Udmurt University, Series 6. Biology. Earth Sciences*. 2014;(4):27-33. [in Russian] (Ткаченко К.Г. Род Борщевик (*Heracleum* L.) – хозяйствственно-полезные растения. *Вестник Удмуртского университета. Серия 6. Биология. Науки о земле*. 2014;(4):27-33).
- Tkachenko K.G. Heterodiaspria and seasons fluctuation in rhythms of germination. *Belgorod State University Scientific Bulletin. Natural Sciences Series*. 2009;11(66):44-50. [in Russian] (Ткаченко К.Г. Гетеродиаспория и сезонные колебания в ритмах прорастания. *Научные ведомости Белгородского государственного университета. Серия Естественные науки*. 2009;11(66):44-50).
- Tkachenko K.G., Krasnov A.A. *Heracleum sosnowskyi*: an environmental problem or a crop of the future? (Review). *Bulletin of the Botanical Garden-Institute FEB RAS*. 2018;(20):1-22. [in Russian] (Ткаченко К.Г., Краснов А.А. Борщевик Сосновского: экологическая проблема или сельскохозяйственная культура будущего? (Обзор). *Бюллетень Ботанического сада-института ДВО РАН*. 2018;(20):1-22). DOI: 10.17581/bbgi2002
- Vinogradova Yu.K., Kuklina A.G. Resource potential of invasive plant species. Possibilities of using alien spe-

cies (Resursny potentsial invazionnykh vidov rasteniy. Vozmozhnosti ispolzovaniya chuzherodnykh vidov). Moscow: GEOS; 2012. [in Russian] (Виноградова Ю.К., Куклина А.Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. Москва: ГЕОС; 2012).
Yaman T., Uyar A., Celik I., Alkan E.E., Keles O.F., Yener Z. Histopathological and immunohistochemical study

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

Ткаченко К.Г. Гетеромерикарпия *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Umbelliferae = Apiaceae). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):156-163. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-156-163

Tkachenko K.G. Heteromericarpy of *Heracleum sosnowskyi* Manden. (Umbelliferae = Apiaceae). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):156-163. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-156-163

ORCID

Tkachenko K.G. <https://orcid.org/0000-0001-6841-6561>

of antidiabetic effects of *Heracleum persicum* extract in experimentally diabetic rats. *Indian Journal of Pharmaceutical Education and Research*. 2017;51(3s2):450-457. DOI: 10.5530/ijper.51.3s.66

Zhang H., Su Y., Wang X., Mi J., Huo Y., Wang Z. et al. Anti-diabetic activity and chemical constituents of the aerial parts of *Heracleum dissectum* Ledeb. *Food Chemistry*. 2017;214:572-579. DOI: 10.1016/j.foodchem.2016.07.065

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/10.30901/2227-8834-2020-4-156-163>

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 / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Оздоровление сортов картофеля из коллекции ВИР от вирусов

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-164-172 

УДК: 635.21: 632.3

Поступление/Received: 19.10.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Е. С. БЕСПАЛОВА*, М. М. АГАХАНОВ,
С. Б. АРХИМАНДРИТОВА, М. В. ЕРАСТЕНКОВА,
Ю. В. УХАТОВА

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

Sanitization of potato varieties from
the VIR collection against viruses

Е. С. БЕСПАЛОВА*, М. М. АГАХАНОВ,
С. Б. АРХИМАНДРИТОВА, М. В. ЕРАСТЕНКОВА,
Ю. В. УХАТОВА

N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
*✉ e.bespalova@vir.nw.ru

Актуальность. Коллекция картофеля ВИР является одной из старейших и богатейших, однако полевые растения постоянно подвергаются воздействию вирусов, снижающему качество клубней. Проведение тщательного мониторинга фитосанитарного статуса образцов картофеля позволяет подобрать наиболее эффективный метод терапии для последующего оздоровления инфицированных растений и получения качественного посадочного материала. **Материалы и методы.** Проделано тестирование 18 сортов картофеля *Solanum tuberosum* L. из коллекции ВИР на наличие вирусов методами ИХА и RT-ПЦР и оздоровление методами культуры меристем и криотерапии. **Результаты и выводы.** При тестировании на наличие вирусов полевых растений картофеля выявлены наиболее часто встречающиеся вирусы – PVX, PVS и PVA. Вирус PSTVd полностью отсутствовал у всех протестированных образцов. Проделана оценка эффективности оздоровления *in vitro* растений картофеля от вирусов методом культуры меристем. Процент оздоровления составил: PVS – 0%, PVX – 0%, PVA – 33,4%, PLRV – 50%, PVY – 72,3%, PVM – 83,4%. Показано, что оздоровление методом культуры меристем наиболее эффективно в отношении вирусов PVY и PVM. В ходе оценки эффективности посткриогенного восстановления микрорастений картофеля определен уровень посткриогенной регенерации апексов микрорастений картофеля: в среднем по выборке 22,3%. Минимум наблюдали у образца к-16762 'Sagita N' (5%), максимум – у образца к-1375 'Marta' (41,7%). Анализ эффективности оздоровления образцов картофеля от вирусов методом криотерапии *in vitro* показал, что процент оздоровления составил: PVY – 100%, PVA – 100%, PVM – 88,9%, PVS – 77,8%, PVX – 44,4%. Таким образом, методы оздоровления от вирусов – культура апикальных меристем и криотерапия – эффективны в отношении вирусов PVY, PVA, PVM, однако в случае множественной инфекции необходимо комбинировать элементы различных протоколов оздоровления для повышения эффективности процедуры оздоровления.

Ключевые слова: *Solanum tuberosum*, криотерапия, диагностика патогенов, фитосанитарное состояние.

Background. VIR's potato collection is one of the oldest and richest; however, it is constantly exposed to viruses that negatively affect useful agronomic properties of tubers. Close monitoring of the phytosanitary state of potato accessions helps to select the most effective method of therapy for subsequent healing of infected plants and obtaining high-quality planting material. **Materials and methods.** The research was aimed at improving the health of 18 varieties of *Solanum tuberosum* L. from the VIR collection. Testing for the presence of viruses was based on the ICA and RT-PCR techniques, and the consequent healing was performed using the methods of meristem culture and cryotherapy. **Results and conclusions.** During the field test of potato plants, PVX, PVS and PVA were found to be the most common viruses. PSTVd was completely absent in all tested accessions. The effectiveness of *in vitro* healing of potato plants from viruses was assessed using meristem culture. The percentage of healed plants was 0% for PVS, 0% for PVX, 33.4% for PVA, 50% for PLRV, 72.3% for PVY, and 83.4% for PVM. Healing with meristem culture was shown to be the most effective against PVY and PVM. While assessing the effectiveness of post-cryogenic restoration of potato microplants, the level of post-cryogenic regeneration of the shoot tips in potato microplants was determined at 22.3% on average for a sample. The minimum was observed in k-16762 'Sagita N' (5%), and the maximum in k-1378 'Marta' (41.7%). Analysis of the effectiveness of potato recovery from viruses by *in vitro* cryotherapy showed that the percentage of recovered plants was 100% for PVY, 100% for PVA, 88.9% for PVM, 77.8% for PVS, 44.4% for PVX. Thus, the techniques of apical meristem culture and cryotherapy proved to be effective against PVY, PVA and PVM viruses. However, in the case of multiple infections, it is necessary to combine elements of different healing protocols to increase the effectiveness of the healing procedure.

Key words: *Solanum tuberosum* L., cryotherapy, diagnostics of pathogens, phytosanitary state.

Введение

Картофель, занимает четвертое место (Genebank Standards..., 2014) в мировом производстве важнейших культур сельского хозяйства после риса, пшеницы и кукурузы. Клубни картофеля очень питательны и содержат в себе практически все необходимые для человека питательные вещества: витамины, каротиноиды, минеральные соединения, крахмал, белок, сахар (Truskinov, 1987; Trofimets, 1990).

Во Всероссийском институте генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) сохраняют одну из крупнейших и старейших в мире коллекций образцов картофеля, которая является частью уникальной научной установки «Коллекция генетических ресурсов растений ВИР» (регистрационный номер на портале: 505851; <http://ckp-rf.ru/auth/login.php>). В состав коллекции картофеля ВИР входят образцы как диких и культурных видов, так и межвидовых гибридов (Rogozina et al., 2018). В коллекции поддерживается около 2500 сортов картофеля отечественной и зарубежной селекции. Картофель является вегетативно размножаемой культурой, поэтому сортовая коллекция поддерживается в виде клонов и ежегодно высаживается в поле для получения свежих репродукций клубней, идентичных материнским и сохраняющих все сортовые признаки.

Известно, что полевые растения постоянно подвержены воздействию экстремальных факторов внешней среды: биотических и абиотических. Большой вред полевым растениям наносят болезни: бактериальные, фитоплазменные, вирусные, вироидные и т. п. Наиболее вредоносными фитопатогенами являются вирусы (Streltsova et al., 2014; Biryukova et al., 2019). Из 40 известных вирусов, поражающих картофель, к наиболее вредоносным относят: Y-вирус картофеля = *Potato virus Y* (YBK, PVY), вирус скручивания листьев картофеля = *Potato leaf roll virus* (BCLK, PLRV), X-вирус картофеля = *Potato virus X* (XBK, PVX), S-вирус картофеля = *Potato virus S* (SBK, PVS), M-вирус картофеля = *Potato top-top virus* (MBK, PVM), A-вирус картофеля = *Potato virus A* (ABK, PVA). На территории России и стран СНГ чаще всего можно встретить такие вирусы, как YBK, BCLK, XBK, SBK, MBK. К главным переносчикам вирусов в полевых условиях относят насекомых (в частности тлей); также вирусы могут передаваться контактным способом (Blotskaya, 1989; Loenbenstein, 2001).

Вироид веретеновидности клубней картофеля = *Potato spindle tuber viroid* (BBKK, PSTVd) является первым обнаруженным вироидом. PSTVd представляет собой одноцепочечную молекулу РНК длиной 359 нуклеотидов (Drygin et al., 2007). В природе поражает представителей семейства Пасленовые (Solanaceae Juss.), в том числе, картофель и томаты, причем заражение может протекать бессимптомно. При обнаружении вироида необходимо выбраковывать зараженный образец, поскольку до настоящего времени способов оздоровления от PSTVd не существует, а скорость перезарождения здоровых образцов от пораженных вироидом очень высока.

Полевые коллекции картофеля могут накапливать вирусные и вироидные инфекции. Как известно из литературы и практики, под влиянием вирусов и вироида потери урожая картофеля составляют 20–85% (Blotskaya, 1989; Anisimov et al., 2009).

Поэтому возникает необходимость проведения тщательного мониторинга фитосанитарного статуса образцов картофеля, результаты которого позволяют подобрать наиболее эффективный метод терапии для последующего оздоровления инфицированных растений.

Для выявления вирусов используют следующие методы тестирования: иммуноферментный анализ (ИФА), иммунохроматографический анализ (ИХА), ПЦР с обратной транскрипцией (ОТ-ПЦР) и ПЦР в реальном времени (РТ-ПЦР).

В качестве способов оздоровления растений от вирусов используют различные методы терапии: культуры апикальных меристем, термотерапию, химиотерапию, криотерапию, электротерапию, а также комплексную (комбинированную) терапию, включающую комбинацию приемов различных методов.

Цель данной работы – тестирование сортов картофеля *Solanum tuberosum* L. из коллекции ВИР на наличие вирусов PVX, PVY, PVA, PVS, PLRV, PVM и вириода PSTVd и оздоровление от них двумя методами.

Материал и методы

Материалом исследования служили 18 сортов картофеля ('Кореневский' к-1057, 'Приекульский Ранний', к-1350; 'Эпрон', к-1145; 'Agassiz Special', к-20; 'Alpha', к-19487; 'Brondeslev', к-2609; 'Centifolia', к-204; 'Daber', к-1512; 'Deodara', к-1421; 'Dr. McIntosh', к-4754; 'Erntedank'; 'Irish Cobbler', к-24157; 'Marta', 1375; 'Oberarnbacher Fruhe', к-4939; 'Parnassia', к-4755; 'Russet Burbank', к-24158; 'Sagita N', к-16762; 'Sieglinde', к-22140) европейской селекции XX века из коллекции ВИР, полученные в виде клубней с Полярной опытной станции – филиала ВИР (г. Апатиты). В работе были использованы полевые растения и растения *in vitro*.

Введение в культуру in vitro. Микроразмножение проводили в соответствии с методическими указаниями (Dunaeva et al., 2017). Введенные в культуру *in vitro* микрорастения выращивали в течение двух месяцев на питательной среде MS с содержанием сахара – 20 г/л, БАП – 1 мг/л, агар – 6 г/л. Затем микрорастения пересаживали на питательную среду 1/2 MS с содержанием сахара – 30 г/л, агара – 6 г/л на три месяца для накопления в них достаточной концентрации вирусов. Культивирование проводили в условиях световой комнаты при температуре 20°C и 16-часовом фотопериоде (16 ч день / 8 ч ночь).

Тестирование на наличие вирусов методом ИХА. Буфер для ИХА выдерживали при комнатной температуре (18–25°C) в течение 30 минут. Затем буфер переносили из пробирок в специальные зип-пакеты, которые входят в набор для приготовления экстрактов. Вычлененный образец помещали в зип-пакет с буфером и закрывали. Образец измельчали в буфере для смещивания сока растения и буфера (смешивали до максимальной однородности).

В пробирку из-под буфера переносили по 0,5 мл полученного экстракта, после чего в него на 1,5–2,0 минуты вертикально погружали тест-полоски (производства фирмы Bioreba), а затем извлекали их из экстракта и помещали на ровную горизонтальную поверхность. Через 10 минут оценивали результат. При положительном результате проявлялись две полоски, свидетельствующие о наличии вируса в пробе. На тех пробах, на

которых проявлялась только одна полоска, вирусов не было.

Работа была проведена на базе ЦКП «Лаборатории оздоровления генофонда растений» ВИР.

Для тестирования на наличие вирусов использовали метод Real-time PCR и ИХА. Выделение нуклеиновых кислот осуществляли с использованием набора реактивов фирмы «Синтол» (SINTOL..., 2020). Амплификацию проводили в 6-канальном термоцикlerе Real-time CFX96 (BioRad) в соответствии с протоколом компании-поставщика с учетом качества и количества выделенной РНК для каждого образца отдельно.

В качестве оздоровления были выбраны два метода – культура апикальных меристем и криотерапия. Криотерапию проводили с использованием модифицированного метода дропплет-витрификации (Ukhatova et al., 2017; Gavrilenko et al., 2019; Bespalova et al., 2019). Работа была выполнена в трех биологических повторностях на 18 образцах. Статистическую обработку полученных данных проводили с помощью программы Excel 2016.

Результаты

Оздоровление с использованием метода культуры меристем

Проводили тестирование на вирусы методом Real-time PCR до и после введения материала в культуру *in vitro*: брали проростки клубней и микrorастения в возрасте трех месяцев.

В работе тестировали полевые растения и растения *in vitro* образцов картофеля на наличие вирусов PVX, PVY, PLRV, PVM, PVA, PVS и PSTVd (табл. 1).

Исходя из результатов тестирования 18 полевых образцов было установлено, что наиболее встречамыми вирусами являются: PVX (100%), PVS (100%) и PVA (88,8%) (рис. 1).

В свою очередь у растений *in vitro* также наблюдали высокую встречаемость вирусов PVX (100%), PVS (100%) и PVA (66,6%) (рис. 2). Результаты, полученные при тестировании методами RT-PCR и ИХА, полностью совпали, что свидетельствует об их высокой эффективности.

Таблица 1. Тестирование образцов картофеля в поле и *in vitro* на наличие вирусов

Table 1. Testing of potato accessions for viruses in the field and *in vitro*

Название	№ по каталогу	Тип пробы РНК	Наличие вирусов						
			X	Y	L	M	A	S	Vd
Кореневский	1057	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	+	+	-
		полевой	+	-	-	-	-	+	-
Приекульский Ранний	1350	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	+	+	-
		полевой	+	-	-	-	+	+	-
Эпрон	1145	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	+	+	-
		полевой	+	+	-	-	+	+	-
Agassiz Special	20	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	-	+	-
		полевой	+	-	+	-	+	+	-
Alpha	19487	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	+	+	-
		полевой	+	-	-	-	+	+	-
Brondeslev	2609	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	+	+	-
		полевой	+	+	+	-	+	+	-
Centifolia	204	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	+	+	-
		полевой	+	+	-	-	+	+	-
Daber	1512	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	-	+	-
		полевой	+	+	-	-	-	+	-
Deodara	1421	<i>in vitro</i>	+	-	+	+	+	+	-
		полевой	+	-	+	+	+	+	-

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Название	№ по каталогу	Тип пробы РНК	Наличие вирусов						
			X	Y	L	M	A	S	Vd
Dr. McIntosh	4754	<i>in vitro</i>	+	-	+	+	+	+	-
		полевой	+	-	+	+	+	+	-
Erntedank	-	<i>in vitro</i>	+	-	+	+	+	+	-
		полевой	+	+	+	-	+	+	-
Irish Cobbler	24157	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	+	+	-
		полевой	+	-	+	-	+	+	-
Marta	1375	<i>in vitro</i>	+	-	+	-	+	+	-
		полевой	+	-	+	+	+	+	-
Oberarnbacher Fruhe	4939	<i>in vitro</i>	+	+	-	-	-	+	-
		полевой	+	+	+	+	+	+	-
Parnassia	4755	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	-	+	-
		полевой	+	-	-	-	+	+	-
Russet Burbank	24158	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	-	+	-
		полевой	+	-	-	-	+	+	-
Sagita N	16762	<i>in vitro</i>	+	-	-	-	-	+	-
		полевой	+	-	+	+	+	+	-
Sieglinde	22140	<i>in vitro</i>	+	-	+	-	+	+	-
		полевой	+	-	+	-	+	+	-

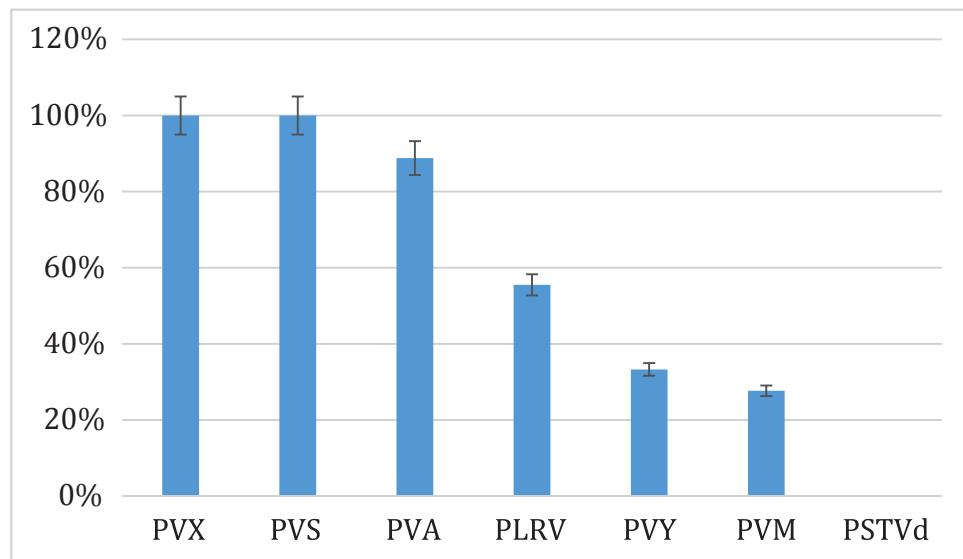
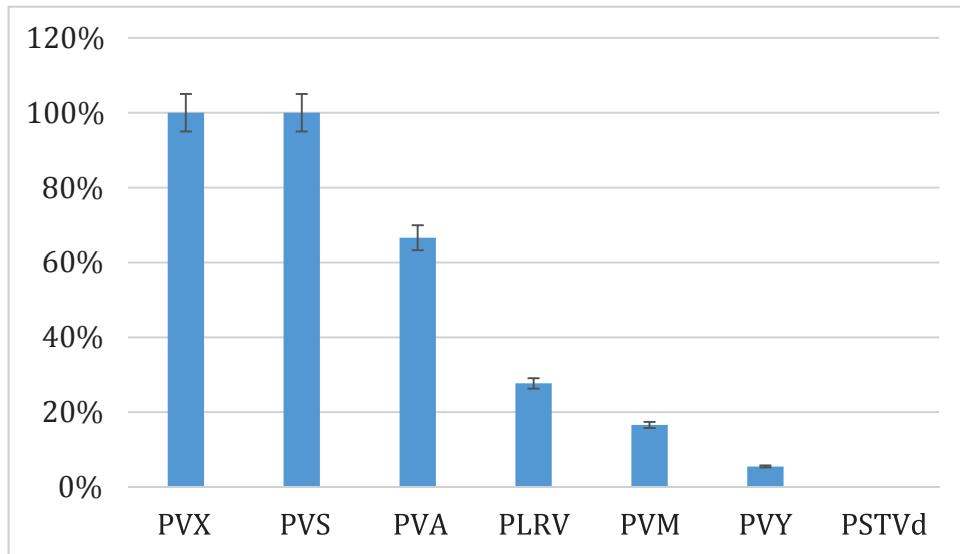


Рис. 1. Встречаемость вирусов у полевых растений

Fig. 1. The occurrence of viruses in field plants

Рис. 2. Встречаемость вирусов у растений *in vitro*Fig. 2. The occurrence of viruses in *in vitro* plants

Таким образом, эффективность оздоровления от вирусов методом культуры апикальных меристем составила: PVX – 0%, PVS – 0%, PVA – 33,4%, PLRV – 72,3%, PVM – 83,4%, PVY – 94,5%.

Следует отметить, что наиболее успешно при использовании этого метода поддаются элиминации вирусы PVY и PVM. Для освобождения растений от оставшихся вирусов (PVS, PVX, PVA) необходимо применять дополнительные методы антивирусной терапии. В нашей работе мы выбрали метод криотерапии, который известен высокой эффективностью в отношении многих вирусов (Ukhatova, 2017; Ukhatova et al., 2017).

Оздоровление с использованием метода криотерапии

Определение уровня посткриогенной регенерации апексов микрорастений образцов картофеля

После тестирования на наличие вирусов для проведения экспериментов по криотерапии были взяты те же образцы картофеля.

В эксперименте использовали апексы микрорастений картофеля. В качестве контроля (без погружения в жидкий азот) использовали 10 апексов, а в опыте (с погружением в жидкий азот) – по 10–20 апексов. Для каждого опыта было проведено три биологических повторности. Экспланты помещали на агаризованную питательную среду MSTo, дополненную зеатин-рибозидом (0,5 мг/л.), ИУК (0,5 мг/л.) и ГК (0,2 мг/л.) (Dunaeva et al., 2011, 2017). Процент жизнеспособности и регенерации эксплантов отмечали на третьей, шестой и восьмой неделях после оттаивания.

Для достоверной оценки эффективности криотерапии сначала были оценены показатели посткриогенного восстановления апексов: процент жизнеспособных апексов и уровень посткриогенной регенерации – долю апексов, сформировавших регенеранты после оттаивания.

Результаты наблюдений и подсчетов представлены в таблице 2.

Как видно из данных, представленных в таблице 2, наиболее высокую жизнеспособность апексов показали образцы 'Marta' (51,7%) и 'Centifolia' (43,3%), самые низ-

кие результаты наблюдались у следующих образцов: 'Sagita N' (5%), 'Russet Burbank', 'Irish Cobbler', 'Приекульский Ранний' (по 10%). Изученные в рамках настоящей работы образцы проявили низкий уровень регенерации верхушечных почек – в среднем по выборке 22,6%, минимум наблюдали у образца 'Sagita N' (5%), максимум – у образца 'Marta' (41,7%). В то же время варианты контроля в данном опыте показали высокий уровень регенерации, что говорит о том, что все манипуляции были проведены правильно.

Ранее в отделе биотехнологии ВИР описанный метод криоконсервации был апробирован на образцах картофеля, прошедших процедуру оздоровления от вирусов до криоконсервации, то есть источником апексов служили оздоровленные микрорастения с подтвержденным безвирусным статусом. В результате после криоконсервации были получены высокие уровни посткриогенной регенерации (Ukhatova, 2017; Ukhatova et al., 2017). В литературе по криоконсервации подчеркивается, что безвирусные растения имеют более высокие показатели восстановления после оттаивания (Wang et al., 2006; Wang, Valkonen, 2009). В настоящей работе источниками эксплантов служили микрорастения, пораженные комплексом вирусов. Таким образом, литературные данные о более высоком уровне посткриогенной регенерации апексов, полученных из свободных от фитопатогенов микрорастений, нами подтверждены. Для изучения эффективности оздоровления микрорастений методом криотерапии необходимо провести тестирование на наличие вирусов у полученных посткриогенных регенерантов. Вероятно, метод криотерапии более эффективен в случае поражения растений единичными вирусами.

Оценка эффективности оздоровления от вирусов методом криотерапии *in vitro*

Тестирование на наличие вирусов у криорегенерантов проводили методом ИХА и методом RT-ПЦР, сравнивая исходные микрорастения с криорегенерантами. Тестирование на наличие вириона провели повторно, для того чтобы исключить возможную контаминацию и подтвердить полученные ранее результаты.

Таблица 2. Показатели посткриогенного восстановления апексов картофеля после оттаивания

Table 2. Indicators of post-cryogenic recovery in potato shoot tips after thawing

Название сорта	№ по каталогу ВИР	Жизнеспособность + LN	Регенерационная способность + LN	Жизнеспособность - LN	Регенерационная способность - LN
Кореневский	1057	28,3 ± 4,4	25,0 ± 2,9	80,0 ± 10,0	80,0 ± 10,0
Приекульский Ранний	1350	10,0 ± 2,8	10,0 ± 2,8	63,3 ± 12	63,3 ± 12,0
Эпрон	1145	28,3 ± 6,0	23,3 ± 8,8	86,7 ± 6,7	66,7 ± 3,3
Agassiz Special	20	26,7 ± 7,3	16,7 ± 7,3	86,7 ± 3,3	86,7 ± 3,3
Alpha	19487	11,6 ± 4,4	15,0 ± 2,8	66,6 ± 12	60,0 ± 14,5
Brondeslev	2609	13,3 ± 6,7	13,3 ± 6,7	86,7 ± 6,7	86,7 ± 6,7
Centifolia	204	43,3 ± 16,6	26,6 ± 10,1	81,4 ± 10,3	81,4 ± 10,3
Daber	1512	18,3 ± 9,3	18,3 ± 9,3	46,6 ± 14,5	46,6 ± 14,5
Deodara	1421	33,3 ± 13,3	26,6 ± 6,6	83,3 ± 12,0	80,0 ± 15,3
Dr. McIntosh	4754	28,3 ± 10,9	21,6 ± 10,1	84,9 ± 2,9	84,9 ± 2,9
Erntedank	-	23,3 ± 8,8	20,0 ± 5,8	96,7 ± 3,3	96,7 ± 3,3
Irish Cobbler	24157	10,0 ± 5,7	10,0 ± 5,7	63,3 ± 3,3	60,0 ± 0,0
Marta	1375	51,7 ± 13,3	41,7 ± 13,6	86,7 ± 13,3	86,7 ± 13,3
Oberarnbacher Fruhe	4939	13,3 ± 6,7	8,3 ± 4,4	80,0 ± 10,0	76,7 ± 8,8
Parnassia	4755	28,3 ± 6,0	30,0 ± 5,7	36,6 ± 3,3	36,6 ± 3,3
Russet Burbank	24158	10 ± 7,6	10,0 ± 7,6	53,3 ± 8,8	50,0 ± 5,7
Sagita N	16762	5,0 ± 2,8	5,0 ± 2,8	40,0 ± 5,7	40,0 ± 5,7
Sieglinde	22140	25,0 ± 2,8	25,5 ± 5,0	80,0 ± 0,0	80,0 ± 0,0
X ± mx		22,6 ± 2,9	19,3 ± 2,2	72,4 ± 4,2	70,2 ± 4,2

Примечание: в таблице представлены значения средних по трем повторностям с величиной ошибки среднего. Приведены данные по выживаемости и регенерационной способности, учтенные на 8 неделе после момента размораживания эксплантов: с погружением в жидкый азот (+LN) и контрольные без погружения (-LN)

Note: The table presents mean values for three replications with the standard error of the mean. The data on the survival and regeneration ability were recorded on the 8th week after the explants stored in liquid nitrogen (+LN) were defrosted and compared with the reference samples that had not been exposed to liquid nitrogen (-LN)

Исходя из проведенного тестирования двумя методами ИХА и RT-ПЦР установлено, что после применения метода криотерапии процент оздоровления от вирусной инфекции составил: PVY – 100%, PVA – 100%, PVX – 44,4–66,7%, PVM – 66,7–88,9%, PVS – 66,7–77,8% (рис. 3).

Результаты показали, что эффективность оздоровления картофеля методом криотерапии составила от 44 до

100%. Поддаются оздоровлению с помощью метода криотерапии вирусы PVY и PVA. Хуже подвергается оздоровлению вирус PVX.

Для повышения эффективности результатов работы по элиминации вирусов, вероятно, следует использовать метод комплексной термо-химиотерапии. На данном этапе можно сказать, что метод криотерапии самый бы-

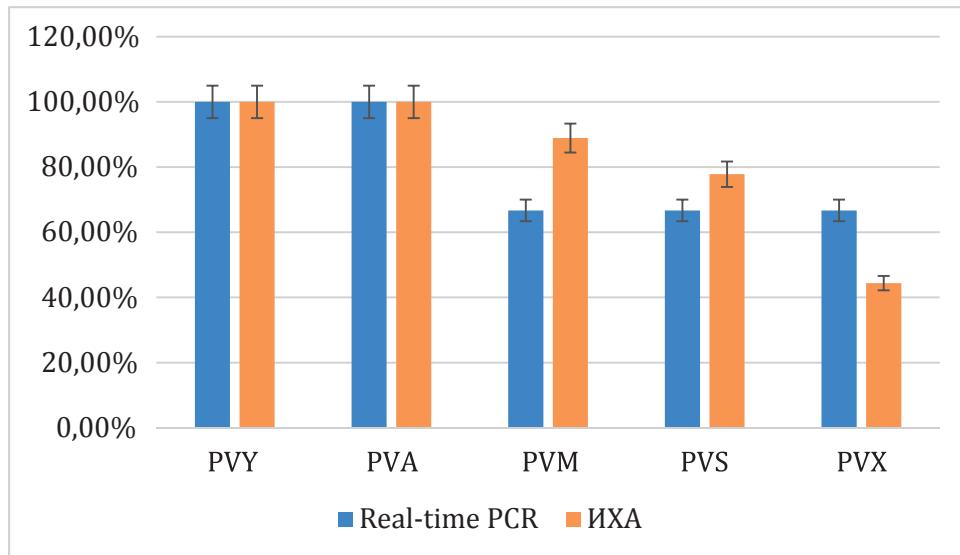


Рис. 3. Процент оздоровленных микрорастений после криотерапии
Fig. 3. Percentage of sanitized microplants after cryotherapy

стрый и простой для получения в короткий срок (50–60 дней) здорового материала. В то же время при использовании метода комплексной термо-химиотерапии нужно потратить не менее 5 месяцев для получения результатов.

В нашей работе растения были поражены множественной вирусной инфекцией, включающей от 3 до 5 вирусов. В литературе описана криотерапия в отношении 1-2 вирусов. Таким образом, для достижения более высоких результатов необходимо комбинирование методов, применяемых при оздоровлении растений картофеля от вирусов.

Заключение

Методы оздоровления от вирусов – культура апикальных меристем и криотерапия – эффективны в отношении вирусов PVY, PVA, PVM, однако в случае множественной инфекции необходимо комбинировать элементы различных протоколов оздоровления для повышения эффективности процедуры оздоровления.

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

The research was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0004 "Collections of vegetatively propagated crops (potato, fruit, berry and ornamental crops, grapes) and their wild relatives at VIR: studying and sustainable utilization".

References/Литература

Anisimov B.V., Belov G.L., Varitsev Yu.A., Elansky S.N., Zhuravsky G.K., Zavriev S.K., Zeyruk V.N., Ivanyuk V.G., Kuznetsova M.A., Plyakhnevich M.P., Pshechenkov K.A.,

Simakov E.A., Sklyarova N.P., Stashevsky Z., Uskov A.I., Yashina I.M. Protection of potatoes from diseases, pests and weeds (Zashchita kartofelya ot bolezney, vrediteley i sornyakov). Moscow: Kartofelevod; 2009. [in Russian] (Анисимов Б.В., Белов Г.Л., Варивцев Ю.А., Еланский С.Н., Журавский Г.К., Завриев С.К., Зейрук В.Н., Иванюк В.Г., Кузнецова М.А., Пляхневич М. П., Пшеченков К.А., Симаков Е.А., Склярова Н.П., Сташевски З., Усков А.И., Яшина И.М. Защита картофеля от болезней, вредителей и сорняков. Москва: Картофелевод; 2009).

Bespalo娃 E.S., Ukhatova Yu.V., Volkova N.N., Oves E.V., Gaitova N.A., Gavrilenko T.A. Investigation of the post-cryogenic regeneration ability of potato varieties under different cultivation conditions. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(3):281-286. [in Russian] (Беспалова Е.С., Ухатова Ю.В., Волкова Н.Н., Овес Е.В., Гайтова Н.А., Гавриленко Т.А. Изучение посткриогенного регенерационного потенциала сортов картофеля в разных условиях культивирования. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(3):281-286). DOI: 10.18699/VJ19.500

Biryukova V.A., Shmigly I.V., Zharova V.A., Bekteva M.P., Rogozina E.V., Mityushkin A.V. et al. Molecular markers of genes for extreme resistance to potato virus Y in *Solanum tuberosum* L. cultivars and hybrids. *Russian Agricultural Sciences*. 2019;(5):17-22 [in Russian] (Бирюкова В.А., Шмыгль И.В., Жарова В.А., Бекетова М.П., Рогозина Е.В., Митюшкин А.В. и др. Молекулярные маркеры генов экстремальной устойчивости к Y вирусу картофеля в сортах и гибридах *Solanum tuberosum* L. *Российская сельскохозяйственная наука*. 2019;(5):17-22). DOI: 10.31857/S2500-26272019517-22

Blotskaya Zh.V. Potato viruses (Virusy kartofelya). Minsk: Urajay; 1989. [in Russian] (Блоцкая Ж.В. Вирусы картофеля. Минск: Ураджай; 1989).

Drygin Yu.F., Chirkov S.N., Kondakova O.A., Zinovkin R.A., Ivanov P.A., Blintsov A.N. et al. Highly sensitive technologies for molecular diagnostics of viral and viroid infections of potatoes (Vysokochuvstvitelnye tekhnologii molekulyarnoy diagnostiki virusnykh i viroidnykh infektsiy kartofelya). *Achievements of Science*

- and Technology of AIC. 2007;7:20-24. [in Russian] (Дрыгин Ю.Ф., Чирков С.Н., Кондакова О.А., Зиновкин Р.А., Иванов П.А., Блинцов А.Н. и др. Высокочувствительные технологии молекулярной диагностики вирусных и вириондной инфекций картофеля. *Достижения науки и техники АПК*, 2007;7:20-24).
- Dunaeva S.E., Pendinen G.I., Antonova O. Yu., Shvachko N.A., Ukhatova Yu.V., Shuvalova L.E., Volkova N.N., Gavrilenko T.A. Conservation of vegetatively propagated crops in *in vitro* and cryogenic collections: guidelines (Sokhraneniye vegetativno razmnozhayemykh kulur v *in vitro* i kriokollektsiyakh: metodicheskiye ukazaniya). T.A. Gavrilenko (ed.). 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 / под. ред. Т.А. Гавриленко. Санкт-Петербург: ВИР; 2017).
- Dunaeva S.E., Pendinen G.I., Antonova O.Yu., Shvachko N.A., Volkova N.N., Gavrilenko T.A. Conservation of vegetatively propagated crops in *in vitro* and cryogenic collections: guidelines (Sokhraneniye vegetativno razmnozhayemykh kulur v *in vitro* i kriokollektsiyakh: metodicheskiye ukazaniya). T.A. Gavrilenko (ed.). St. Petersburg: VIR; 2011. [in Russian] (Дунаева С.Е., Пендинен Г.И., Антонова О.Ю., Швачко Н.А., Волкова Н.Н., Гавриленко Т.А. Сохранение вегетативно размножаемых культур в *in vitro* и криоколлекциях: методические указания / под. ред. Т.А. Гавриленко. Санкт-Петербург: ВИР; 2011).
- Gavrilenko T.A., Shvachko N.A., Volkova N.N., Ukhatova Yu.V. A modified droplet vitrification method for cryopreservation of shoot tips from *in vitro* potato plants. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(4):422-429. [in Russian] (Гавриленко Т.А., Швачко Н.А., Волкова Н.Н., Ухатова Ю.В. Модифицированный метод дроплет-витрификации для криоконсервации апексов *in vitro* растений картофеля. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2019;23(4):422-429). DOI: 10.18699/VJ19.505
- Genebank Standards for Plant Genetic Resources for Food and Agriculture. Revised edition. Rome: FAO; 2014. Available from: <http://www.fao.org/3/a-i3704e.pdf%20> [accessed Sept. 09, 2020].
- Loenbenstein 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
- Rogozina E.V., Biryukova V.A., Simakov E.A., Zharova V.A., Chalaya N.A., Kuznetsova M.A. et al. Interspecific hybrids as parental lines in anticipatory breeding for potato resistant to disease and pests. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2018;32(1):26-31. [in Russian] (Рогозина Е.В., Бирюкова В.А., Симаков Е.А., Жарова В.А., Чалая Н.А., Кузнецова М.А. и др. Межвидовые гибриды как родительские формы для упреждающей селекции картофеля на устойчивость к болезням и вредителям. *Достижения науки и техники АПК*. 2018;32(1):26-31). DOI: 10.24411/0235-2451-2018-10105
- SINTOL. Products for identification of plant pathogens (SINTOL. Produktsiya dlya vyavleniya fitopatogenov). 2020. [in Russian] (СИНТОЛ. Продукция для выявления фитопатогенов. 2020). URL: <http://www.syntol.ru/catalog/nabory-reagentov-dlya-ptsr-v-realnom-vremeni/dlya-vyyavleniya-fitopatogenov.html> [дата обращения: 17.04.2020].
- Streltsova T.A., Opleukhin A.A., Menokhov M.S. Research into the bioresource potential of a new collection of potatoes when introduced into the Altai Mountains: a monograph (Issledovaniye bioresursnogo potentsiala novoy kollektisy kartofelya pri introduktsii v gorny Altai: monografiya). Gorno-Altaysk: Gorno-Altaysk State University; 2014. [in Russian] (Стрельцова Т.А., Оплеухин А.А., Менохов М.С. Исследование биоресурсного потенциала новой коллекции картофеля при интродукции в горный Алтай: монография. Горно-Алтайск: Горно-Алтайский госуниверситет; 2014).
- Trofimets L.N. Potato viral diseases. Supplement to the journal *Plant Protection* (Virusnye bolezni kartofelya. Prilozheniya k zhurnal "Zashchita rasteniy"). Moscow: Agropromizdat; 1990. [in Russian] (Трофимец Л.Н. Вирусные болезни картофеля. Приложение к журналу «Захиста растений». Москва: Агропромиздат; 1990).
- Truskinov EV Maintenance and storage of the potato collection accessions *in vitro*. Guidelines (Podderzhaniye i khraneniye kollektionsionnykh obraztsov kartofelya v usloviyakh *in vitro*. Metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1987. [in Russian] (Трускинов Э.В. Поддержание и хранение коллекционных образцов картофеля в условиях *in vitro*. Методические указания. Ленинград: ВИР; 1987).
- Ukhatova Yu.V. Improving methods of cryopreservation and recovery from viral diseases in vegetatively propagated crop samples (Sovershenstvovaniye metodov kriokonservatsii i ozdorovleniya ot virusnykh bolezney obraztsov vegetativno razmnozhayemykh kulur) [dissertation]. St. Petersburg: VIR; 2017. [in Russian] (Ухатова Ю.В. Совершенствование методов криоконсервации и оздоровления от вирусных болезней образцов вегетативно размножаемых культур: дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2017).
- Ukhatova Yu.V., Oves E.V., Volkova N.N., Gavrilenko T.A. Cryopreservation of potato breeding cultivars at VIR. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2017;178(3):13-20. [in Russian] (Ухатова Ю.В. Овэс Е.В., Волкова Н.Н., Гавриленко Т.А. Криоконсервация селекционных сортов картофеля в ВИРе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2017;178(3):13-20). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-3-13-20
- Wang, Q.C., Liu Y., Xie Y., You M. Cryotherapy of potato shoot tips for efficient elimination of *Potato leafroll virus* (PLRV) and *Potato virus Y* (PVY) *Potato Research*. 2006;49:119-129. DOI: 10.1007/s11540-006-9011-4
- Wang Q.C., Valkonen J.P.T. Improved recovery of cryotherapy-treated shoot tips following thermotherapy of *in vitro*-grown stock shoots of raspberry (*Rubus idaeus* L.). *CryoLetters*. 2009;30(3):171-182.

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

Беспалова Е.С., Агаханов М.М., Архимандритова С.Б., Ерастенкова М.В., Ухатова Ю.В. Оздоровление сортов картофеля из коллекции ВИР от вирусов. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):164-172. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-164-172

Bespalova E.S., Agakhanov M.M., Arkhimandritova S.B., Erastenkova M.V., Ukhatova Yu.V. Sanitization of potato varieties from the VIR collection against viruses. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):164-172. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-164-172

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/10.30901/2227-8834-2020-4-164-172>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Bespalova E.S.	https://orcid.org/0000-0002-7298-9212
Agakhanov M.M.	https://orcid.org/0000-0003-2438-9156
Arkhimandritova S.B.	https://orcid.org/0000-0002-5624-4245
Erastenkova M.V.	https://orcid.org/0000-0002-7328-437X
Ukhatova Yu.V.	https://orcid.org/0000-0001-9366-0216

Дикие родичи и межвидовые гибриды картофеля – исходный материал для селекции на устойчивость к золотистой нематоде

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-173-184 

УДК 635.21: 631.522/.524

Поступление/Received: 26.08.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Н. В. МИРОНЕНКО^{1,2*}, Е. В. РОГОЗИНА³, А. А. ГУРИНА³,
А. В. ХЮТТИ^{1,2}, Н. А. ЧАЛАЯ³, О. С. АФАНАСЕНКО^{1,2}

¹ Всероссийский научно-исследовательский
институт защиты растений,
196608 Россия, г. Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3

² Федеральный исследовательский центр Институт
цитологии и генетики Сибирского Отделения РАН,
630090 Россия, г. Новосибирск, пр. Академика Лаврентьева, 10,
*✉ nina2601mir@mail.ru

³ Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов растений
имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
✉ rogozinaelena@gmail.com

Wild relatives and interspecific hybrids
of potato as source materials in breeding
for resistance to golden nematode

Н. В. МИРОНЕНКО^{1,2*}, Е. В. РОГОЗИНА³, А. А. ГУРИНА³,
А. В. ХЮТТИ^{1,2}, Н. А. ЧАЛАЯ³, О. С. АФАНАСЕНКО^{1,2}

¹ All-Russian Research Institute of Plant Protection,
3 Shosse Podbel'skogo, Pushkin, St. Petersburg
196608, Russia

² Institute of Cytology and Genetics,
Siberian Branch of the RAS,
10 Lavrentyeva Ave., Novosibirsk 630090, Russia
*✉ nina2601mir@mail.ru

³ N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
✉ rogozinaelena@gmail.com

Актуальность. Использование в селекции картофеля преимущественно генов *H1* и *Gro1-4* устойчивости к золотистой картофельной нематоде (ЗКН) свидетельствует о необходимости расширения генетического разнообразия устойчивости к этому патогену. **Материалы и методы.** Материалом служили 34 генотипа диких видов картофеля северо- и южноамериканского происхождения, 14 межвидовых гибридов и 10 сортов. Для оценки образцов на устойчивость к ЗКН, патотипу Ro1, использовали фитопатологический тест и молекулярный скрининг на маркеры генов *H1* и *Gro1-4*. Продукты амплификации маркера гена *Gro1-4* секвенировали. **Результаты.** Из 34 образцов два генотипа *Solanum brachystotrichum* (Bitt.) Rydb., четыре *S. lesteri* Hawkes et Hjerting и один *S. kurtzianum* Bitt. et Wittm. оказались восприимчивы к ЗКН, остальные были высокими и среднеустойчивы (HR и MR). Детерминация устойчивости у 13 генотипов южноамериканских видов *S. alandiae* Cár., *S. × doddii* Corr., *S. kurtzianum*, *S. leptophyes* Bitt. и *S. yungasense* Hawkes обусловлена геном *Gro1-4*. У остальных 14 генотипов предполагается наличие генов устойчивости, неидентичных генам *H1* и *Gro1-4*. Гибриды *S. tuberosum* L. с устойчивыми к ЗКН образцами диких видов *S. kurtzianum*, *S. leptophyes*, *S. sparsipilum* (Bitt.) Juz. et Buk., *S. alandiae* и *S. × doddii* унаследовали признак устойчивости к нематоде, генетическая детерминация которого обусловлена либо геном *Gro1-4*, либо отличными от *H1* и *Gro1-4* генами. Секвенирование участка гена *Gro1-4* показало, что изменения в структуре этого участка по сравнению с референсной последовательностью не оказали влияния на выраженность признака устойчивости. **Заключение.** Впервые найдены источники устойчивости к ЗКН среди североамериканских видов *S. brachystotrichum* (к-23201) и *S. lesteri* (к-24475). Среди диких южноамериканских видов *Solanum* выявлены источники, устойчивость которых детерминирована отличными от *H1* и *Gro1-4* генами. Устойчивые межвидовые гибриды могут являться донорами гена устойчивости *Gro1-4* и новых генов устойчивости.

Ключевые слова: *Solanum* spp., сорта, маркеры генов *H1* и *Gro1-4*, секвенирование маркера *Gro1-4*.

Background. Predominant use of the *H1* and *Gro1-4* genes of resistance to golden nematode (PGN) in potato breeding requires widening the gene pool of resistance to this pathogen.

Materials and methods. Thirty-four genotypes of wild potatoes from North and South Americas, 14 interspecific hybrids, and 10 Russian potato cultivars were studied for PGN resistance. Screening for resistance to PGN pathotype Ro1 and molecular screening for the presence of *H1* and *Gro1-4* gene markers were performed. Amplification products of the *Gro1-4* gene marker were sequenced. **Results.** Only seven among the studied 34 potato genotypes (two of *S. brachystotrichum* (Bitt.) Rydb., four of *S. lesteri* Hawkes et Hjerting, and one of *S. kurtzianum* Bitt. et Wittm.) were susceptible to PGN, while the rest demonstrated high or medium resistance. Molecular screening for the presence of *H1* and *Gro1-4* gene markers allowed us to identify *Gro1-4* in 13 South American genotypes of *S. alandiae* Cár., *S. × doddii* Corr., *S. kurtzianum*, *S. leptophyes* Bitt., and *S. yungasense* Hawkes. The remaining 14 genotypes may supposedly contain resistance genes non-identical to *H1* or *Gro1-4*. Hybrids of *S. tuberosum* L. with medium-resistant wild accessions of *S. kurtzianum*, *S. leptophyes*, *S. sparsipilum* (Bitt.) Juz. et Buk., *S. alandiae*, and *S. × doddii* inherited PGN resistance determined either by the *Gro1-4* gene or genes non-identical to *H1* or *Gro1-4*. Sequencing a fragment of the *Gro1-4* gene showed that changes in the structure of this fragment in orthologous genes did not affect the feature of resistance to PGN pathotype Ro1. **Conclusion.** For the first time, sources of resistance to PGN were found among the North American species *S. brachystotrichum* (k-23201) and *S. lesteri* (k-24475). Among the wild South American *Solanum* spp., sources of resistance determined by genes different from *H1* or *Gro1-4* were identified. Resistant interspecific hybrids can serve as donors of the *Gro1-4* resistance gene or new resistance genes.

Key words: *Solanum* spp., cultivars, *H1* and *Gro1-4* gene markers, *Gro1-4* marker sequencing.

Введение

Золотистая картофельная нематода (ЗКН) *Globodera rostochiensis* (Woll.) Behrens является опасным вредителем картофеля во всем мире и относится к видам внешнего и внутреннего карантина, вызывающим потери урожая более чем 80% (Normes OEPP / EPPO Standards, 2017). Карантинные мероприятия и возделывание устойчивых сортов являются сдерживающими факторами распространения этого паразита. Наиболее эффективным методом контроля является возделывание устойчивых сортов (Rousselle-Bourgeois, Mugniégu, 1995). Большинство сортов картофеля (55,8%), внесенных в Госреестр селекционных достижений, обладают устойчивостью к патотипам Ro1 и Ro4 *G. rostochiensis* (Mironenko et al., 2020). Эта устойчивость в большинстве случаев детерминирована генами *H1* и *Gro1-4* (Antonova et al., 2016; Gavrilenko et al., 2018). По данным молекулярного скрининга, среди отечественных сортов значительно преобладают сорта, защищенные геном *H1* (Klimenko et al., 2017). Ген *H1* с момента своего открытия в 1952 г. был успешно передан от *Solanum tuberosum* L. subsp. *andigena* L. (Juz. & Bukasov) Hawkes во многие коммерческие сорта, обеспечивая до настоящего времени устойчивость к наиболее распространенным патотипам Ro1 и Ro4 ЗКН (Bakker et al., 2004; Khiutti et al., 2017). Однако длительное возделывание сортов, защищенных одним геном устойчивости, создает условия адаптивной эволюции патогена и неизбежно приводит к потере устойчивости. Появление патотипов ЗКН, способных поражать сорта картофеля, защищенные геном *H1*, было отмечено в США в 1995–1996 гг. (Brodie, 1995, 1996) и Польше в 2013 г. (Przetakiewicz, 2013, 2017).

Известно, что центром генетического разнообразия видов секции *Petota* Dumort. (или видов картофеля) рода *Solanum* L. является регион Центральных Анд Южной Америки, где существует длительная коэволюция патогенов и их хозяев. На территории Перу и Боливии находится центр возникновения и распространения цистообразующих (золотистой и бледной) нематод (Sosa-Moss, 1987; Plantard et al., 2008). Второй генцентр разнообразия диких родичей картофеля находится в Северной Америке на территории Мексики (Hawkes, 1990). Полагают, что появление золотистой нематоды в странах Центральной и Северной Америки, в том числе и в Мексике, является результатом распространения инфекции с семенным картофелем (Sosa-Moss, 1987). Традиционно поиск источников новых генов устойчивости к патогенам проводят в центрах видового и генетического разнообразия возделываемых растений и их дикорастущих родичей. Скрининг дикорастущих и культурных видов рода *Solanum* по устойчивости к разным видам цистообразующих нематод проведен на образцах из коллекций генных банков России, США, Великобритании, Германии и Нидерландов. Устойчивость к разным патотипам ЗКН обнаружена у образцов южноамериканских диких видов картофеля *S. acaule* Bitt., *S. alandiae* Cár., *S. berthaultii* Hawkes, *S. brevicaule* Bitt., *S. × doddsii* Corr., *S. gourlayi* Hawkes, *S. kurtzianum* Bitt. et Wittm., *S. leptophyes* Bitt., *S. megistacrolobum* Bitt., *S. microdontum* Bitt., *S. mochiquense* Ochoa, *S. multidissectum* Hawkes, *S. neocardenasii* Hawkes et Hjerting, *S. okaeae* Hawkes et Hjerting, *S. oplocense* Hawkes, *S. pampasense* Hawkes, *S. raphanifolium* Cár. et Hawkes, *S. sparsipilum* (Bitt.) Juz. et Buk., *S. spegazzinii* Bitt., *S. × sucrense* Hawkes, *S. vernei* Bitt. et Wittm. (Castelli et al., 2003; Dalamu et al.

2012). Новые источники устойчивости к ЗКН были выявлены также среди образцов североамериканских диких видов картофеля, таких как *S. trifidum* Corr., *S. × semidemissum* Juz., *S. schenckii* Bitt., *S. brachycarpum* Corr. (Castelli et al., 2003). Коллекция картофеля ВИР представляет разнообразие возделываемого картофеля и его дикорастущих сородичей (Kiru, Rogozina, 2017). Этот генофонд является неисчерпаемым ресурсом для проведения фундаментальных и прикладных научных исследований, в том числе для решения вопросов продовольственной безопасности России и всего человечества. На основе коллекционных образцов диких южноамериканских *Solanum* spp. в ВИР созданы гибриды с *S. tuberosum*, в том числе уникальные, в родословной которых присутствуют виды, впервые вовлеченные в селекцию (Rogozina et al., 2008; Rogozina et al., 2012). Однако генетическая природа устойчивости выделенных форм *Solanum* spp. и межвидовых гибридов малоизучена. Вследствие этого выявление источников известных и новых генов устойчивости к ЗКН среди образцов диких видов и межвидовых гибридов картофеля из коллекции ВИР является актуальной задачей исследований.

Цель данной работы – охарактеризовать устойчивость к ЗКН образцов диких видов и межвидовых гибридов картофеля из коллекции ВИР и с помощью молекулярных маркеров известных генов определить генетическую природу устойчивости к ЗКН.

Материалы и методы

Материалом исследования являлись образцы клоновой коллекции картофеля ВИР: дикорастущие клубнеобразующие виды *Solanum* (34 генотипа), межвидовые гибриды F1 (14 генотипов) и три дигаплоида сортов *S. tuberosum*: Apta, Delos и Kardula (2n = 24), использованные в качестве материнских форм при получении гибридов F1 (табл. 1). Исследованные генотипы дикорастущих видов получены из семян коллекционных образцов и сохраняются в виде клонов путем получения клубней у оранжерейных растений. Исследованы растения южноамериканских видов *S. alandiae* (4 генотипа), *S. × doddsii* (7), *S. kurtzianum* (5), *S. leptophyes* (1), *S. sparsipilum* (1), *S. spegazzinii* (1), *S. yungasense* Hawkes (2), а также североамериканских – *S. bulbocastanum* Dun. (5), *S. brachystotrichum* (3), *S. lesteri* (5). Межвидовые гибриды F1 отобраны в потомстве скрещивания дигаплоидных сортов картофеля с устойчивыми к ЗКН генотипами диких видов *S. alandiae*, *S. × doddsii*, *S. kurtzianum*, *S. leptophyes* и *S. sparsipilum*, выделенными в результате ранее проведенных исследований (Rogozina et al., 2008; Chalaya et al., 2012).

В анализ были добавлены пять сортов как стандарты на устойчивость и восприимчивость к патотипу Ro1 ЗКН (см. табл. 1) и 15 сортов, в том числе новые, российской селекции, устойчивые к ЗКН по данным Госреестра (State Register..., 2020): 'Гулливер' (включен в Госреестр в 2018), 'Вираж' (2018), 'Танай' (2011), 'Сафо' (2009), 'Юна' (2013), 'Юбияр' (2009), 'Кумач' (2019), 'Гранд' (2016), 'Северное сияние' (2018) и 'Садон' (2020) (см. табл. 1). Контролем восприимчивости в фитопатологическом тесте являлись сорта 'Désirée' (к-19544) и 'Невский' (к-10736). Контролем устойчивости служили сорта 'Red Scarlett' (к-12096), 'Наяда' (к-12157) и 'Сударыня' (к-12206).

Оценка на устойчивость к ЗКН. Оценку на устойчивость образцов картофеля к *G. rostochiensis* проводили по

Таблица 1. Материал исследования

Table 1. Research material

Группа генофонда / Gene pool group	Вид, сорт или гибрид / Species, cultivar or hybrid	Число генотипов (номер коллекционного образца по каталогу ВИР) / Number of genotypes (accession number accord- ing to the VIR catalogue)
<i>Виды картофеля из Северной Америки серий: / Potato species from North America, series:</i>		
Pinnatisecta*	<i>S. brachystotrichum</i>	3 (к-21254, к-23197, к-23201)
Bulbocastana	<i>S. bulbocastanum</i>	5 (24866, к-24868)
Polyadenia	<i>S. lesteri</i>	5 (к-24475)
<i>Виды картофеля из Южной Америки серий: / Potato species from South America, series:</i>		
Tuberosa	<i>S. alandiae</i>	4 (к-19443, к-20408, к-21240)
	<i>S. × doddii</i>	7 (к-19817, к-20704, к-20709)
	<i>S. kurtzianum</i>	5 (к-16862, к-19289, к- 20038, к-20041)
	<i>S. leptophyes</i>	1 (к-5764)
	<i>S. sparsipilum</i>	1 (к-20700)
	<i>S. spegazzinii</i>	1 (к-20101)
Yungasensa	<i>S. yungasense</i>	2 (к-2820)
Межвидовые гибри- ды F1 / Interspecific F1 hy- brids	Apta × <i>S. sparsipilum</i>	1
	Delos × <i>S. alandiae</i>	3
	Delos × <i>S. × doddii</i>	2
	Kardula × <i>S. kurtzianum</i>	3
	Kardula × <i>S. leptophyes</i>	5
Дигаплоиды (2n) – родители гибридных популяций; сорта (4n) стандарты восприимчивости и устойчивости / Dihaploids (2n) are the parents of hybrid populations; cultivars (4n) are re- ference standards of susceptibility and re- sistance	Apta (2n)	1
	Kardula (2n)	1 (к-12066)
	Delos (2n)	1
	Désirée (4n) стандарт восприимчивости / susceptibility standard	1 (к-19544)
	Невский (4n) стандарт восприимчивости / susceptibility standard	1 (к-10736)
	Сударыня (4n) стандарт устойчивости / resistance standard	1 (к-12206)
	Наяда (4n) стандарт устойчивости / resistance standard	1 (к-12157)
	Red Scarlett (4n) стандарт устойчивости / resistance stan- dard	1 (к-12096)
Сорта российской селекции, зарегистрированные в Госреестре селекционных достижений: Кумач, Гранд, Гулли- вер, Садон, Вираж, Танай, Юна, Сафо, Северное сияние, Юбилиар / Russian cultivars registered in the State Register for Selection Achievements: Kumach, Grand, Gulliver, Sadon, Virazh, Tanay, Yuna, Safo, Severnoye siyaniye, Yubilyar		

* – по системе Дж. Хокса (Hawkes, 1990)

* – according to J. Hawkes' system (1990)

известной методике (Yakovleva, Dolyagina, 1993) с небольшими модификациями. Растения выращивали в пластиковых горшках объемом 500 см³, наполовину наполненных почвой (по одному клубню в каждый горшок).

В каждый горшок вносили суспензию инокуляма ЗКН в концентрации 3500 яиц и личинок на 100 см³ почвы из размноженной популяции, собранной в Ленинградской области и типированной до патотипа Ro1 (Limanseva et al., 2014). После инокуляции клубней дополнительно досыпали почву до верха горшка. Горшки оставляли в контролируемых условиях при температуре 22°C. Образцы и сорта картофеля высаживали в пятикратной повторности и двукратной биологической. Учет результатов заражения проводили через три месяца, достаточный период для развития цист ЗКН. Оценку результатов заражения проводили по числу образовавшихся цист на видимых участках корней на коме почвы. Отсутствие цист свидетельствовало о высокой устойчивости (HR). На некоторых образцах мы наблюдали образование меньших по размеру и более удлиненных пустых цист (1–5 штук), в связи с чем эти генотипы были оценены нами как среднеустойчивые (MR). Наличие цист (1 и более), заполненных яйцами и личинками, соответствовало восприимчивости (S).

Молекулярный скрининг проведен с использованием ДНК-маркеров гена *H1*, детерминирующего устойчивость к патотипам Ro1/Ro4 ЗКН, и гена *Gro1-4*, контролирующего устойчивость к патотипу Ro1 ЗКН. Использован ДНК-маркер *Gro1-4* гена *Gro1-4* и маркеры 57R

и TG689 гена *H1*. Праймеры и условия ПЦР приведены в оригинальных работах (Gebhardt et al., 2006; Schultz et al., 2012; Milczarek et al., 2011).

Продукты ПЦР визуализировали в 1,7-процентном агарозном геле, окрашенном бромистым этидием, и документировали в системе BioDocII (Biometra GmbH, Германия).

Продукты амплификации маркера гена *Gro1-4* секвенировали с использованием тех же праймеров в фирме «Бигль» на платформе Applied Biosystems 3730 DNA Analyzer (Applied Biosystems, США). Для выявления консенсусной последовательности секвенируемого фрагмента гена использовали программу DNA Baser Assembler. Для множественного выравнивания как нуклеотидных, так и аминокислотных последовательностей использовали программу ClustalW (Thompson et al., 1994). Визуализацию выравнивания производили при помощи SnapGene Viewer 5.1.5. В качестве референсной использовали последовательность мРНК *S. tuberosum* из базы данных GenBank NCBI AY196151.1.

Результаты

Фитопатологический и молекулярный анализ устойчивости к золотистой картофельной нематоде (ЗКН) образцов диких видов и сортов

Характеристика диких видов и сортов картофеля по устойчивости к патотипу Ro1 ЗКН и наличию маркеров генов устойчивости представлена в таблице 2.

Таблица 2. Молекулярная и фитопатологическая характеристика образцов диких видов и сортов картофеля по устойчивости к золотистой нематоде, патотипу Ro1

Table 2. Molecular and phytopathological characteristics of wild potato species and cultivar accessions according to their resistance to golden nematode, pathotype Ro1

Название вида, сорта / Name of the species or cultivar	Номер образца по каталогу ВИР (генотип) /Accession number according to the VIR catalogue (genotype)	Маркеры гена / Genetic markers			Группа устойчивости / Resistance group
		<i>H1</i>		<i>Gro1-4</i>	
		57R	TG689	<i>Gro1-4</i>	
Североамериканские виды / North American species					
<i>S. brachystotrichum</i>	21254 (223-2018)	1	0	0	S
<i>S. brachystotrichum</i>	23197 (224-2018)	1	0	0	S
<i>S. brachystotrichum</i>	23201 (226-2018)	1	0	0	HR
<i>S. bulbocastanum</i>	24866 (300-2018)	0	0	0	HR
<i>S. bulbocastanum</i>	24868 (301-2018)	0	0	0	HR
<i>S. bulbocastanum</i>	24868 (302-2018)	0	0	0	HR
<i>S. bulbocastanum</i>	24868 (303-2018)	0	0	0	HR
<i>S. bulbocastanum</i>	24868 (304-2018)	0	0	0	HR
<i>S. lesteri</i>	24475 (208-2018)	0	0	0	S
<i>S. lesteri</i>	24475 (209-2018)	0	0	0	HR
<i>S. lesteri</i>	24475 (212-2018)	0	0	0	S
<i>S. lesteri</i>	24475 (213-2018)	0	0	0	S
<i>S. lesteri</i>	24475 (214-2018)	0	0	0	S
Южноамериканские виды / South American species					
<i>S. alandiae</i>	19443 (305-2018)	0	0	1*	HR
<i>S. alandiae</i>	20408 (306-2018)	0	0	1	HR

Таблица 2. Продолжение
Table 2. Continued

Название вида, сорта / Name of the species or cultivar	Номер образца по каталогу ВИР (генотип) /Accession number according to the VIR catalogue (genotype)	Маркеры гена / Genetic markers			Группа устойчивости / Resistance group
		H1		Gro1-4	
		57R	TG689	Gro1-4	
<i>S. alandiae</i>	21240 (307-2018)	0	0	1*	HR
<i>S. alandiae</i>	21240 (308-2018)	0	0	0	MR
<i>S. × doddsii</i>	19817 (309-2018)	0	0	1*	HR
<i>S. × doddsii</i>	19817 (310-2018)	0	0	1	HR
<i>S. × doddsii</i>	19817 (311-2018)	0	0	1*	HR
<i>S. × doddsii</i>	19817 (312-2018)	0	0	1*	HR
<i>S. × doddsii</i>	20709 (314-2018)	0	0	0	HR
<i>S. × doddsii</i>	20704 (43-2018)	0	0	0	HR
<i>S. × doddsii</i>	20704 (44-2018)	0	0	0	MR
<i>S. kurtzianum</i>	16862 (58-2018)	0	0	0	S
<i>S. kurtzianum</i>	19289 (61-2018)	0	0	0	MR
<i>S. kurtzianum</i>	20038 (324-2018)	0	0	1	HR
<i>S. kurtzianum</i>	20038 (325-2018)	0	0	1	HR
<i>S. kurtzianum</i>	20041 (326-2018)	0	0	1	HR
<i>S. leptophyes</i>	5764 (356-2019)	0	0	1	HR
<i>S. sparsipilum</i>	20700 (328-2018)	0	0	0	HR
<i>S. spegazzinii</i>	20101 (28-2018)	0	0	0	MR
<i>S. yungasense</i>	2820 (332-2018)	0	0	1	HR
<i>S. yungasense</i>	2820 (333-2018)	0	0	1	HR
Сорта / Cultivars					
Наяда / Nayada	12157	1	1	0	HR
Сударыня / Sudarynya	12206	1	1	1*	HR
Red Scarlett	12096	-	-	-	HR
Невский / Nevsky	10736	0	0	0	S
Désirée	19544	0	0	0	S
Гулливер / Gulliver	25455	0	-	0	R**
Вираж / Virazh	25454	1	-	0	R**
Танай / Tanay	25140	1	-	0	R**
Сафо / Safo	25460	0	-	0	R**
Юна / Yuna	25462	1	-	0	R**
Кумач / Kumach	-	1	-	1	R**
Гранд / Grand	25435	1	-	1	R**
Садон / Sadon	-	1	-	1	R**
Северное сияние / Severnoye siyaneye	-	0	-	0	R**
Юбилиар / Yubilyar	24627	1	-	0	R**

Примечание: HR – отсутствие цист, высокая устойчивость; MR – наличие пустых цист от 1 до 5; S – наличие цист с яйцами и личинками (1 и более)

* – продукты амплификации секвенированы;

** – данные по устойчивости взяты из Государственного реестра селекционных достижений, допущенных к использованию; «-» – нет данных

Note: HR means no cysts, high resistance; MR means the presence of empty cysts from 1 to 5; S means the presence of cysts with eggs and larvae (1 or more)

* amplification products are sequenced;

** data on resistance were taken from the State Register for Selection Achievements Admitted for Usage; “-” means no data

В клоновой коллекции дикорастущих видов картофеля ВИР из 34 генотипов выявлены семь восприимчивых (из двух образцов *S. brachystotrichum*, четырех *S. lesteri* и одного *S. kurtzianum*); остальные отнесены к высокоустойчивым и среднеустойчивым к ЗКН. На сортах 'Невский' и 'Désirée', используемых в качестве контроля восприимчивости, число образовавшихся цист составляло более 100 на растение. Изученные 14 устойчивых сортов, а также стандарты устойчивости – сорта 'Red Scarlett', 'Наяда' и 'Сударыня' не имели цист на корнях растений (см. табл. 2).

Образцы из североамериканского центра происхождения были представлены как устойчивыми, так и восприимчивыми генотипами: два восприимчивых среди трех генотипов *S. brachystotrichum* (получены из семян коллекционных образцов к-21254, к-23197, к-23201) и четыре из пяти изученных генотипов *S. lesteri* (образец к-24475).

Среди южноамериканских видов картофеля выделен только один восприимчивый генотип, остальные генотипы были высоко- и среднеустойчивыми к ЗКН (см. табл. 2).

Проведен скрининг образцов диких видов на присутствие генов устойчивости к патотипу Ro1 ЗКН с использованием маркеров генов *H1* и *Gro1-4*. Диагностический фрагмент 452 п.о. маркера 57R гена *H1* выявлен у трех генотипов вида *S. brachystotrichum*. Диагностический фрагмент маркера TG689 гена *H1* не обнаружен в анализируемых образцах (см. табл. 2).

Маркер *Gro1-4* гена *Gro1-4* не выявлен в североамериканских образцах, но обнаружен у 13 генотипов южноамериканских видов: *S. alandiae* (3), *S. × doddsii* (4), *S. kurtzianum* (3), *S. leptophyes* (1), *S. yungasense* (2) (см. табл. 2). Пример результатов амплификации образцов диких видов с маркером *Gro1-4* приведен на рисунке 1.

Из 10 сортов российской селекции, устойчивых к ЗКН по данным Госреестра, у трех сортов: 'Кумач', 'Гранд' (к-25435), 'Садон' найдены маркеры к обоим генам: *Gro1-4* и *H1*. У четырех сортов – 'Вираж' (к-25454), 'Танай' (к-25140), 'Юна' (к-25462), 'Юбилиар' (к-24627) – найден только маркер 57R гена *H1*. У сортов 'Сафо' (к-25460), 'Северное сияние' и 'Гулливер' (к-25455) маркеры 57R и *Gro1-4* не обнаружены.

**Фитопатологический и молекулярный анализ
устойчивости межвидовых гибридов
к золотистой картофельной нематоде (ЗКН)**

Характеристика родительских форм и гибридов картофеля по устойчивости к патотипу Ro1 ЗКН и наличию маркеров генов устойчивости представлена в таблице 3.

На корнях растений дигаплоидов Apta, Kardula и Delos, являющихся родительскими компонентами межвидовых гибридов картофеля, обнаружено в среднем по двум биологическим повторностям 31, 15 и 50 цист на растение соответственно, что подтверждает их восприимчивость к ЗКН.

Среди 14 генотипов межвидовых гибридов F1 выявлено семь высокоустойчивых (HR), шесть среднеустойчивых (MR), у которых на корнях образовались по 2-3 пустых цисты, и один восприимчивый генотип (на корнях растений в среднем 34 цисты на растение). Высокоустойчивые генотипы (HR) получены в комбинациях Kardula × *S. leptophyes* к-5764, Kardula × *S. kurtzianum* к-20041 и Apta × *S. sparsipilum* к-20700. В комбинациях с участием в качестве восприимчивого родителя дигаплоида Delos на корнях гибридных растений образовались по 2-5 пустых цист (MR), тогда как у устойчивых родительских компонентов скрещиваний цисты не об-

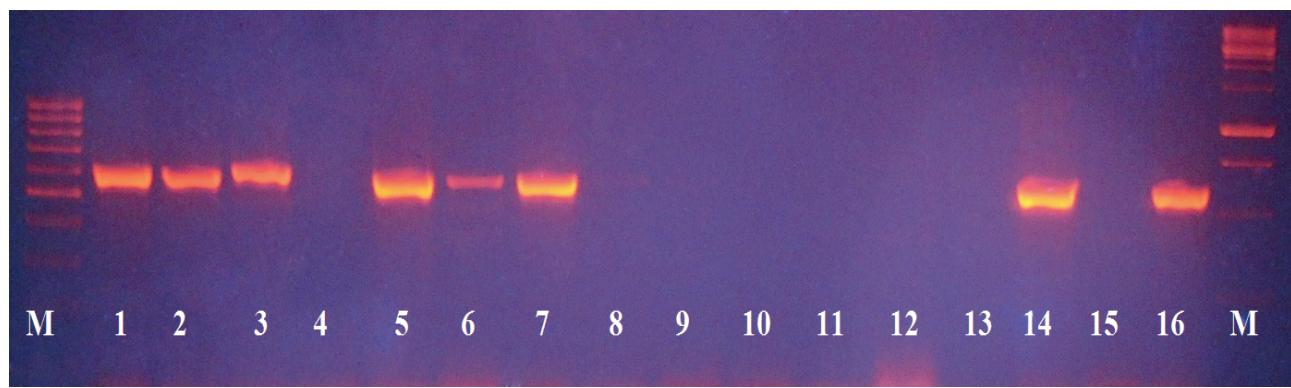


Рис. 1. Продукты амплификации маркера *Gro1-4* у образцов диких видов картофеля.

Размер – 602 пн. Слева M – маркер молекулярных весов 100 пн, справа – 1 кб (Fermentas). 1–3 – *S. alandiae* (генотип 305-2018 образца к-19443, генотип 306-2018 образца к-20408 и генотип 307-2018 образца к-21240); 4 – *S. alandiae* (генотип 308-2018 образца к-21240); 5–7 – *S. × doddsii* (генотипы 309-2018, 311-2018 и 312-2018 образца к-19817); 8–9 – *S. × doddsii* (генотипы 43-2018, 44-2018 образца к-20704); 10 – *S. × doddsii* (генотип 314-2018 образца к-20709); 11–12 – *S. kurtzianum* (генотип 58-2018 образца к-16862, генотип 61-2018 образца к-19289); 13 – *S. sparsipilum* (генотип 328-2018 образца к-20700); 14 – *S. yungasense* (генотип 332-2018 образца к-2820); 15 – негативный контроль (вода); 16 – сорт Сударыня

Fig. 1. Amplification products of the *Gro1-4* marker for wild potato species.

Size: 602 bp. Left M: molecular weight marker 100 bp; right M: 1 kb (Fermentas). 1–3 – *S. alandiae* (genotype 305-2018, accession k-19443; genotype 306-2018, accession k-20408; and genotype 307-2018, accession k-21240); 4 – *S. alandiae* (genotype 308-2018, accession k-21240); 5–7 – *S. × doddsii* (genotypes 309-2018, 311-2018 and 312-2018, accession k-19817); 8–9 – *S. × doddsii* (genotypes 43-2018 and 44-2018, accession k-20704); 10 – *S. × doddsii* (genotype 314-2018, accession k-20709); 11–12 – *S. kurtzianum* (genotype 58-2018, accession k-16862; and genotype 61-2018, accession k-19289); 13 – *S. sparsipilum* (genotype 328-2018, accession k-20700); 14 – *S. yungasense* (genotype 332-2018, accession k-2820); 15 – negative control (water); 16 – cv. Sudarynya

Таблица 3. Молекулярная и фитопатологическая характеристика межвидовых гибридов картофеля и их родителей по устойчивости к золотистой нематоде, патотипу Ro1**Table 3. Molecular and phytopathological characteristics of interspecific potato hybrids and their parents according to their resistance to golden nematode, pathotype Ro1**

Название и номер по каталогу ВИР (генотип) / Name and VIR catalogue number (genotype)	Маркеры гена / Genetic markers			Группа устойчивости / Resistance group
	H1		Gro1-4	
	57R	TG689	Gro1-4	
Родители / Parents				
Kardula (38-2019)	0	0	0	S
<i>S. kurtzianum</i> к-20041 (326-2018)	0	0	1	HR
<i>S. leptophyes</i> к-5764 (356-2019)	0	0	1	HR
Гибриды F1 / F1 hybrids				
Kardula × <i>S. kurtzianum</i> к-20041 (767-2018)	0	0	0	MR
Kardula × <i>S. kurtzianum</i> к-20041 (768-2018)	0	0	0	S
Kardula × <i>S. kurtzianum</i> к-20041 (769-2018)	0	0	0	HR
Kardula × <i>S. leptophyes</i> к-5764 (773-2018)	0	0	0	HR
Kardula × <i>S. leptophyes</i> к-5764 (774-2018)	0	0	1*	HR
Kardula × <i>S. leptophyes</i> к-5764 (775-2018)	0	0	0	HR
Kardula × <i>S. leptophyes</i> к-5764 (778-2018)	0	0	0	HR
Kardula × <i>S. leptophyes</i> к-5764 (779-2018)	0	0	1*	HR
Родители / Parents				
Apta (40-2019)	0	0	0	S
<i>S. sparsipilum</i> к-20700 (328-2018)	0	0	0	HR
Гибриды F1 / F1 hybrids				
Apta × <i>S. sparsipilum</i> к-20700 (782-2018)	0	0	0	HR
Родители / Parents				
Delos (37-2019)	-	-	-	S
<i>S. alandiae</i> к-19443 (305-2018)	0	0	1	HR
<i>S. alandiae</i> к-21240 (307-2018)	0	0	1	HR
<i>S. × doddsii</i> к-20709 (314-2018)	0	0	0	HR
Гибриды F1 / F1 hybrids				
Delos × <i>S. alandiae</i> к-19443 (702-2018)	0	0	0	MR
Delos × <i>S. alandiae</i> к-19443 (704-2018)	0	0	1*	MR
Delos × <i>S. alandiae</i> к-21240 (705-2018)	0	0	0	MR
Delos × <i>S. × doddsii</i> к-20709 (733-2018)	0	0	0	MR
Kardula × <i>S. × doddsii</i> к-20709 (736-2018)	0	0	0	MR

* продукт амплификации секвенирован / amplification products are sequenced;
«-» - нет данных / no data

разовались, что соответствовало реакции HR (см. табл. 3).

В комбинации скрещивания дигаплоида Kardula с диким видом *S. kurtzianum* к-20041 выделены гибриды F1, контрастные по реакции на нематоду – устойчивый, среднеустойчивый и восприимчивый.

В родительских формах и гибридах не выявлены маркеры гена *H1*. Маркер гена *Gro1-4* обнаружен у 4 образцов диких видов, использованных в качестве отцовских форм, – *S. kurtzianum* к-20041, *S. leptophyes* к-5764, *S. alandiae* к-19443 и *S. alandiae* к-21240 – и в 3 гибридах: Kardula × *S. leptophyes* к-5764 (774-2018), Kardula × *S. leptophyes* к-5764 (779-2018) и Delos × *S. alandiae* к-19443 (704-2018). Показана возможность наследования маркера гена *Gro1-4* в потомстве межвидовых гибридов.

Анализ нуклеотидной последовательности маркера *Gro1-4*

Продукты амплификации маркера *Gro1-4* у пяти образцов южноамериканских видов картофеля, трех межвидовых гибридов (рис. 2) и сорта 'Сударыня' были секвенированы. Нуклеотидные последовательности выравнивали относительно референсной последовательности AY196151.1 гена *Gro1-4*. Сравниваемые последовательности были гомологичны в среднем на 98%. Наиболее значительные отличия найдены в двух последовательностях: у гибрида F1 Kardula × *S. leptophyes* (2-Gro1) и одного из генотипов *S. × doddii* (к-19817) (6-Gro1) (см. рис. 2). Отличия в гибридце связаны с наличием небольшой (3 нуклеотида) вставки и ряда замен

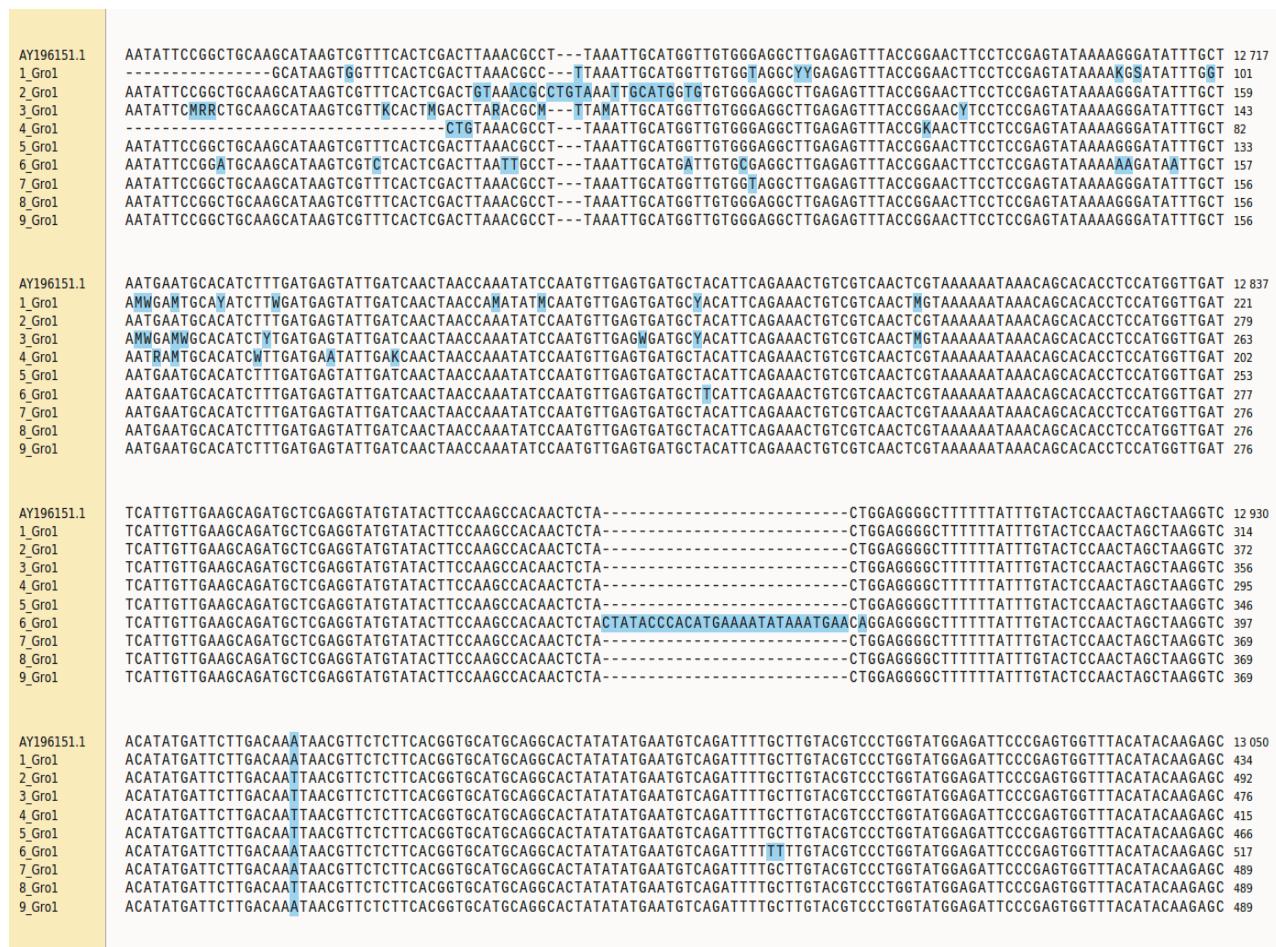


Рис. 2. Множественное выравнивание нуклеотидных последовательностей маркера *Gro1-4* из отдельных образцов диких видов и межвидовых гибридов картофеля, а также участка функционального гена *Gro1-4*.

Обозначения: AY196151.1 – референсная последовательность участка гена *Gro1-4* (Paal et al., 2004); 1-Gro1 – F1 (Delos × *S. alandiae* к-19443) (генотип 704-2018); 2-Gro1 – F1 (Kardula × *S. leptophyes* к-5764) (генотип 774-2018); 3-Gro1 – F1 (Kardula × *S. leptophyes* к-5764) (генотип 779-2018); 4-Gro1 – *S. × doddii* (к-19817, генотип 309-2019); 5-Gro1 – *S. × doddii* (к-19817, генотип 311-2018); 6-Gro1 – *S. × doddii* (к-19817, генотип 312-2018); 7-Gro1 – *S. alandiae* (к-19443, генотип 305-2018); 8-Gro1 – *S. alandiae* (к-21240, генотип 307-2018); 9 – сорт Сударыня.

Нуклеотидные замены и вставки выделены цветом

Fig. 2. Multiple alignment of nucleotide sequences for the *Gro1-4* marker in selected accessions of wild potato species and interspecific hybrids as well as for a fragment of the functional *Gro1-4* gene.

Designations: AY196151.1 – reference sequence of the *Gro1-4* gene fragment (Paal et al., 2004); 1-Gro1 – F1 (Delos × *S. alandiae* к-19443) (genotype 704-2018); 2-Gro1 – F1 (Kardula × *S. leptophyes* к-5764) (genotype 774-2018); 3-Gro1 – F1 (Kardula × *S. leptophyes* к-5764) (genotype 779-2018); 4-Gro1 – *S. × doddii* (к-19817, genotype 309-2019); 5-Gro1 – *S. × doddii* (к-19817, genotype 311-2018); 6-Gro1 – *S. × doddii* (к-19817, genotype 312-2018); 7-Gro1 – *S. alandiae* (к-19443, genotype 305-2018); 8-Gro1 – *S. alandiae* (к-21240, genotype 307-2018); 9 – cv. Sudarynya.

Nucleotide substitutions and insertions are highlighted in color

вблизи нее, которые повлекли за собой изменение участка из 7 аминокислот (с 984 по 990). У образца *S. × doddsii* (к-19817, 312-2018) 10 замен аминокислот рассредоточены почти по всей длине маркера. Кроме того, он имеет протяженную (27 нуклеотидов: ATACCC-ACATGAAAATATAAATGAACA) вставку в некодирующему области второго интрана, влияние которой на формирование белка, кодируемого геном *Gro-1-4*, и его уровень экспрессии требует дополнительных исследований.

У остальных образцов выявлены единичные SNP, которые крайне редко приводят к заменам аминокислот, хотя стоит отметить, что у гибрида *Delos* × *S. alandiae* к-19443 (704-2018) (образец 1-Gro1) присутствуют несколько замен, которые отсутствуют у устойчивой родительской формы *S. alandiae* (7-Gro1).

Обсуждение результатов

Основным способом защиты от ЗКН является возделывание устойчивых сортов. Большинство коммерческих сортов картофеля защищены генами, контролирующими абсолютную устойчивость к ЗКН: геном *H1*, картированным на дистальном конце длинного плеча хромосомы V (Gebhardt et al., 1993), и геном *Gro1-4* – на хромосоме VII (Barone et al., 1990). Известно, что широкое возделывание генетически однородных сортов создает условия адаптационных изменений в популяциях патогена, которые могут привести к потере устойчивости. В отношении ЗКН отмечены случаи появления новых патотипов, размножающихся на сортах, защищенных геном *H1* (Brodie, 1995, 1996; Przetakiewicz, 2013, 2017). Поэтому существует необходимость расширения генетического разнообразия устойчивости картофеля к ЗКН.

Формирование устойчивости *Solanum* spp. к цистообразующим нематодам (золотистой и бледной картофельным нематодам) произошло в результате их совместной эволюции на территории Южной Америки. Как наиболее вероятный центр их происхождения расценивают территорию соседних районов юга Перу и Боливии (Sosa-Moss, 1987). В связи с этим поиск доноров новых генов устойчивости целесообразно проводить среди образцов южноамериканских диких видов картофеля. Источники устойчивости к нематоде, обнаруженные среди североамериканских видов картофеля, представляют интерес для изучения вопросов возникновения и эволюции генов устойчивости к вредным организмам.

Проведен параллельный анализ признака устойчивости и наличия маркеров генов *H1* и *Gro1-4*. Большинство изученных образцов диких видов североамериканского происхождения и все образцы из Южной Америки отличались высокой устойчивостью к патотипу *Ro1* ЗКН.

Из трех образцов *S. brachystotrichum*, у которых обнаружен маркер 57R, у двух образцов наличие маркера не совпадает с фенотипом устойчивости, что, по-видимому, свидетельствует о наличии в геноме этого вида участков ДНК, гомологичных сайтам праймирования для маркера 57R. Практически полное совпадение наличия маркера 57R с устойчивостью к ЗКН показано для сортов картофеля (Antonova et al., 2016; Gavrilenko et al., 2018). В связи с этим возможно, что полная устойчивость третьего образца *S. brachystotrichum* к-23201 связана не с геном *H1*, а с другим неизвестным генетическим фактором. Для до-

створных выводов о генетической природе устойчивости *S. brachystotrichum* к ЗКН требуются дополнительные исследования. Другие образцы североамериканских видов (пять генотипов *S. bulbocastanum* и один генотип *S. lesteri*) также отличались высокой устойчивостью к ЗКН, но маркеров известных *R*-генов у них не обнаружено. Эти виды относятся к третьему геному пулу клубнеобразующих *Solanum* spp., и потому вовлечение устойчивых форм в селекцию методом половой гибридизации не представляется возможным.

Устойчивые к ЗКН образцы среди южноамериканских диких видов *S. alandiae*, *S. × doddsii*, *S. kurtzianum*, *S. leptophytes*, *S. sparsipilum* (Castelli et al., 2003) и среди образцов североамериканского вида *S. bulbocastanum* были выявлены ранее (van Soest et al., 1983).

У образцов *S. alandiae* к-21240 (308-2018), *S. × doddsii*, к-20709 (314-2018), к-20704 (43-2018 и 44-2018, *S. sparsipilum* к-20700 (328-2018) и *S. spegazzinii* к-20101 (28-2018), отличающихся высокой и средней устойчивостью к ЗКН, не выявлены маркеры генов *H1* и *Gro1-4*. По-видимому, устойчивость этих образцов детерминирована иными генетическими факторами. Подтверждена устойчивость к ЗКН генотипа *S. yungasense* (к-2820), который был выделен как источник этого признака в ранее проведенных исследованиях (Chalaya et al., 2012). По классификации Дж. Хокса (Hawkes, 1990), *S. yungasense* относится к серии Yungasensa, в состав которой входит вид *S. chacoense*, форма которого, выделенная как источник признака нематодоустойчивости, была эффективно использована в селекции российских сортов картофеля (Biryukova et al., 2015). В отличие от имеющего широкий ареал *S. chacoense* (расположенного на территории Аргентины, Боливии, Бразилии, Уругвая и Парагвая), вид *S. yungasense* произрастает только в Боливии.

Виды *S. alandiae*, *S. × doddsii*, *S. kurtzianum*, *S. leptophytes*, *S. sparsipilum*, по классификации Дж. Хокса (Hawkes, 1990), относятся к серии Tuberosa, которая включает три географические группы клубнеобразующих *Solanum* spp. Названные виды, как и уже использованные в селекции на устойчивость к ЗКН *S. spegazzinii* и *S. vernei*, относятся к группе видов, произрастающих на территории Боливии и Аргентины (Turner, Evans, 1998).

У 13 образцов пяти южноамериканских видов *S. alandiae*, *S. × doddsii*, *S. kurtzianum*, *S. leptophytes* и *S. yungasense* выявлен маркер *Gro1-4* (см. табл. 2). Известно, что ген *Gro1* привнесен в сорта картофеля от дикорастущего вида *S. spegazzinii* Bitter (Kreike et al., 1996) и картирован на VII хромосоме (Barone et al., 1990). *Gro1* представляет кластер генов типа TIR-NB-LRR (Paal et al., 2004). Член этого семейства, ген *Gro1-4*, контролирует устойчивость к *Ro1*; его продуктом является белок из 1136 аминокислот, который содержит рецептор Till-interleukin-1 (TIR), нуклеотид-связывающий сайт (Nucleotide-binding site – NBS), домены с повторами, богатыми лейцином (LRR), и С-терминальный домен с неизвестной функцией (Paal et al., 2004). Структура гена представлена в работе Nunziata et al. (2010). Маркер *Gro1-4* размером 602 пн является частью гена *Gro1-4* и включает часть (~253 пн) второго экзона (NBS), второй инtron (76 пн) и начало (~273 пн) третьего экзона (LRR), расположенные между 12 561 и 13 163 нуклеотидами на референсной последовательности AY196151.1 гена *Gro1-4*, представленной в базе NSBI GeneBank.

Результаты секвенирования маркера *Gro1-4* у пяти образцов двухдиких видов *S. × doddsii* и *S. alandiae* и трех образцов гибридов *S. alandiae* и *S. leptophytes* с *S. tubero-*

sum показали, что выявленный полиморфизм нуклеотидной последовательности не влияет на изменчивость признака устойчивости к ЗКН изученных образцов картофеля. Выявленные SNP в основном представляют синонимичные замены нуклеотидов, которые не влияют на структуру кодируемого белка (данные сравнения аминокислотных последовательностей не приводятся). Вставка трех нуклеотидов в одном гибридном образце также, вероятно, не повлияла существенно на структуру белка.

Вопрос о влиянии большой вставки размером 27 нуклеотидов, обнаруженной в некодируемой области интрана у образца *S. x doddsii* (к-19817, генотип 312-2018), на конечный результат трансляции белка остается открытым. Сам факт обнаружения вставки в ортологичном гене *Gro1-4* у одной из трех изученных линий *S. x doddsii* к-19817, которые получены из семян родительского образца, сложно объяснить. Для этого требуются дополнительные исследования.

В целом можно с достаточным основанием предположить, что у ряда изученных образцов диких видов, у которых выявлен маркер *Gro1-4*, за исключением линии *S. x doddsii* (к-19817, генотип 312-2018), присутствует функциональный ген *Gro1-4*, который ответственен за устойчивость к ЗКН. Однако, учитывая тот факт, что другие образцы, у которых маркер не был выявлен, также показали высокую устойчивость к ЗКН, мы вправе предполагать также наличие иных генетических детерминантов устойчивости.

В работе впервые оценены на наличие ДНК-маркеров генов устойчивости к ЗКН 10 сортов, которые, по данным Государственного реестра селекционных достижений, отличаются устойчивостью к ЗКН. По наличию молекулярных маркеров можно предположить, что у сортов 'Кумач', 'Гранд', 'Садон' устойчивость детерминирована двумя генами: *Gro1-4* и *H1*; у сортов 'Вираж', 'Танай', 'Юна', 'Юбилияр' – геном *H1*. У сортов 'Сафо', 'Северное сияние' и 'Гулливер' ДНК-маркеры 57R и *Gro1-4* не обнаружены.

У гибридов *Kardula x S. leptophyes* к-5764 (774-2018), *Kardula x S. leptophyes* к-5764 (779-2018) и *Delos x S. alandiae* к-19443 (704-2018) обнаружен маркер гена *Gro1-4*, нуклеотидная последовательность которого в основном совпадает с референсной, а выявленный полиморфизм не влияет на структуру кодируемого белка. Это дает основание предполагать, что гибриды получили от отцовской формы функциональный ген устойчивости. Другие гибриды *S. tuberosum* с устойчивыми к ЗКН образцами диких видов *S. kurtzianum*, *S. leptophyes*, *S. sparsipilum*, *S. alandiae* и *S. x doddsii* унаследовали признак устойчивости к нематоде, генетическая детерминация которого обусловлена, вероятно, отличными от *H1* и *Gro1-4* генами. Гибриды первого поколения от скрещивания *S. tuberosum* и диплоидных южноамериканских диких видов картофеля *S. kurtzianum*, *S. leptophyes*, *S. sparsipilum* по морфологическим признакам надземной части растений более близки растениям отцовской (дикой) формы, а по морфологическим признакам клубней (окраска, форма и размер) происходит расщепление. Отобранные для данного исследования клонны F1 по продуктивности клубней значительно превосходят отцовскую (диковую) форму (Чалая Н., устное сообщение). Межвидовые гибриды, сочетающие положительные качества обеих родительских форм, являются ценным материалом для селекции.

Заключение

Таким образом, среди образцов североамериканских и южноамериканских диких видов и сортов картофеля, зарегистрированных в Госреестре селекционных достижений, выявлены генотипы, устойчивость которых детерминирована как генами *H1* и *Gro1-4*, так и отличными от них генетическими факторами. Устойчивые межвидовые гибриды могут являться донорами новых генов устойчивости. Полученные данные по секвенированию маркера *Gro1-4* позволяют предполагать, что гибриды получили от отцовской формы функциональный ген устойчивости *Gro1-4*, который наследуется в потомстве.

Работа поддержана грантом РНФ № 16-16-04073; сохранение образцов клоновой коллекции и создание межвидовых гибридов картофеля выполнено 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».

This work was supported by a grant from the Russian Science Foundation No. 16-16-04073; conservation of accessions in the clonal collection and development of interspecific potato hybrids were carried out within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0004 "Collections of vegetatively propagated crops (potato, fruit, berry and ornamental crops, grapes) and their wild relatives at VIR: studying and sustainable utilization".

Литература/References

- Antonova O.Y., Shvachko N.A., Novikova L.Y., Shuvalov O.Y., Kostina L.I., Klimenko N.S. et al. Genetic diversity of potato varieties bred in Russia and near-abroad countries based on polymorphism of SSR-loci and markers associated with resistance R-genes. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(5):596-606. [in Russian] (Антонова О.Ю., Швачко Н.А., Новикова Л.Ю., Шувалов О.Ю., Костина Л.И., Клименко Н.С. и др. Генетическое разнообразие сортов картофеля российской селекции и стран ближнего зарубежья по данным полиморфизма SSR-локусов и маркеров R-генов устойчивости. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(5):596-606). DOI: 10.18699/VJ16.181
- Bakker E., Achenbach U., Bakker J., van Vliet J., Peleman J., Segers B. et al. A high-resolution map of the *H1* locus harbouring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *Theoretical and Applied Genetics*. 2004;109(1):146-152. DOI: 10.1007/s00122-004-1606-z
- Barone A., Ritter E., Schachtschabel U., Debener T., Salamini F., Gebhardt C. Localization by restriction fragment length polymorphism mapping in potato of a major dominant gene conferring resistance to the potato cyst nematode *Globodera rostochiensis*. *Molecular and General Genetics*. 1990;224(2):177-182. DOI: 10.1007/bf00271550
- Biryukova V.A., Shmygaly I.V., Abrosimova S.B., Zapekina T.I., Meleshin A.A., Mityushkin A.V. et al. The search for sources of resistance genes to pathogens among the samples of plant breeding and genetics collections of All-Russian A.G. Loh Research Institute of Potato Farming using molecular markers. *Zashchita kartofelya = Potato*

- Protection.* 2015;1:3-7. [in Russian] (Бирюкова В.А., Шмыгль И.В., Абросимова С.Б., Запекина Т.И., Мелешин А.А., Митюшкин А.В. и др. Поиск источников генов устойчивости к патогенам среди образцов селекционно-генетических коллекций ВНИИКХ с использованием молекулярных маркеров. *Защита картофеля.* 2015;1:3-7).
- Brodie B.B. The identification and distribution of a second pathotype of potato cyst nematodes in the United States. *Nematropica.* 1996;26(3):246.
- Brodie B.B. The occurrence of a second pathotype of potato cyst nematodes in New York. *Journal of Nematology.* 1995;27:493-494.
- Castelli L., Ramsay G., Bryan G., Neilson S.J., Phillips M.S. New sources of resistance to the potato cyst nematodes *Globodera pallida* and *G. rostochiensis* in the Commonwealth Potato Collection. *Euphytica.* 2003;129(3):377-386. DOI: 10.1023/A:1022264111096
- Chalaya N.A., Biryukova V.A., Kiru S.D. New sources of resistance to golden potato cyst nematode (*G. rostochiensis* Woll.) from VIR Collection of wild potato species. *Izvestiya Saint-Petersburg State Agrarian University.* 2012;26:45-50. [in Russian] (Чалая Н.А., Бирюкова В.А., Киру С.Д. Новые источники устойчивости к золотистой картофельной нематоде (*Globodera rostochiensis* Woll.) из коллекции дикорастущих видов картофеля ВИР. *Известия Санкт-Петербургского государственного аграрного университета.* 2012;26: 45-50).
- Dalamu B.V., Umamaheshwari R., Sharma R., Kaushik S., Joseph T., Singh B. et al. Potato cyst nematode (PCN) resistance: genes, genotypes and markers – an update. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics.* 2012;44(2):202-228.
- Gavrilenko T.A., Klimenko N.S., Antonova O.Yu., Lebedeva V.A., Evdokimova Z.Z., Gadjiev N.M. et al. Molecular screening of potato varieties bred in the northwest zone of the Russian Federation. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2018;22(1):3545. [in Russian] (Гавриленко Т.А., Клименко Н.С., Антонова О.Ю., Лебедева В.А., Евдокимова З.З., Гаджиев Н.М. и др. Молекулярный скрининг сортов и гибридов картофеля северо-западной зоны Российской Федерации. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2018;22(1):35-45). DOI: 10.18699/VJ18.329
- Gebhardt C., Mugniéry D., Ritter E., Salamini F., Bonnel E. Identification of RFLP markers closely linked to the *H1* gene conferring resistance to *Globodera rostochiensis* in potato. *Theoretical and Applied Genetics.* 1993;85(5):541-544. DOI: 10.1007/bf00220911
- Hawkes J.G. The potato: Evolution, biodiversity and genetic resources. London: Belhaven Press; 1990.
- Khiutti A.V., Antonova O.Yu., Mironenko N.V., Gavrilenko T.A., Afanaseenko O.S. Potato resistance to quarantine diseases. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2017;21(1):51-61. [in Russian] (Хютти А.В., Рыбаков Д.А., Гавриленко Т.А., Афанасенко О.С. Устойчивость картофеля к карантинным болезням. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2017;21(1):51-61). DOI: 10.18699/VJ17.223
- Kiru S.D., Rogozina E.V. Mobilization, conservation and study of cultivated and wild potato genetic resources. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* 2017;21(1):7-15. [in Russian] (Киру С.Д., Рогозина Е.В. Мобилизация, сохранение и изучение генетических ресурсов культивируемого и дикорастущего картофеля. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* 2017;21(1):7-15). DOI: 10.18699/VJ17.219
- Klimenko N.S., Antonova O.Yu., Kostina L.I., Mamadbo-kirova F.T., Gavrilenko T.A. Marker-associated selection of Russian potato varieties with using markers of resistance genes to the golden potato cyst nematode (pathotype Ro1). *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding.* 2017;178(4):66-75. [in Russian] (Клименко Н.С., Антонова О.Ю., Костина Л.И., Мамадбокирова Ф.Т., Гавриленко Т.А. Маркер-опосредованная селекция отечественных сортов картофеля с маркерами генов устойчивости к золотистой картофельной нематоде (патотип Ro1). *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 2017;178(4):66-75). DOI: 10.30901/2227-8834-2017-4-66-75
- Kreike C.M., Kok-Westeneng A.A., Vinke J.H., Stiekema W.J. Mapping of QTLs involved in nematode resistance, tuber yield and root development in *Solanum* sp. *Theoretical and Applied Genetics.* 1996;92(3-4):463-470. DOI: 10.1007/BF00223694
- Limantseva L., Mironenko N., Shuvalov O., Antonova O., Khiutti A., Novikova L. et al. Characterization of resistance to *Globodera rostochiensis* pathotype Ro1 in cultivated and wild potato species accessions from the Vavilov Institute of Plant Industry. *Plant Breeding.* 2014;133(5):660-665. DOI: 10.1111/pbr.12195
- Milczarek D., Flis B., Przetakiewicz A. Suitability of molecular markers for selection of potatoes resistant to *Globodera* spp. *American Journal of Potato Research.* 2011;88(3):245-255. DOI: 10.1007/s12230-011-9189-0
- Mironenko N.V., Gavrilenko T.A., Khiutti A.V., Afanaseenko O.S. Quarantine nematode species and pathotypes potentially dangerous for domestic potato production: populations diversity and genetic of resistance. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding.* [preprint] 2020. [in Russian] (Мироненко Н.В., Гавриленко Т.А., Хютти А.В., Афанасенко О.С. Потенциально опасные для отечественного картофелеводства карантинные виды и патотипы нематод: изменчивость популяций и генетика устойчивости. *Вавиловский журнал генетики и селекции.* [в печати] 2020).
- Normes OEPP / EPPO Standards. PM 7/40 (4) *Globodera rostochiensis* and *Globodera pallida*. *Bulletin OEPP / EPPO Bulletin.* 2017;47(2):174-197. DOI: 10.1111/epp.12391
- Nunziata A., Ruggieri V., Greco N., Frusciante L., Barone A. Genetic diversity within wild potato species (*Solanum* spp.) revealed by AFLP and SCAR markers. *American Journal of Plant Sciences.* 2010;1(2):012. DOI: 10.4236/ajps.2010.12012
- Paal J., Henselewski H., Muth J., Meksem K., Menéndez C.M., Salamini F. et al. Molecular cloning of the potato *Gro1-4* gene conferring resistance to pathotype Ro1 of the root cyst nematode *Globodera rostochiensis*, based on a candidate gene approach. *Plant Journal.* 2004;38(2):285-297. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2004.02047.x
- Plantard O., Picard D., Valette S., Scurrah M., Grenier E., Mugniéry D. Origin and genetic diversity of Western European populations of the potato cyst nematode (*Globodera pallida*) inferred from mitochondrial sequences and microsatellite loci. *Molecular Ecology.* 2008;17(9):2208-2218. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2008.03718.x
- Przetakiewicz A. The first report of *Globodera rostochiensis* pathotypes Ro5 occurrence in Poland. *Plant Disease.* 2013;97(8):1125. DOI: 10.1094/PDIS-12-12-1156-PDN
- Przetakiewicz A., Milczarek D., Zimnoch-Guzowska E., Flis B. Improvement level of nematode resistance in

- potato facing changes in population of *Globodera* spp. *The Journal of Animal and Plant Sciences*. 2017;27(6):1958-1962.
- Rogozina E.V., Guskova L.A., Limantseva L.A. Donor of potato resistance to golden nematode *Globodera rostochiensis* Woll. Ro1. *Plant Protection News*. 2008;(1):39-41. [in Russian] (Рогозина Е.В., Лиманцева Л.А., Гуськова Л.А. Новые источники и донор устойчивости картофеля к золотистой картофельной нематоде *Globodera rostochiensis* Woll., патотип Ro1. *Вестник защиты растений*. 2008;(1):39-44).
- Rogozina E.V., Limantseva L.A., Biryukova V.A. Donors of resistance to pathotype Ro1 of golden nematode in potato that are derived from *Solanum alandiae* Card. *Russian Agricultural Sciences*. 2012;(3):16-19. [in Russian] (Рогозина Е.В., Лиманцева Л.А., Бирюкова В.А. Доноры устойчивости к патотипу Ro1 золотистой картофельной нематоды, производные от *Solanum alandiae* Card. *Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2012;(3):16-19).
- Rousselle-Bourgeois F., Mugniéry D. Screening tuber-bearing *Solanum* spp. for resistance to *Globodera rostochiensis* Ro1 Woll. and *G. pallida* Pa2/3 Stone. *Potato Research*. 1995;38:241-249. DOI: 10.1007/BF02359906
- Schultz L., Cogan N.O.I., Mclean K., Dale M.F.B., Bryan G.J., Forster J.W. et al. Evaluation and implementation of a potential diagnostic molecular marker for *H1*-conferred potato cyst nematode resistance in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Plant Breeding*. 2012;131(2):315-321. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2012.01949.x
- Sosa-Moss C. Cyst nematodes in Mexico, Central and South America. *Nematologia Mediterranea*. 1987;15(1):1-12.
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow; 2019. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва; 2019). URL: https://gossortrf.ru/wp-content/uploads/2019/07/REESTR_2019-3.pdf [дата обращения: 17.07.2020].
- Thompson J.D., Higgins D.G., Gibson T.J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, position-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acids Research*. 1994;22(22):4673-4680. DOI: 10.1093/nar/22.22.4673
- Turner S.J., Evans K. The origins, global distribution and biology of potato cyst nematodes (*Globodera rostochiensis* (Woll.) and *Globodera pallida* Stone). In: R. Marks and B. Brodie (eds). *Potato Cyst Nematodes. Biology, Distribution and Control*. Cambridge, UK: University Press; 1998. p.7-26.
- Yakovleva V.A., Dolyagina A.B. (eds). The procedure for testing potato varieties and hybrids for resistance to the causal agent of potato wart disease (pathotype I) and golden potato nematode (pathotype Ro1) (Polozheniye o poryadke ispytaniya sortov i gibriv kartofelya na ustojchivost k vozбудiteliu raka kartofelya (patotip I) i zolotistoy kartofelnoy nematode (patotip Ro1)). Moscow; 1993. [in Russian] (Положение о порядке испытания сортов и гибридов картофеля на устойчивость к возбудителю рака картофеля (патотип I) и золотистой картофельной нематоде (патотип Ro1) / под ред. В.А. Яковлевой, А.Б. Долягиной. Москва; 1993).

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

Мироненко Н.В., Рогозина Е.В., Гурина А.А., Хютти А.В., Чалая Н.А., Афанасенко О.С. Дикие родичи и межвидовые гибриды картофеля – исходный материал для селекции на устойчивость к золотистой нематоде. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):173-184. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-173-184

Mironenko N.V., Rogozina E.V., Gurina A.A., Khiutti A.V., Chalaya N.A., Afanaseenko O.S. Wild relatives and interspecific hybrids of potato as source materials in breeding for resistance to golden nematode. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):173-184. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-173-184

ORCID

Mironenko N.V. <https://orcid.org/0000-0003-3383-2973>
Rogozina E.V. <https://orcid.org/0000-0002-2743-068x>
Gurina A.A. <https://orcid.org/0000-0002-1791-3063>
Khiutti A.V. <https://orcid.org/0000-0003-1479-7746>
Chalaya N.A. <https://orcid.org/0000-0002-8515-7941>
Afanaseenko O.S. <https://orcid.org/0000-0001-7368-0797>

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/10.30901/2227-8834-2020-4-173-184>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Assessment of fire blight resistance in apple clonal rootstocks using molecular markers

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-185-191 

UDC 575.111:634.11

Поступление/Received: 16.09.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

I. N. SHAMSHIN^{1*}, M. V. MASLOVA¹, N. V. DRENOVA²,
M. L. DUBROVSKY¹, O. V. PARUSOVA³

¹ Michurinsk State Agrarian University,
101 Internatsionalnaya St., Michurinsk, Tambov Province
393760, Russia

*  ivan_shamshin@mail.ru

² All-Russian Plant Quarantine Center,
32 Pogranichnaya St., Bykovo, Ramensky District,
Moscow Province 140150, Russia

 drenova@mail.ru

³ Michurinsk Lyceum Boarding School,
13a Novaya St., Michurinsk, Tambov Province 393764, Russia

 olgaparusova19@gmail.com

Оценка устойчивости клоновых подвоев яблони к бактериальному ожогу с использованием молекулярных маркеров

И. Н. ШАМШИН^{1*}, М. В. МАСЛОВА¹, Н. В. ДРЕНОВА²,
М. Л. ДУБРОВСКИЙ¹, О. В. ПАРУСОВА³

¹ Мичуринский государственный аграрный университет,
393760 Россия, Тамбовская обл., г. Мичуринск,
ул. Интернациональная, 101

*  ivan_shamshin@mail.ru

² Всероссийский центр карантина растений,
140150 Россия, Московская обл., Раменский р-н, Быково,
ул. Пограничная, 32

 drenova@mail.ru

³ Мичуринский лицей-интернат,
393764 Россия, Тамбовская обл., г. Мичуринск, ул. Новая, 13-а

 olgaparusova19@gmail.com

Background. Clonal apple rootstocks are one of the main components of intensive gardening. The degree of rootstock damage by fire blight affects the resistance of the variety-rootstock combination. The paper presents a study on marking quantitative trait loci (QTL) of resistance to fire blight *Erwinia amylovora* in clonal apple rootstock. **Materials and methods.** A collection of 20 rootstock forms was analyzed. For the study, SCAR markers GE-8019, AE10-375 and microsatellite marker CH-F7-FB1 were used. **Results.** Polymorphism was observed for all three markers, and their various combinations in one genotype were revealed. It was previously noted that genotypes that carry all three markers were more resistant than those that lack them. The presence of all three markers was observed only in forms 62-396 (B10), 16-1 and 2-9-102. The other genotypes did not have the GE-8019 marker. The AE10-375 marker was identified in eight clonal rootstocks. Microsatellite marker CH-F7-FB1 was present in all tested rootstocks. However, polymorphism was detected there. Most genotypes had a 174 bp fragment, but a 210 bp fragment was identified in two of the 20 forms. Clonal rootstock 70-20-21 proved heterozygous for this marker. The analyzed collection also included samples that had only the microsatellite marker: G16, Malysh Budagovskogo, Paradizka Budagovskogo (B9), 54-118 (B118), 57-491, 70-20-20 (B119), 70-20-21, 71-7-22, 76-3-6, 83-1-15, 87-7-12, and 2-12-10. The study of rootstock forms on the basis of resistance to metabolites of the fire blight pathogen was carried out under laboratory conditions using the *E. amylovora* culture filtrate *in vitro* on leaf explants. Most of the studied genotypes had different combinations of markers. However, the experiments showed that forms 62-396 and 14-1 with two out of three markers (AE10-375 and CH-F7-FB1) phenotypically manifested the trait of resistance to metabolites of *E. amylovora*.

Актуальность. Клоновые подвои яблони – один из основных компонентов интенсивного садоводства. Степень поражения подвоя бактериальным ожогом влияет на устойчивость сорто-подвойной комбинации. Представлены исследования по маркированию локусов количественных признаков (QTL) устойчивости клоновых подвоев яблони к бактериальному ожогу плодовых культур (возбудитель *Erwinia amylovora* (Burk.) Winslow et al.). **Материалы и методы.** Проведен анализ коллекции из 20 форм подвоев. Для исследования были использованы SCAR-маркеры GE-8019 и AE10-375, а также микросателлитный маркер CH-F7-FB1. **Результаты.** Отмечен полиморфизм по всем трем маркерам, выявлены различные их сочетания в одном генотипе. Ранее отмечалось, что генотипы, которые несут все три маркера, более устойчивы, чем те, у которых они отсутствуют. Наличие всех трех маркеров отмечено только у форм 62-396 (B10), 16-1 и 2-9-12. У остальных генотипов не выявлен маркер GE-8019. Маркер AE10-375 идентифицирован у восьми клоновых подвоев. Микросателлитный маркер CH-F7-FB1 присутствует у всех исследуемых подвоев. Однако здесь отмечен полиморфизм. У большинства генотипов присутствует фрагмент 174 пн, но у двух из 20 форм выявлен фрагмент 210 пн. Клоновый подвой 70-20-21 является гетерозиготным по этому локусу. В анализируемой коллекции также отмечены образцы, имеющие только микросателлитный маркер: 70-20-21, G16, 2-12-10, 83-1-15, 54-118 (B118), «Малыш Будаговского», 71-7-22, 57-491, «Парадизка Будаговского» (B9), 70-20-20 (B119), 76-3-6, 87-7-12. Изучение подвойных форм по признаку устойчивости к метаболитам возбудителя бактериального ожога проводили в лабораторных условиях с использованием культурального фильтрата *E. amylovora* на листовых эксплантах *in vitro*. У большинства изученных генотипов отмечены различные сочетания маркеров. Проведенные эксперименты показали, что у исследуемых форм с двумя маркерами из трех (AE10-375 и CH-F7-FB1) фенотипически проявлялся признак устойчивости к метаболитам *E. amylovora*.

Ключевые слова: apple, fire blight, *Erwinia amylovora*, QTL, marker-assisted selection.

Ключевые слова: яблоня, *Erwinia amylovora*, QTL, маркер-опосредованная селекция.

Introduction

In the Russian Federation, as in many countries of the world, the most economically significant fruit plant is the apple tree, the areas under which are expanding every year. The fire blight of fruit crops causes significant damage to commercial apple-tree orchards and stoolbeds. The main strategy for controlling the disease remains the destruction of infected trees, treatment with cupriferous and other pesticides, and, in some countries, with antibiotic solutions. However, the widespread use of such drugs causes the emergence of new bacteria races that are resistant to their effects (Emeriewen et al., 2018). The top-priority and environmentally friendly key focus area is the cultivation of resistant apple varieties and rootstocks.

It has been found that most resistant genotypes are concentrated among wild apple trees. High resistance is observed in two species – *Malus × robusta* (Carr.) Rehder 5 (QTL identified on chromosome 3) and *M. fusca* (Raf.) C.K. Schneid. (QTL identified on chromosome 10). The phenotypic trait manifestation, depending on the presence of QTL in these species, is 80% and 60%, respectively. However, the manifestation of high resistance is characteristic in relation to certain local strains of the pathogen (Peil et al., 2007; Emeriewen et al., 2018). Low susceptibility to the disease was also observed in other species: *M. baccata* (L.) Borkh. (Peil et al., 2014), *M. × robusta* var. *persicifolia* and *M. sieversii* (Ledeb.) M. Roem. (Fazio et al., 2013).

The causative agent of fire blight is the gram-negative phytopathogenic enterobacterium *Erwinia amylovora* (Burk.) Winslow et al., which has a type III secretion (T3SS) that delivers effector proteins (PAI1) to the host organism. The T3SS is encoded by a cluster of hypersensitive response and pathogenicity genes (called *hrp* genes) which control the ability of the pathogen to cause disease in susceptible host plants and induce a hypersensitive response (HR) in both resistant and non-resistant plants (Khan et al., 2012).

The genome studies of the domestic apple tree (*Malus domestica* Borkh.) have not identified individual genes that control monogenic resistance. However, the presence of saturated genetic maps has allowed identification of a number of quantitative trait loci (QTL) associated with resistance to fire blight (Maliepaard et al., 1998; Liebhard et al., 2002, 2003; Peil et al., 2008; Khan et al., 2007; Baldo et al., 2010; Wöhner et al., 2014; Kost, 2016). Molecular markers were found for most QTLs which were used to genotype the collections. Significant associations between the traits and markers indicate that these markers are located adjacent to the QTL (Khan et al., 2012).

The FBF7 (Fire blight Fiesta chromosome 7) QTL associated with resistance to fire blight was identified on chromosome 7 in cv. 'Fiesta'. Its correlation with the phenotypic manifestation of the trait varied in the range of 34.3–46.6% (Calenge et al., 2005).

Similar results were obtained from the analysis of seedlings derived from the crossing of cvs. 'Fiesta' and 'Discovery'. In that study, the QTL was also identified on the chromosome 7 (linkage group 7), and the level of phenotypic variability was consistent with previous studies: 37.5–38.6% (Khan et al., 2007).

On the basis of the summarized data it was found that the QTL of fire blight resistance, called "FBF7" (Fire Blight Fiesta chromosome 7), is located on the seventh chromosome. Two dominant SCAR markers were developed to identify this QTL. The AE10-375 and GE-8019 markers flank the region of chromosome 7 where the QTL is located. Besides,

the additional microsatellite marker CH-F7-Fb1 linked to the AE10-375 marker was produced to accurately identify the resistance locus. These markers can be successfully used for marker-assisted apple selection (Khan et al., 2007). However, most studies focused on resistance assessment and screening of apple varieties (Calenge et al., 2005; Khan et al., 2007; Peil et al., 2014; Baumgartner et al., 2015). Rootstocks are an integral part of the scion–rootstock combination and play a significant role in the development of a disease-resistant apple plant. Therefore, the choice of the rootstock and knowledge of the degree of its susceptibility to the disease are one of the important factors preventing the spread of infection.

The attack of fire blight in orchards with trees on dwarf rootstocks is especially dangerous due to high planting density and intensive spreading of the disease (Jensen et al., 2012). In addition, many dwarf apple rootstocks are susceptible to the pathogen. In areas significantly susceptible to the disease, there are recommendations against certain variety–rootstock combinations (Wilcox, 1994).

A number of studies were carried out to study fire blight resistance in apple rootstocks and their combinations with varieties (Russo et al., 2008; Jensen et al., 2012; Kviklys, 2012). A significant part of the most common clonal rootstocks (M9, M26, P series, Ottawa series) were found to be susceptible to the disease. This applied to both an individual rootstock plant and a scion–rootstock combination (Cline et al., 2001; Kviklys, 2012; Wilcox, 2014).

Only limited attention has been paid to rootstocks of Russian breeding. There are almost no domestic studies on this topic, including molecular diagnostics and collection screening. Of all the diversity of the existing assortment of Russian clonal rootstocks, the B9 (Paradizka Budagovskogo) remains the most studied. Its resistance to fire blight is assessed ambiguously in the published sources. When infected *in vitro*, the B9 rootstock shows high susceptibility to the pathogen. However, in the field and in variety–rootstock combinations, it demonstrates significant resistance, which increases with plant age (Norelli et al., 2003; Russo et al., 2008).

The aim of this work was to mark the QTL of fire blight resistance in clonal apple rootstocks in order to assess their resistance to pathogen metabolites under *in vitro* conditions, and to identify the genes for this valuable trait.

Materials and methods

The work was carried out at the facilities of Michurinsk State Agrarian University and the All-Russian Plant Quarantine Center (VNIIKR).

The biological material of the study was the forms of clonal apple rootstocks from the collection of Michurinsk State Agrarian University. A total of 20 genotypes were analyzed. For DNA isolation, young healthy apple-tree leaves were taken from the apical part of the shoot, one sample for each form. Cv. 'Remo' was used as a positive reference, the presence of all markers in this variety being determined in the original work. The DNA extraction was carried out using the Quick-DNA Plant/Seed Miniprep Kit (DNA extraction kit) (Zymo Research, USA) according to the manufacturer's protocol. The amplification was performed in a SimpliAmp device manufactured by Applied Biosystems (USA). The reaction mixture for PCR with a volume of 15 µl contained: 20 ng DNA, 1.5 mM dNTP, 2.5 mM MgSO₄, 10 pM of each primer, 1 U Taq polymerase and 10× standard PCR buffer (Thermo Fisher Scientific, UK). Quantitative trait loci

(QTLs) for fire blight resistance were identified using three molecular markers (Table 1): two SCAR markers, AE10-375, GE-8019 and one SSR marker CH-F7-FB1 (Khan et al., 2007).

bility of this QTL on contrasting forms with varying degrees of resistance which was tested by inoculation with the pathogen. It was found that genotypes with all three mark-

Table 1. The sequences of primer pairs used in the work (Khan et al., 2007)

Таблица 1. Последовательности праймерных пар, использованных в работе (Khan et al., 2007)

Name / Название	Sequence (5'-3') Последовательность (5'-3')	Annealing temperature, °C / Температура отжига, °C	Amplified fragment size, bp / Размер амплифицируемых фрагментов, пн
AE10-375	F CTAAGCCACGTTCTCC R CTGAAGCGCATCATTCTGATAG	55	375
GE-8019	F TTGAGACCGATTTCGTGTG R TCTCTCCCAGAGCTTCATTGT	55	397
CH-F7-Fb1	F AGCCAGATCACATGTTTCATC R ACAACGGCCACCAGTTATC	60	174, 210

After the amplification, the samples were separated by electrophoresis on a 2% agarose gel, then analyzed under ultraviolet light and photographed using a digital camera.

The study of fire blight resistance in apple rootstocks was based on an estimation of the effect of *E. amylovora* metabolites on the host plant using the culture filtrate of strains VNIIKR VRE16 and VNIIKR TE1 isolated in Voronezh and Tambov Provinces of the Russian Federation, respectively, as a selection agent. Bacterial cultures were incubated in Chapek's liquid nutrient medium for a month, followed by sterilization by passing through a membrane filter (Millipore 0.22 µm, France). To determine the nature of the effect of the bacterial culture fluid filtrate on the host plant, the leaves of the *in vitro* microplants of apple rootstocks 54-118, 62-396 and 14-1 were placed on the surface of the Murashige-Skoog (MS) nutrient medium (Murashige, Skoog, 2006) containing bacterial metabolites, in accordance with the sterility standards. Each variant of the experiment included 21 explants. Medium variants with 5%, 10% and 20% concentrations of the bacterial culture fluid filtrate were used in the experiment. The explants were incubated for 4 weeks at 24°C under a 16-hour photoperiod. The results of the experiment were recorded one month after its initiation (De Castro et al., 2016 Pinheiro, 2016, Akomolafe et al., 2019; Iwamoto et al., 2019, Maggini et al., 2019).

Plant tissue damage according to the degree of resistance to the bacterium metabolites was assessed using a five-point scale: 0 – no damage; 1 – very weak lesion (chlorotic or necrotic spots are sparse); 2 – weak lesion (less than 10% of the leaf surface is occupied by necrosis or up to 25% by chlorosis); 3 – medium lesion (from 11 to 25% necrosis or from 26 to 50% chlorosis); 4 – severe lesion (from 26 to 50% – necrosis, more than 50% chlorosis); 5 – very severe damage (more than 50% necrosis) (Sedov, Ogoltsova, 1999).

Results and discussion

The collection accessions of apple clonal rootstocks were analyzed using SCAR markers GE-8019 and AE10-375 developed on the basis of AFLP and RAPD markers flanking the QTL sequence of fire blight resistance on chromosome 7 of cv. 'Fiesta', as well as the microsatellite marker CH-F7-FB1 linked to the AE10-375 marker (Khan et al., 2007). The authors of the original publication analyzed the action sta-

ers were more resistant than those that lacked them. The reproducibility of the obtained results makes it possible to use these markers for the selection of gene sources and the breeding of new resistant genotypes by marker-assisted selection techniques.

Screening the collection of apple clonal rootstocks from Michurinsk State Agrarian University using GE-8019, AE10-375 and CH-F7-FB1 markers succeeded in obtaining clear reproducible results (Table 2).

The presence of the FBF7 QTL in an apple genotype is most reliably characterized by the detection of at least two markers, GE-8019 and AE10-375. They flank the genomic region where the QTL is located. The CH-F7-FB1 marker is linked to the AE10-375 locus and confirms the accuracy of locus identification. The presence of all three markers suggests a high expectation of fire blight resistance (Khan et al., 2007).

Analyzing the obtained data made it possible to identify various combinations of the studied markers. The presence of all three markers was observed only in forms 62-396 (B10), 16-1 and 2-9-102. The other genotypes did not have the GE-8019 marker. The second flanking marker AE10-375 was identified in eight clonal rootstocks. The microsatellite marker CH-F7-FB1 was present in all studied rootstocks. However, polymorphism was revealed at this locus. Most genotypes had a 174 bp fragment, but two out of the 20 forms had a 210 bp fragment. The clonal rootstock 70-20-21 was heterozygous at this locus, because it had both fragments amplified. The analyzed collection also contained accessions with only the microsatellite marker: 70-20-21, G16, 2-12-10, 83-1-15, 54-118 (B118), Malysh Budagovskogo, 71-7-22, 57-491, Paradizka Budagovskogo (B9), 70-20-20 (B119), 76-3-6, 87-7-12.

The degree of fire blight resistance in apple clonal rootstocks of Russian breeding has not been studied thoroughly enough. Evaluation under field conditions or with artificial infection was done only for certain forms of rootstocks (Norelli et al., 2003). There is no information about the resistance of apple clonal rootstocks from the collection of Michurinsk State Agrarian University.

To assess the manifestation degree for the trait of resistance to *E. amylovora* in apple clonal rootstocks developed at Michurinsk State Agrarian University, preliminary studies were carried out under laboratory conditions using

Table 2 Results of the FBF7 QTL analysis of clonal apple rootstocks**Таблица 2. Результаты анализа FBF7 QTL у клоновых подвоеев яблони**

Genotype Генотип	FBF7 QTL markers (fragment size, bp) / Маркеры FBF7 QTL (размер фрагмента, пн)			
	GE-8019 397 bp (пн)	AE10-375 375 bp (пн)	CH-F7-FB1	
			174 bp (пн)	210 bp (пн)
87-7-12	-	-	+	-
76-3-6	-	-	+	-
70-20-20 (B119)	-	-	+	-
Paradizka Budagovskogo (B9)	-	-	+	-
57-491	-	-	+	-
71-7-22	-	-	+	-
Malysh Budagovskogo	-	-	+	-
54-118 (B118)	-	-	+	-
62-396 (B10) *	+	+	+	-
83-1-15	-	-	+	-
2-12-10	-	-	+	-
2-15-2 **	-	+	+	-
3-4-7 **	-	+	+	-
14-1	-	+	-	+
4-6-5 **	-	+	+	-
2-9-102 *	+	+	+	-
<i>Malus sieboldii</i> (Regel) Rehder **	-	+	+	-
16-1 *	+	+	+	-
G16	-	-	+	-
70-20-21 **	-	-	+	+

Note / Примечание: «-» – the absence of a marker / отсутствие маркера;

«+» – the presence of a marker / наличие маркера;

* – the accession has three markers / наличие у образца трех маркеров;

** – the accession has two markers / наличие у образца двух маркеров

metabolites of the causative agent of this disease. The main goal of this work was to optimize the differentiating metabolite concentrations, which would be useful in future studies to rank apple genotypes according to the degree of their resistance to *E. amylovora*. Leaf explants of the *in vitro* culture were used as model objects of the clonal rootstock forms for which molecular analysis was performed.

For this work, samples were taken with different combinations of the studied molecular markers: 54-118 had only the microsatellite marker, 62-396 had all three markers, 14-1 had the microsatellite marker and the AE10-375 SCAR marker.

As a result of the study, it was found that it is advisable to use the 20% concentration of *E. amylovora* metabolites, since the studied forms in this variant of the experiment showed the greatest differences. In other variants of the experiment, the differences were within the error of the mean (Figure).

Since the absence of pathogen cells does not ensure the action of type III bacterial secretion, in the context of this experiment we should speak about the effect of nonspecific toxins.

Among the studied genotypes, the 54-118 rootstock proved to be unstable at different metabolite contents. On a medium with the 20% concentration of bacterial metabolites, its leaf explant damage had a high score, more than thrice exceeding the reference value.

Forms 62-396 and 14-1 on media with the same content of bacteria culture filtrate demonstrated slight differences from the reference.

The data obtained are not final. Further experiments are required, with an increased number of samples, on media with the 20% concentration of bacterial metabolites.

It should be noted that studies of other authors showed similar results. The analysis of 31 Hungarian apple varieties

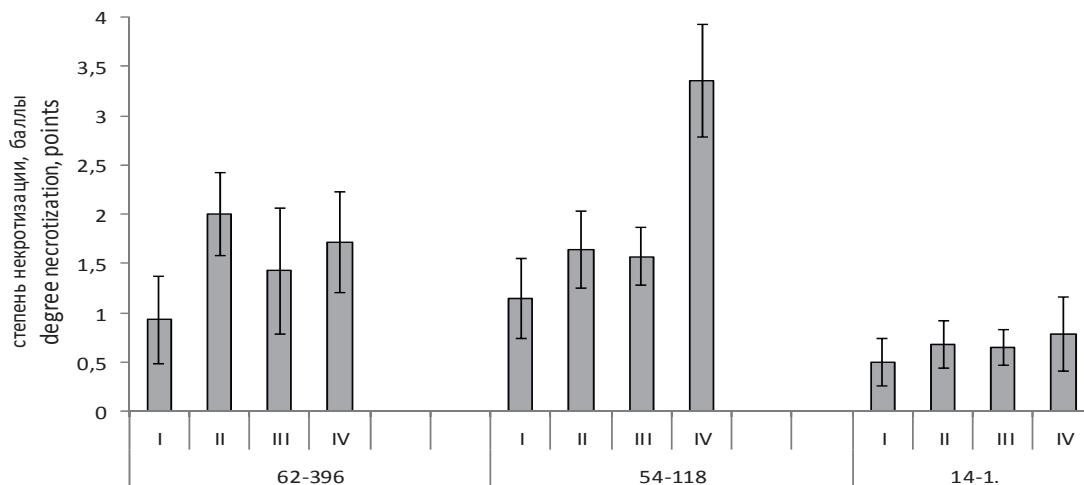


Figure. The degree of necrotization in leaf explants of apple rootstock forms on media with different contents of *Erwinia amylovora* (Burrill.) Winslow et al. metabolites:

I – reference; II – 5% metabolite concentration; III – 10% metabolite concentration; IV – 20% metabolite concentration

Рисунок. Степень некротизации листовых эксплантов подвойных форм яблони на средах

с различным содержанием метаболитов *Erwinia amylovora* (Burrill.) Winslow et al.:

I – контроль, II – концентрация метаболитов 5%; III – концентрация метаболитов 10%;

IV – концентрация метаболитов 20%

made it possible to establish the presence of the marker AE10-375 in most varieties, and GE-8019 in only half of the genotypes.

The AE10-375 marker was also found in 22 hybrids out of 32 ones obtained from crosses of two homozygous forms. Testing plants with QTL markers under artificial infection showed no clear correlation between the marker and the resistance character (Tóth et al, 2012). A different combination of markers GE-8019 and AE10-375 was observed in the analysis of 31 apple cultivars developed in Kazakhstan. Both markers were present only in two of them (Omasheva et al., 2016).

As reported by the authors of the original publication, the genes themselves can be damaged even in the presence of two SCAR markers, due to the large size of the quantitative resistance locus. Conversely, the absence of a marker does not necessarily indicate gene damage or absence. In addition, possible influence of the environment on the expression of quantitative resistance genes has been indicated. It is also possible that the presence of resistance is determined by effects of other QTLs.

The present research is preliminary and requires additions and extensions to the experiment in order to get a deeper insight into the resistance of apple clonal rootstocks to fire blight.

Conclusion

Thus, the results of molecular analysis and plant susceptibility to metabolites of the fire blight pathogen of fruit crops were compared. There was no clear relationship between the number of the present markers and the degree of plant tissue necrosis in the tested forms. However, the studies had shown that the presence of the AE10-375 SCAR marker and CH-F7-FB1 microsatellite in forms 62-396 and 14-1 provided the phenotypic manifestation of the resistance to *Erwinia amylovora* metabolites.

The studies were carried out in the framework of the State Task of the Ministry of Agriculture of the Russian Federation for 2020 on the topic: "Selection of winter-hardy dwarf apple clonal rootstocks using molecular markers and somatic tissue culture in vitro" (No. AAAA-A20-120011690041-9) at the Center for Collective Use "Crop breeding and production technology, storage and processing of food products for functional and therapeutic purposes" of Michurinsk State Agrarian University.

Исследования выполнены в рамках Государственного задания Министерства сельского хозяйства РФ на 2020 г. по теме: «Селекция зимостойких слаборослых клоновых подвоев яблони с использованием молекулярных маркеров и культуры соматических тканей in vitro» (№ AAAA-A20-120011690041-9) на базе Центра коллективного пользования «Селекция сельскохозяйственных культур и технологии производства, хранения и переработки продуктов питания функционального и лечебно-профилактического назначения» Мичуринского государственного аграрного университета.

References/Литература

- Akomolafe G.F., Paul T.T., Ubhenin A., Abok J. Phytotoxicity of filtrate extracts of fungal pathogens on selected tomato (*Solanum lycopersicum* L.) cultivars. *ASM Science Journal*. 2019;12:1-9. DOI: 10.32802/asmcj.2019.263
- Baldo J.L., Norelli J.L., Farrell Jr. R.E., Bassett C.L., Aldwinckle H.S., Malnoy M. Identification of genes differentially expressed during interaction of resistant and susceptible apple cultivars (*Malus × domestica*) with *Erwinia amylovora*. *BMC Plant Biology*. 2010;10(1):1. DOI: 10.1186/1471-2229-10-1

- Baumgartner I.O., Patocchi A., Frey J.E., Peil A., Kellerhals M. Breeding elite lines of apple carrying pyramided homozygous resistance genes against apple scab and resistance against powdery mildew and fire blight. *Plant Molecular Biology Reporter*. 2015;33(5):1573-1583. DOI: 10.1007/s11105-015-0858-x
- Calenge F., Drouet D., Denancé C., Van de Weg W.E., Brisset M.N., Paulin J.P. et al. Identification of a major QTL together with several minor additive or epistatic QTLs for resistance to fire blight in apple in two related progenies. *Theoretical and Applied Genetics*. 2005;111(1):128-135. DOI: 10.1007/s00122-005-2002-z
- Cline J.A., Hunter D.M., Bonn W.G., Biji M. Resistance of the Vineland series of apple rootstocks to fire blight caused by *Erwinia amylovora*. *Journal of American Pomological Society*. 2001;55(4):218-221.
- De Castro G.L.S., de Lemos O.F., Tremacoldi C.R., Moraes F.K.C., dos Santos L.R.R., Pinheiro H.A. Susceptibility of in vitro black pepper plant to the filtrate from a *Fusarium solani* f. sp. *piperis* culture. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*. 2016;127(1):263-268. DOI: 10.1007/s11240-016-1031-4
- Emeriewen O.F., Richter K., Piazza S., Micheletti D., Brogini G.A., Berner T. et al. Towards map-based cloning of *FB_Mfu10*: identification of a receptor-like kinase candidate gene underlying the *Malus fusca* fire blight resistance locus on linkage group 10. *Molecular Breeding*. 2018;38(8):106. DOI: 10.1007/s11032-018-0863-5
- Fazio G., Aldwinckle H., Robinson T. Unique characteristics of Geneva apple rootstocks. *New York State Fruit Quarterly*. 2013;1(2):25-28.
- Iwamoto K., Takamatsu S., Yamamoto M. *Alternaria alternata* causing black spot of peach produces a host-specific toxin. *Journal of General Plant Pathology*. 2019;85(5):395-400. DOI: 10.1007/s10327-019-00859-5
- Jensen P.J., Halbrendt N., Fazio G., Makalowska I., Altman N., Praul C. et al. Rootstock-regulated gene expression patterns associated with fire blight resistance in apple. *BMC genomics*. 2012;13(1):9. DOI: 10.1186/1471-2164-13-9
- Khan M.A., Durel C.E., Duffy B., Drouet D., Kellerhals M., Gessler C. et al. Development of molecular markers linked to the 'Fiesta' linkage group 7 major QTL for fire blight resistance and their application for marker-assisted selection. *Genome*. 2007;50(6):568-577. DOI: 10.1139/G07-033
- Khan M.A., Zhao Y.F., Korban S.S. Molecular mechanisms of pathogenesis and resistance to the bacterial pathogen *Erwinia amylovora*, causal agent of fire blight disease in Rosaceae. *Plant Molecular Biology Reporter*. 2012;30(2):247-260. DOI: 10.1007/s11105-011-0334-1
- Kost T. Functionality of the FB_MR5 fire blight resistance gene of *Malus × robusta* 5 [dissertation]. ETH Zürich, 2016. DOI: 10.3929/ethz-a-010656323
- Kviklys D., Kviklienė N., Bite A., Lepsis J., Univer T., Univer N. et al. Baltic fruit rootstock studies: evaluation of 12 apple rootstocks in North-East Europe. *Horticultural Science*. 2012;39(1):1-7.
- Liebhard R., Gianfranceschi L., Koller B., Ryder C.D., Tarachini R., Van De Weg E. et al. Development and characterisation of 140 new microsatellites in apple (*Malus × domestica* Borkh.). *Molecular Breeding*. 2002;10(4):217-241. DOI: 10.1023/A:1020525906332
- Liebhard R., Koller B., Gianfranceschi L., Gessler C. Creating a saturated reference map for the apple (*Malus × domestica* Borkh.) genome. *Theoretical and Applied Genetics*. 2003;106(8):1497-1508. DOI: 10.1007/s00122-003-1209-0
- Maggini V., Mengoni A., Gallo E.R., Biffi S., Fani R., Firenzuoli F. et al. Tissue specificity and differential effects on *in vitro* plant growth of single bacterial endophytes isolated from the roots, leaves and rhizospheric soil of *Echinacea purpurea*. *BMC Plant Biology*. 2019;19(1):284. DOI: 10.1186/s12870-019-1890-z
- Maliepaard C., Alston F.H., van Arkel G., Brown L.M., Chevreau E., Dunemann F., Evans K.M. et al. Aligning male and female linkage maps of apple (*Malus pumila* Mill.) using multi-allelic markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 1998;97(1-2):60-73. DOI: 10.1007/s001220050867
- Murashige T., Skoog F. A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiologia Plantarum*. 2006;15(3):473-497. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1962.tb08052.x
- Norelli J.L., Jones A.L., Aldwinckle H.S. Fire blight management in the twenty-first century: using new technologies that enhance host resistance in apple. *Plant Disease*. 2003;87(7):756-765. DOI: 10.1094/PDIS.2003.87.7.756
- Omasheva M.Y., Pozharskiy A., Maulenbay A., Ryabushkina N.A., Galiakparov N. SSR genotyping of Kazakhstani apple varieties: identification of alleles associated with resistance to highly destructive pathogens. *Eurasian Journal of Applied Biotechnology*. 2016;2:46-58. DOI: 10.11134/btp.2.2016.4
- Peil A., Garcia-Libreros T., Richter K., Trognitz F.C., Trognitz B., Hanke M.V. et al. Strong evidence for a fire blight resistance gene of *Malus robusta* located on linkage group 3. *Plant Breeding*. 2007;126(5):470-475. DOI: 10.1111/j.1439-0523.2007.01408.x
- Peil A., Hanke M.V., Flachowsky H., Richter K., Garcia-Libreros T., Celton J.M. et al. Confirmation of the fire blight QTL of *Malus × robusta* 5 on linkage group 3. *Acta Horticulturae*. 2008;793:297-303. DOI: 10.17660/ActaHortic.2008.793.44
- Peil A., Wöhner T., Hanke M.V., Flachowsky H., Richter K., Wensing A. et al. Comparative mapping of fire blight resistance in *Malus*. *Acta Horticulturae*. 2014;1056:47-51. DOI: 10.17660/ActaHortic.2014.1056.4
- Russo N.L., Robinson T.L., Fazio G., Aldwinckle H.S. Fire blight resistance of Budagovsky 9 apple rootstock. *Plant Disease*. 2008;92(3):385-391. DOI: 10.1094/PDIS-92-3-0385
- Sedov E.N., Ogoltsova T.P. (eds). Program and methodology of variety studies for fruit, berry and nut crops (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999). [in Russian] (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999).
- Tóth M., Ficzek G., Király I., Honty K., Hevesi M. Evaluation of old Carpathian apple cultivars as genetic resources of resistance to fire blight (*Erwinia amylovora*). *Trees*. 2012;27(3):597-605. DOI: 10.1007/s00468-012-0814-4
- Wilcox W.F. Fire blight fact sheet. Cornell University; 1994. Available from: <http://www.nysipm.cornell.edu/factsheets/treefruit/diseases/fb/fb.pdf> [accessed July 20, 2020].
- Wöhner T.W., Flachowsky H., Richter K., Garcia-Libreros T., Trognitz F., Hanke M.V. et al. QTL mapping of fire blight resistance in *Malus × robusta* 5 after inoculation with different strains of *Erwinia amylovora*. *Molecular Breeding*. 2014;34(1):217-230. DOI: 10.1007/s11032-014-0031-5

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

Шамшин И.Н., Маслова М.В., Дренова Н.В., Дубровский М.Л., Парусова О.В. Оценка устойчивости клоновых подвоеев яблони к бактериальному ожогу с использованием молекулярных маркеров. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):185-191. DOI:10.30901/2227-8834-2020-4-185-191

Shamshin I.N., Maslova M.V., Drenova N.V., Dubrovsky M.L., Parusova O.V. Assessment of fire blight resistance in apple clonal rootstocks using molecular markers. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):185-191. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-185-191

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/10.30901/2227-8834-2020-4-185-191>

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 / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Shamshin I.N. <https://orcid.org/0000-0002-4464-1876>
Maslova M.V. <https://orcid.org/0000-0002-5400-5937>
Drenova N.V. <https://orcid.org/0000-0003-4020-2910>
Dubrovsky M.L. <https://orcid.org/0000-0003-0883-2867>
Parusova O.V. <https://orcid.org/0000-0002-6380-2006>

Эффекты неспецифической устойчивости генотипов ячменя, полученных путем клеточной селекции

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-192-199 

УДК 633.16:631.524

Поступление/Received: 22.05.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

О. Н. ШУПЛЕЦОВА^{1*}, С. Ю. ОГОРОДНИКОВА²,
Я. И. НАЗАРОВА¹¹Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока
имени Н.В. Рудницкого,
610007 Россия, г. Киров, ул. Ленина, 166а

*✉ olga.shuplecova@mail.ru

²Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения РАН,
167982 Россия, Республика Коми, г. Сыктывкар,
ул. Коммунистическая, 28

✉ svetao_05@mail.ru

Effects of nonspecific resistance
in barley genotypes obtained
by cell selection

O. N. SHUPLECOVA^{1*}, S. YU. OGORODNIKOVA²,
YA. I. NAZAROVA¹¹N.V. Rudnitsky Federal Agricultural Science Center
of the North-East,
166a Lenin St., Kirov 610007, Russia

*✉ olga.shuplecova@mail.ru

²Institute of Biology, Komi Science Center,
Ural Branch of the RAS,
28 Kommunisticheskaya St., Syktyvkar 167982,
Komi Republic, Russia

✉ svetao_05@mail.ru

Эффективным способом повышения генетического разнообразия растений и создания источников устойчивости к эдафическим стрессорам является отбор клеток в селективных условиях *in vitro* на основе сомаклональной изменчивости. Использование сомаклонов (регенерантных форм) ячменя (*Hordeum vulgare* L.) с устойчивостью к повышенной кислотности, ионной токсичности алюминия, тяжелых металлов, засухе перспективно в условиях северо-востока Нечерноземной зоны РФ. Актуально создание регенерантов с комплексной устойчивостью к стрессорам, обусловленной механизмами специфического и неспецифического характера.

Объектом исследований служили гибридная комбинация ярового ячменя (*Luly* × *Conrad*) × 2867-80 и ее регенерантные формы, полученные в результате клеточной селекции со стрессорами различной природы. Растения выращивали в обычных условиях и на провокационных фонах с алюминием и кадмием. Оценивали продуктивные признаки растений, симптомы окислительного стресса и средообразующую активность корневой системы.

У растений-регенерантов, полученных в каллусной культуре на селективных средах *in vitro* с алюминием или водным дефицитом, выявлена повышенная способность корневой системы подщелачивать среду в зоне ризосфера (на 0,2–0,5 ед. pH) при выращивании на алюмоцистальной почве. На стрессовых почвенных фонах у регенерантных линий, индуцируемых на средах *in vitro* с кадмием или алюминием, отмечено низкое проявление симптомов окислительного стресса, тестируемых по интенсивности перекисного окисления липидов и содержанию фотосинтетических пигментов в листьях, что обеспечивает более высокую семенную продуктивность (по числу зерен в 1,5–3,6 раза и массе зерна с растения в 1,5–3,0 раза) и адаптивные преимущества по сравнению с исходным генотипом и регенерантами, индуцированными на среде с водным дефицитом. Сделан вывод о формировании комплексной устойчивости к токсичности алюминия и кадмия в почве у регенерантов ячменя, полученных в процессе клеточной селекции на средах *in vitro* с любым из этих металлов.

Ключевые слова: стресс, отбор *in vitro*, алюминий, кадмий, водный дефицит, исходный генотип, регенерант, провокационный фон, окислительный стресс, средообразующая активность, продуктивные признаки.

An effective way to increase the genetic diversity of plants and create sources of resistance to edaphic stressors is the selection of cells under selective *in vitro* conditions based on somaclonal variation. The use of somaclones (regenerant forms) of barley with resistance to increased acidity, ionic toxicity of aluminum, heavy metals and drought is promising in the northeast of the Non-Black-Soil Zone of Russia. Development of regenerants with integrated resistance to soil stressors due to specific and nonspecific mechanisms is a relevant trend. The target research material was a hybrid combination of spring barley (*Luly* × *Conrad*) × 2867-80 and its regenerant forms obtained as a result of cell selection with stressors of various nature. Plants were grown under ordinary soil conditions and on provocative backgrounds with aluminum and cadmium. The productive traits of plants, the symptoms of oxidative stress, and the environment-forming activity of the root system were evaluated.

In regenerated plants obtained in callus culture on selective *in vitro* media with aluminum or water deficiency, an increased ability of the root system to alkalinize the medium in the rhizosphere zone (by 0.2–0.5 pH units) when grown on alumina soil was revealed. Against stressful soil backgrounds, regenerative lines induced on *in vitro* media with cadmium or aluminum were observed to have a low manifestation of oxidative stress symptoms, tested by the intensity of lipid peroxidation and the content of photosynthetic pigments in the leaves, which provided these genotypes with higher seed productivity (1.5–3.6 times in the number of grains, and 1.5–3.0 times in the grain weight per plant) and adaptive advantages compared to the original genotype and regenerants induced on an *in vitro* medium with water deficiency. It is concluded that complex resistance to soil aluminum and cadmium toxicity is formed in barley regenerants obtained in the process of cell selection on *in vitro* media with any of these metals.

Key words: stress, *in vitro* selection, aluminum, cadmium, drought, initial genotype, regenerant, provocative background, oxidative stress, environment-forming activity, productive traits.

Введение

Повышение стрессоустойчивости сельскохозяйственных растений – одна из важнейших задач современного аграрного производства. Эффективным способом повышения генетического разнообразия растений и создания источников устойчивости к эдафическим стрессорам является отбор клеток в селективных условиях *in vitro*. В основе повышения устойчивости исходного генотипа в каллусной культуре лежит сомаклональная изменчивость генетической (мутации, кроссинговер, перемещение транспозонов) и эпигенетической (амплификация генов и метилирование) природы, возникающая в условиях неорганизованной пролиферации клеток при отсутствии онтогенетического (организменного) контроля (Vanyushin, 2013; Rozhanskaya, 2016). Использование клеточной селекции растений в комплексе с получением сомаклонов позволяет отбирать генотипы (регенерантные формы) с ценными признаками в качестве исходного материала для селекции. В настоящее время выявлена положительная корреляция между ростом изолированных тканей на селективных средах и стрессоустойчивостью растений-регенерантов на соответствующих провокационных фонах в полевых условиях. Последующая оценка регенерантов показала наследование положительных признаков при семенном размножении (Dolgikh, 2005; Nikitina et al., 2014; Rai et al., 2011).

Многофакторность признаков устойчивости к большинству почвенных стрессоров требует комплексного ответа растений на стресс, который включает в себя механизмы как специфического, так и неспецифического характера (Kuznetsov et al., 1990; Jaleel et al., 2009). Благодаря активации на клеточном и молекулярном уровне ряда механизмов, участвующих в формировании общей ответной реакции растения на стрессовые воздействия различной природы, предполагается возможность формирования неспецифической устойчивости на уровне изолированной ткани и у регенерированного в ней растения (Gladkov, 2009; Nikitina et al., 2014; Mahmood et al., 2012). В некоторых случаях повышение устойчивости на клеточном уровне к конкретному стрессору может обеспечить комплексную защиту растений к нескольким абиотическим стрессорам.

Нарушение обмена веществ растений в условиях кислых почв, обусловленное в основном ионной токсичностью алюминия и тяжелых металлов, тесно связано с избыточной продукцией активных форм кислорода (Zhang et al., 2008; Khan et al., 2007). Их накопление вызывает окислительное повреждение биомолекул, что негативно сказывается на общем развитии растений (Guo et al., 2007; Chupakhina et al., 2010; Garifzyanov et al., 2011). Индикатором окислительного стресса могут выступать интенсивность перекисного окисления липидов и степень окислительной деструкции фотосинтетических пигментов в растительных тканях (Blokhina et al., 2003; Kreslavski et al., 2012). Генотипы с неодинаковой стрессоустойчивостью имеют различный уровень антиоксидантной защиты и, соответственно, испытывают различное воздействие окислительного стресса, вызванного условиями культивирования.

В формировании устойчивости растений к повышенной почвенной кислотности важную роль играет экскреторная функция (средообразующая активность) корневой системы, позволяющая быстро сдвигать pH почвенного раствора в сторону нейтральных значений

за счет выделения во внешнюю среду инактиваторов – карбоксильных, гидроксильных групп и фосфатов, что позволяет снижать подвижность и инактивировать ионы как алюминия, так и других токсичных металлов (Sokolova et al., 2012; Li et al., 2009).

Для условий северо-востока Нечерноземной зоны России практическое значение имеют регенерантные линии зерновых культур с устойчивостью к неблагоприятным почвенным условиям: повышенной кислотности, ионной токсичности металлов и засухе (Shchennikova, 2016).

В лаборатории биотехнологии растений и микроорганизмов ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого» (ФАНЦ Северо-Востока) разработана технология создания растений-регенерантов ячменя на селективных средах с ионной токсичностью алюминия, кадмия, а также с водным дефицитом. Использование растений-регенерантов в дальнейшей селекции предполагает комплексную оценку их биохимических, физиологических и продуктивных признаков на провокационных почвенных фонах. При создании экологически пластичных генотипов актуально изучение возможности формирования у регенерантов неспецифической устойчивости к почвенным стрессорам различной природы. Для повышения объективности оценки адаптивного потенциала целесообразно проводить исследования на регенерантных линиях, индуцированных общим исходным генотипом, что позволит исключить фактор генотипического влияния на полученные результаты.

Цель исследований – оценить на провокационных почвенных фонах возможные проявления неспецифической устойчивости регенерантных линий ячменя, индуцированных общим генотипом в селективных системах *in vitro* с осмотиком, ионами алюминия и кадмия.

Материалы и методы

Объектами исследования служили генотипы ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.): исходная форма – сорт 999-93, созданный методом отбора из гибридной комбинации [(Luly × Conrad) × 2867-80], характеризующийся низкой полевой устойчивостью к кислым почвам; его регенерантные линии (RA), индуцированные в каллусной культуре по разработанным ранее методикам (Shupletsova, Shirokikh, 2015) на средах со следующими селективными агентами: линия RA_{Al} – 40 мг/л Al³⁺; линия RA_{ПЭГ} – 15% полиэтиленгликоль (ПЭГ) в качестве осмотика; линия RA_{Cd} – 15 мг/л Cd²⁺.

В условиях вегетационного опыта оценивали биохимические, физиологические и продуктивные признаки растений. Семена высевали в вегетационные емкости (3 растения на сосуд объемом 5 л, шесть сосудов в каждом варианте) с суглинистой дерново-подзолистой почвой. Схема опыта включала три почвенных фона:

- 1) контрольный (pH_{KCl} 6,0);
- 2) кислый с алюминием (с природным уровнем 12,78 мг/100 г почвы Al³⁺ при pH_{KCl} 4,3);
- 3) с кадмием (Cd²⁺ 0,5 мг/100 г почвы при pH_{KCl} 5,2).

Провокационный фон с кадмием создавали путем внесения в природную кислую почву Cd(CH₃COO)₂ с последующим ее регулярным увлажнением (до 80% от полной влагоемкости) и перемешиванием в течение месяца для закрепления кадмия в почвенном поглощающем комплексе.

Для определения показателей, тестирующих симптомы окислительного стресса, использовали методику, представленную в наших предыдущих исследованиях (Shirokikh et al., 2018). У растений каждого варианта отбирали смешанные пробы листьев (второй подфлаговый лист) в фазе выхода в трубку. Интенсивность перекисного окисления липидов (ПОЛ) анализировали по цветной реакции тиобарбитуровой кислоты с малоновым диальдегидом (МДА), который является промежуточным продуктом окислительной деградации липидов и служит индикатором интенсивности ПОЛ. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях определяли спектрофотометрически (Specol, Германия) в ацетоновой вытяжке при длинах волн 662 и 644 нм для хлорофилла *a* и *b* соответственно. Определение каротиноидов проводили при 470 нм.

Растения культивировали при естественном освещении до получения семенного потомства. По окончании вегетации в каждом варианте проводили анализ структуры продуктивности растений. В пробах почвы, отобранных в области ризосфера корней, а также в свободной от корневой системы зоне измеряли уровень pH потенциометрическим методом в соответствии с ГОСТ 26483-85 (GOST 26483-85).

Статистическую обработку экспериментальных данных осуществляли методом дисперсионного анализа с использованием встроенного статистического пакета Excel (MS Office 2007). В таблицах и на рисунках приведены средние значения из трех аналитических повторений и их квадратичные отклонения (различия значимы при $p \geq 0,95$).

Результаты и обсуждение

Представленные в статье результаты являются продолжением серии исследований влияния условий культивирования каллусной ткани ячменя на формирование хозяйствственно ценных признаков регенерантов. Ранее у генотипов регенерантного происхождения 530-98, 552-98, 917-01, 496-07, индуцированных на селективных средах *in vitro* с алюминием, наряду с целевым признаком было выявлено повышение устойчивости к гельминтоспориозным болезням и засухе. Отмечено повышение продуктивных признаков и урожай-

ности на кислых почвенных фонах регенерантов ячменя (линия 780-04), полученных в результате отбора *in vitro* на устойчивость к водному дефициту (Sheshegova, 2014; Shupletsova, Shchennikova, 2016).

В настоящих исследованиях проводили сравнительную оценку на нейтральных и провокационных (с алюминием и кадмием) почвенных фонах регенерантных линий ячменя, индуцированных общим исходным генотипом в процессе клеточной селекции на средах с ионами металлов и водным дефицитом.

Антиоксидантный потенциал растений тестирували по степени окислительных повреждений в ткани листьев – интенсивности перекисного окисления липидов (ПОЛ) и уровню деструкции фотосинтетических пигментов. Определение содержания в листьях МДА показало, что интенсивность ПОЛ у большинства исследуемых генотипов повышалась на стрессовых фонах относительно благоприятных условий выращивания (контроль). Наиболее остро реагировали на стресс растения исходного генотипа и регенерантной линии, полученной путем клеточной селекции на устойчивость к водному дефициту (RA_{ПЭГ}): по сравнению с контролем содержание МДА в листьях на почве с алюминием увеличивалось у исходной формы на 5,8 ммоль/г, у RA_{ПЭГ} – на 3,8 ммоль/г; присутствие кадмия – на 7,5 ммоль/г и 4,5 ммоль/г соответственно (рис. 1). Регенерантные линии RA_{Al} и RA_{Cd} на провокационном фоне с кадмием существенных отличий от контроля не имели, что свидетельствует об их толерантности к металлу. При выращивании этих генотипов на кислой почве с алюминием содержание МДА повышалось относительно контроля (RA_{Al} – на 3,3 ммоль/г, RA_{Cd} – на 4,6 ммоль/г), однако в меньшей степени по сравнению с исходным генотипом в тех же условиях.

Уровень фотосинтетических пигментов на обоих стрессовых фонах по сравнению с выращиванием в благоприятных условиях снижался у растений исходного генотипа, регенерантной линии RA_{ПЭГ} и, в большей степени, у RA_{Al}. Сокращение суммарного содержания хлорофилла у регенерантов, полученных на алюмокислых селективных средах *in vitro*, достигало 40,7% на почве с алюминием и 46,9% на почве с кадмием; содержание каротиноидов снижалось на 40,7 и 41,6% соответственно (табл. 1). Исключением являлись регенеранты, прошедшие отбор на устойчивость к кадмию (RA_{Cd}), содер-

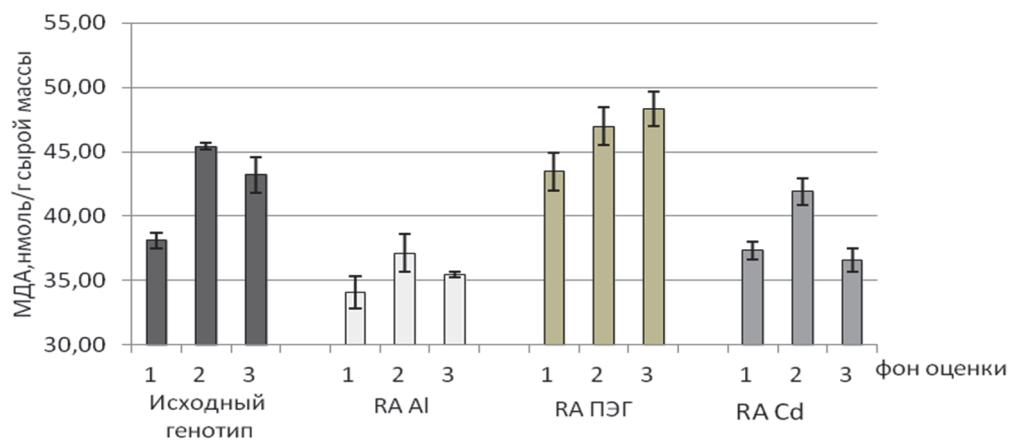


Рис. 1. Накопление малонового диальдегида в листьях ячменя различных генотипов в зависимости от условий выращивания растений: контрольный (1); кислый (2); с кадмием (3)

Fig. 1. Accumulation of malonaldehyde in barley leaves of various genotypes, depending on the growing conditions of the plants: reference (1); acidic (2); cadmium (3)

Таблица 1. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях растений ячменя в фазе выхода в трубку**Table 1. The content of photosynthetic pigments in the leaves of barley plants in the booting phase**

Генотипы	Фон оценки	Хлорофиллы, мг/г		Каротиноиды, мг/г	Соотношение хлорофиллы/каротиноиды	Сумма (а + б)	Отношение а/б
		а	б				
Исходный генотип	контроль	4,29 ± 0,03	1,99 ± 0,01	1,18 ± 0,02	5,31	6,28	2,15
	кислый	3,76 ± 0,08*	1,74 ± 0,08*	1,05 ± 0,04*	5,26	5,51	2,16
	с кадмием	2,63 ± 0,04*	1,16 ± 0,02*	0,68 ± 0*	5,53	3,78	2,27
RA _{Al}	контроль	4,35 ± 0,32	2,24 ± 0,11	1,45 ± 0,01	4,53	6,59	1,95
	кислый	2,36 ± 0,15*	1,14 ± 0,33*	0,86 ± 0,10*	4,05	3,50	2,14
	с кадмием	2,71 ± 0,01*	1,20 ± 0,16*	0,85 ± 0,02*	4,59	3,91	2,28
RA _{пэг}	контроль	3,65 ± 0,12	1,96 ± 0,21	1,19 ± 0,06	4,71	5,61	1,87
	кислый	2,91 ± 0,19*	1,36 ± 0,09*	1,19 ± 0,06	4,31	4,27	2,14
	с кадмием	3,00 ± 0,12*	1,39 ± 0,05*	0,95 ± 0,04*	4,63	4,39	2,15
RA _{Cd}	контроль	2,27 ± 0,09	1,74 ± 0,17	0,71 ± 0,02	5,65	4,00	1,32
	кислый	2,71 ± 0,14*	1,25 ± 0,04*	0,97 ± 0,19*	4,09	3,96	2,17
	с кадмием	2,82 ± 0,09*	1,23 ± 0,04*	0,95 ± 0,13*	4,29	4,06	2,28

* – различие достоверно относительно контроля при $p \geq 0,95$ * – the difference from the reference is statistically significant at $p \geq 0,95$

жение хлорофиллов у которых практически не зависело от условий выращивания и колебалось в пределах 3,96–4,06 мг/г, а содержание каротиноидов было выше контрольного уровня (0,71 мг/г) и составило при выращивании в почве с алюминием 0,97 мг/г, в присутствие кадмия – 0,95 мг/г. Это свидетельствует о приобретении линией RA_{Cd} в процессе клеточной селекции адаптивных преимуществ в условиях ионной токсичности как алюминия, так и кадмия по сравнению с исходной формой. Кроме того, у всех регенерантных линий выявлено увеличение в фотосинтетическом пигментном комплексе доли хлорофилла группы, которая ответственна за повышение скорости фотосинтетических процессов в растении, что тоже можно отнести к адаптивным преимуществам, приобретенным в процессе отбора на стадии каллуса.

Таким образом, при выращивании растений исследуемых генотипов в стрессовых условиях степень окислительных повреждений, тестируемая по интенсивности ПОЛ и содержанию фотосинтетических пигментов, колебалась от полного отсутствия (RA_{Cd}) или слабого проявления (RA_{Al}) до отчетливо выраженной (исходный генотип и регенерантная линия RA_{пэг}).

В условиях оценки растений на кислых почвах было логично оценить физиологически обусловленную способность корневой системы оптимизировать уровень pH в зоне ризосфера. Интенсивность экскреторной (средообразующей) функции корней в создании pH-барьера в ризосфере является важной составляющей механизма устойчивости растений к ионной токсичности почв и носит геноспецифичный характер. Благодаря подщелачиванию среды и выделению фосфатов начинается связывание и детоксикация алюминия в ризосфере, также снижается подвижность тяжелых ме-

таллов, что резко уменьшает степень ростингибирования среды. В наших экспериментах корневая система растений исходного генотипа на обоих стрессовых фонах снижала интенсивность подщелачивания почвы. Регенеранты RA_{пэг} и, в большей степени, RA_{Al} в алюмокислых условиях изменяли уровень pH в зоне ризосфера, что проявлялось в изменении кислотности по сравнению с контролем: сдвиг в щелочную сторону на 0,2 (RA_{пэг}) и 0,5 (RA_{Al}) ед. pH (рис. 2). Однако в присутствии кадмия интенсивность подщелачивания почвы этими генотипами снижалась (RA_{пэг}) или полностью отсутствовала (RA_{Al}). Регенеранты RA_{Cd} относительно слабо подщелачивали почву в алюмокислых условиях и особенно в почве с кадмием. Вероятно, это объясняется тем, что толерантность к кадмию, приобретенная этим генотипом в результате отбора в каллусной культуре, обусловлена механизмами, не связанными со средообразующей активностью корней.

Наряду с биохимическими и физиологическими показателями растений проводили сравнительный анализ продуктивных признаков. В благоприятных почвенных условиях существенных различий между генотипами не выявлено. На стрессовых фонах уровень структурных компонентов у всех растений снижался, причем в большей степени у исходного генотипа. На почве с алюминием регенерантные линии, независимо от условий их получения в каллусной культуре, достоверно превосходили исходный генотип по высоте растений (на 42–60%), числу зерен (в 1,8–3,6 раз) и массе зерна с растения (в 1,9–3,0 раза), причем наибольшие показатели были у регенерантов RA_{Cd} (табл. 2). Присутствие кадмия в почве негативно сказывалось на развитии растений исходного генотипа и регенерантов, индуцированных на селективных средах с водным дефи-

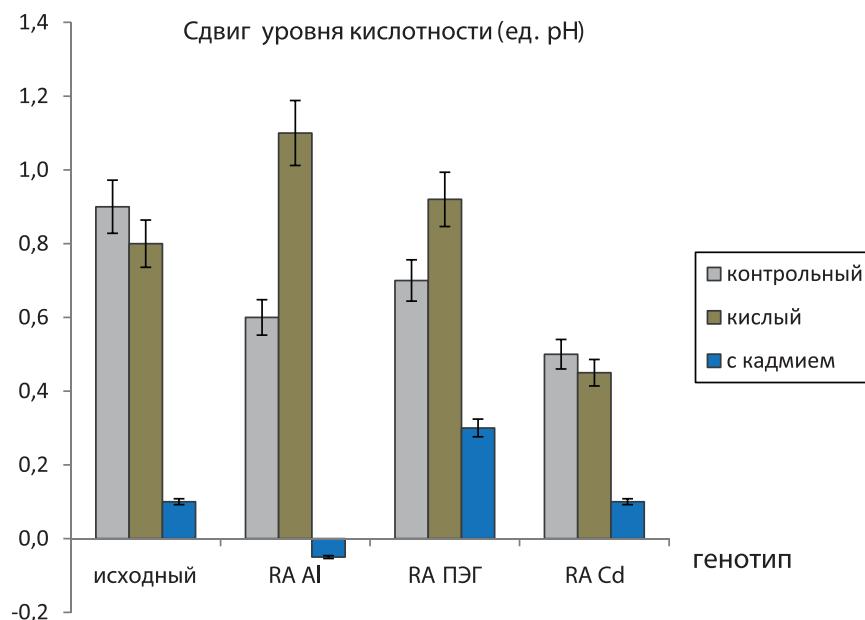


Рис. 2. Величина изменения уровня pH в зоне ризосфера растений ячменя при культивировании на различных почвенных фонах в условиях вегетационного опыта

Fig. 2. The magnitude of the change in pH in the rhizosphere of barley plants during cultivation on various soil backgrounds under the conditions of the growing experiment

Таблица 2. Продуктивные признаки растений ячменя сорта 999-93 и его регенерантных форм в условиях вегетационного опыта в зависимости от почвенного фона

Table 2. Productive characters of cv. 999-93 barley plants and its regenerants under the conditions of the growing experiment, depending on the soil background

Генотип	Высота растения, см	Продуктивная кустистость, шт.	Масса зерна с растения, г	Число зерен в растении, шт.
Контроль				
исходный генотип	54,9 ± 2,8	1,4 ± 0,6	0,99 ± 0,24	20,7 ± 6,8
RA _{Al}	58,3 ± 7,1	1,7 ± 0,4	1,22 ± 0,12	24,3 ± 9,3
RA _{ПЭГ}	54,4 ± 2,2	1,2 ± 0,3	0,97 ± 0,12	23,2 ± 6,2
RA _{Cd}	51,4 ± 3,7	1,3 ± 0,3	0,85 ± 0,23	19,2 ± 4,7
Провокационный фон по алюминию				
исходный генотип	33,5 ± 4,3	1,2 ± 0,1	0,22 ± 0,04	5,6 ± 1,7
RA _{Al}	53,7 ± 3,5*	1,2 ± 0,4	0,42 ± 0,08*	10,2 ± 2,5*
RA _{ПЭГ}	49,8 ± 4,2*	1,0 ± 0,0	0,41 ± 0,06*	10,0 ± 2,9*
RA _{Cd}	47,6 ± 3,8*	1,3 ± 0,1	0,65 ± 0,05*	20,2 ± 4,4*
Провокационный фон по кадмию				
исходный генотип	39,4 ± 3,0	1,0 ± 0,1	0,31 ± 0,04	9,6 ± 0,5
RA _{Al}	39,41 ± 0,9	1,0 ± 0,1	0,39 ± 0,04*	11,2 ± 0,1*
RA _{ПЭГ}	39,6 ± 2,7	1,1 ± 0,2	0,34 ± 0,05	10,5 ± 0,3
RA _{Cd}	51,5 ± 2,3*	1,3 ± 0,4*	0,42 ± 0,05*	13,1 ± 0,6*

* – отличие достоверно от исходной формы при $p \geq 0,95$

* – the difference from the original form is statistically significant at $p \geq 0,95$

цитом ($RA_{\text{пзг}}$). Однако регенерантные линии, прошедшие отбор на стадии каллуса на алюмоселективных средах (RA_{Al}), при выращивании на почве с кадмием превосходили исходный генотип по продуктивности колоса на 11,6–12,6%. У регенерантов RA_{cd} в этих условиях преимущество перед исходной формой было выражено в большей степени: все структурные показатели/компоненты были выше по сравнению с исходной линией на 30,7–35,4%. Таким образом, отбор генотипов ячменя на средах *in vitro* с ионной токсичностью алюминия или кадмия способствовал развитию продуктивных признаков растений в почвенных условиях с любым из этих металлов.

Заключение

Проведенные исследования показывают эффективность наших селективных систем *in vitro* в создании новых стрессоустойчивых генотипов ячменя. Культивирование клеток на искусственных питательных средах с наложением селективного фактора повышает частоту возникновения сомаклонов с заданным признаком. В дезорганизованных каллусных клетках эти события происходят с большей интенсивностью, чем в интактном растении. Регенерированные из каллусов растения могут отличаться от исходной формы по ряду признаков. В нашем случае такие изменения заключались в относительно низком проявлении симптомов окислительного стресса при выращивании на провокационных почвенных фонах регенерантных линий RA_{Al} (по уровню ПОЛ) и RA_{cd} (по уровню ПОЛ и содержанию фотосинтетических пигментов), в способности корневой системы RA_{Al} оптимизировать уровень pH в зоне ризосфера, что обеспечило этим генотипам в условиях стресса более высокую семенную продуктивность и адаптивные преимущества по сравнению с исходным генотипом и генотипом $RA_{\text{пзг}}$. Полученные данные позволяют говорить об устойчивости к токсичности как алюминия, так и кадмия в почве у регенерантов ячменя, индуцированных на селективных средах *in vitro*, содержащих только один (любой) из этих металлов. Вероятно, это объясняется универсальностью механизмов устойчивости растений к избытку металлов в среде: задержка избыточного количества ионов в корнях или за пределами метаболически важных органов (накопление в вакуолях, удаление через клеточную стенку), перевод избыточных ионов в инертные формы (Illyin et al., 2001). Тогда как реализация приспособительных реакций растений к засухе обусловлена механизмами другой природы и связана, прежде всего с накоплением осмопротекторов (Ibragimova et al., 2010). Таким образом, вероятность проявления неспецифической устойчивости генотипов повышается при наличии каких-либо общих адаптационных механизмов к присутствующим стрессорам.

References/Литература

- Blokhina O., Virolainen E., Fagerstedt K.V. Antioxidants, oxidative damage and oxygen deprivation stress: a review. *Annals of Botany*. 2003;91(2):179-194. DOI: 10.1093/aob/mcf118
- Chupakhina G.N., Maltseva E.Yu., Skrypnik L.N. The effect of cadmium of various concentrations on growth processes and the pigment apparatus of meadow timothy seedlings (*Phleum pretense* L.) (Vliyaniye kadmiya razli-
- chnoy kontsentratsii na rostovye protsessy i pigmentnyy apparat prorostkov timofeyevki lugovoy [*Phleum pretense* L.]) In: *Plant and Stress: All-Russian Symposium, Moscow, October 9–12, 2010*. Moscow: K.A. Timiryazev Plant Physiology Institute; 2010. p.388-389. [in Russian] (Чупахина Г.Н., Мальцева Е.Ю., Скрыпник Л.Н. Влияние кадмия различной концентрации на ростовые процессы и пигментный аппарат проростков тимофеевки луговой (*Phleum pretense* L.). В кн.: *Растение и стресс: Всероссийский симпозиум, Москва, 9–12 октября 2010 г.* Москва: ИФР им. К.А. Тимирязева; 2010. С.388-389).
- Dolgikh Yu.I. Results and prospects of using cell breeding to create promising plant forms (Rezul'taty i perspektivy ispol'zovaniya kletochnoy selektsii dlya sozdaniya perspektivnykh form rasteniy). In: *Biotechnology in Plant Growing, Animal Husbandry and Veterinary Medicine (Biotehnologiya v rasteniyevodstve, zhivotnovodstve i veterinarii)*. Rep. Synopses of the III Internat. Scient. Conf., October 19, 2004. Moscow; 2004. p.114-115. [in Russian] (Долгих Ю.И. Результаты и перспективы использования клеточной селекции для создания перспективных форм растений. В кн.: *Биотехнология в растениеводстве, животноводстве и ветеринарии. Тез. докл. III Межд. науч. конф., 19 октября 2004 г.* Москва; 2004. С.114-115).
- Garifzyanov A.R., Zhukov N.N., Ivanishchev V.V. Formation and physiological reactions of oxygen active forms in plant cells. *Modern Problems of Science and Education*. 2011;2. [in Russian] (Гарифзянов А.Р., Жуков Н.Н., Иванышев В.В. Образование и физиологические реакции активных форм кислорода в клетках растений. *Современные проблемы науки и образования*. 2011;2). URL: <http://www.science-education.ru/ru/article/view?id=4600> [дата обращения: 22.05.2020].
- Gladkov E.A. Biotechnological methods for isolation the plants possessing complex stability to heavy metals and salinization. *Agricultural Biology* 2009;(6):85-88. [in Russian] (Гладков Е.А. Получение растений полевицы побегоносной с комплексной устойчивостью к тяжелым металлам и засолению методами клеточной селекции. *Сельскохозяйственная биология*. 2009;(6):85-88).
- GOST 26483-85. Soils. Preparation of salt extract and determination of its pH by CINAQ method. Moscow: Standards Publishing House; 1985. [in Russian] (ГОСТ 26483-85. Почвы. Приготовление солевой вытяжки и определение ее pH по методу ЦИНАО. Москва: Издательство стандартов; 1985).
- Guo T.R., Zhang G.P., Zhang Y.H. Physiological changes in barley plants under combined toxicity of aluminum, copper and cadmium. *Colloids and surfaces B: Biointerfaces*. 2007;57(2):182-188. DOI: 10.1016/j.colsurfb.2007.01.013
- Ibragimova S.S., Gorelova V.V., Kochetov A.V., Shumny V.K. Role of plant metabolites in mechanisms of stress tolerance. *Vestnik NSU. Series: Biology, Clinical Medicine*. 2010;8(3):98-103. [in Russian] (Ибрагимова С.С., Горелова В.В., Кочетов А.В., Шумный В.К. Роль различных метаболитов в формировании стрессоустойчивости растений. *Вестник НГУ. Серия: Биология, клиническая медицина*. 2010;8(3):98-103).
- Illyin V.B., Siso A., Khmelev V.A. Trace elements and heavy metals in soils and plants of Novosibirsk Province (Mikroelementy i tyazhelye metally v pochvakh i rasteniyakh Novosibirskoy oblasti). Novosibirsk: Siberian Division of the RAS; 2001. [in Russian] (Ильин В.Б.,

- Сисо А., Хмелев В.А. Микроэлементы и тяжелые металлы в почвах и растениях Новосибирской области. Новосибирск: СО РАН; 2001).
- Jaleel C.A., Manivannan P., Wahid A., Farooq M., Al-Juburi H.J., Somasundaram R. et al. Drought stress in plants: a review on morphological characteristics and pigments composition. *International Journal of Agriculture and Biology*. 2009;11(1):100-105.
- Khan N., Singh Gill S., Nazar R. Activities of antioxidative enzymes, sulphur assimilation, photosynthetic activity and growth of wheat (*Triticum aestivum*) cultivars differing in yield potential under cadmium stress. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 2007;193(6):435-444.
- Kreslavski V.D., Los D.A., Allakhverdiev S.I., Kuznetsov V.V. Signaling role of reactive oxygen species in plants under stress. *Russian Journal of Plant Physiology*. 2012;59(2):141-154.
- Kuznetsov V.V., Khodyrev B.T., Roshchupkin B.V., Borisova N.N. General systems of cotton resistance to salinization and high temperature: facts and hypotheses (Obshchiye sistemy ustoychivosti khlopcatnika k zasoleniyu i vysokoy temperatury: fakty i gipotezy). *Russian Journal of Plant Physiology*. 1990;37(5):987-996. [in Russian] (Кузнецов В.В., Ходырев Б.Т., Рошупкин Б.В., Борисова Н.Н. Общие системы устойчивости хлопчатника к засолению и высокой температуре: факты и гипотезы. *Физиология растений*. 1990;37(5):987-996).
- Li Y.Y., Zhang Y.J., Zhou Y., Yang J.L., Zheng S.J. Protecting cell walls from binding aluminum by organic acids contributes to aluminum resistance. *Journal of Integrative Plant Biology*. 2009;51(6):574-580. DOI: 10.1111/j.1744-7909.2009.00825.x
- Mahmood I., Razzaq A., Ashraf M., Hafiz I.A., Kaleem S., Qayyum A. et al. *In vitro* selection of tissue culture induced somaclonal variants of wheat for drought tolerance. *Journal of Agricultural Research*. 2012;50(2):177-188.
- Nikitina E.D., Khlebova L.P., Ereschenko O.V. The development of some technology of the spring wheat cell selection for resistance to abiotic stresses. *Izvestiya of Altai State University Journal*. 2014;2(3):50-54. [in Russian] (Никитина Е.Д., Хлебова Л.П., Ерщенко О.В. Разработка отдельных элементов технологии клеточной селекции яровой пшеницы на устойчивость к абиотическим стрессам. *Известия Алтайского государственного университета*. 2014;2(3):50-54).
- Rai M.K., Kalia R.K., Singh R., Gangola M.P., Dhawan A.K. Developing stress tolerant plants through *in vitro* selection – an overview of the recent progress. *Environmental and Experimental Botany*. 2011;71(1):89-98. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2010.10.021
- Rozhanskaya O.A. About somaclonal variability of plants as a source of biodiversity for breeding (O somaklonalnoy izmenchivosti rasteniy kak istochnike bioraznoobraziya dlya selektsii) In: *Plant Breeding: Past, Present and Future (Selektsiya rasteniy: proshloe, nastoyashchee i budushchye)*. Proc. of the I All-Russ. Scient. and Pract. Conf. with Internat. Particip. dedicated to the 140th Anniversary of Belgorod State University, Belgorod, November 24–26, 2016. Belgorod; 2016. p.152-56. [in Russian] (Рожанская О.А. О сомаклональной изменчивости растений как источнике биоразнообразия для селекции В кн.: *Селекция растений: прошлое, настоящее и будущее. Сб. матер. I Всеросс. науч.-практ. конф. с междунар. уч., посв. 140-летию НИУ БелГУ. Белгород, 24–26 ноября 2016 г.* Белгород; 2016. С.152-156). URL: http://dspace.bsu.edu.ru/bitstream/123456789/18621/1/Seleksiya%20rasteniy_konferensiya_2017.pdf [дата обращения: 17.06.2020].
- Shchennikova I.N. Spring barley breeding for the environments of the Volga-Vyatka region (Selektsiya yarovogo yachmenya dlya usloviy Volgo-Vyatskogo regiona) [dissertation]. Moscow; 2016. [in Russian] (Щенникова И.Н. Селекция ярового ячменя для условий Волго-Вятского региона: дис. ... докт. с.-х. наук. Москва; 2016).
- Sheshegova T.K. Methods of breeding cereal crops for disease resistance in the Northeast Breeding Center (Metody selektsii zernovykh kultur na ustoychivost k boleznyam v Severo-Vostochnom selektsentre). In: *Methods and Technologies in Plant Breeding (Metody i tekhnologii v selektsii rasteniy)*. Proc. of the Scient. and Pract. Conf. Kirov: Res. Inst. of Agric. of the North-East; 2014. p.34-42 [in Russian] (Шешегова Т.К. Методы селекции зерновых культур на устойчивость к болезням в Северо-Восточном селекцентре. В кн.: *Матер. науч.-практ. конф. «Методы и технологии в селекции растений*. Киров: НИИСХ Северо-Востока; 2014. С.34-42).
- Shirokikh I.G., Shupletsova O.N., Tovstik E.V., Ogorodnikova S.Yu., Nazarova Y.I., Berezin G.I. Comprehensive assessment of barley plants regenerated from resistant to cadmium callus lines. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2018;65(4):19-29. [in Russian] (Широких И.Г., Шуплецова О.Н., Товстик Е.В., Огородникова С.Ю., Назарова Я.И., Березин Г.И. Комплексная оценка растений ячменя, полученных путем клеточной селекции на устойчивость к кадмию. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2018;65(4):19-29). DOI: 10.30766/2072-9081.2018.65.4.19-29
- Shupletsova O.N., Shchennikova I.N. Results of using cell technologies for creation of new barley varieties resistant against aluminum toxicity and drought. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2016;20(5):623-628. [in Russian] (Шуплецова О.Н., Щенникова И.Н. Результаты использования клеточных технологий в создании новых сортов ячменя, устойчивых к токсичности алюминия и засухе. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2016;20(5):623-628). DOI: 10.18699/VJ16.183
- Shupletsova O.N., Shirokikh I.G. Increase of barley tolerance to toxicity of metals and osmotic stress using cell selection. *Grain Economy of Russia*. 2015;(1):57-62. [in Russian] (Шуплецова О.Н., Широких И.Г. Повышение устойчивости ячменя к токсичности металлов и осмотическому стрессу путем клеточной селекции. *Зерновое хозяйство России*. 2015;(1):57-62). URL: <https://www.zhros.ru/jour/article/viewFile/231/230> [дата обращения: 17.06.2020].
- Sokolova T.A., Tolpeshta I.I., Trofimov S.Ya. Soil acidity. Acid-base soil buffering. Aluminum compounds in the solid phase of the soil and in the soil solution (Pochvennaya kislotnost. Kislotno-osnovnaya bufernaya pochv. Soyedineniya alyuminiya v tverdoy faze pochvy i v pochvennom rastvore). 2nd ed. Tula: Grif & Co.; 2012. [in Russian] (Соколова Т.А., Толпешта И.И., Трофимов С.Я. Почвенная кислотность. Кислотно-основная буферность почв. Соединения алюминия в твердой фазе почвы и в почвенном растворе. 2-е изд. Тула: Гриф и К; 2012). URL: <http://soil.msu.ru/attachments/article/1366/Почвенная%20кислотность.pdf> [дата обращения: 27.07.2020].

Vanyushin B.F. Epigenetics today and tomorrow. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(4/2):805-832. [in Russian] (Ванюшин Б.Ф. Эпигенетика сегодня и завтра. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(4/2):805-832).

Zhang H., Li Y.H., Hu L.Y., Wang S.H., Zhang F.K., Hu K.D.. Effect of treatment of wheat leaves with a nitric oxide donor on antioxidant metabolism under stress caused by alumini-

num (Vliyaniye obrabotki listyev pshenitsy donorom okisliazota na antiokislitelny metabolizm pri stresse, вызванном алюминием) *Russian Journal of Plant Physiology*. 2008;55(4):523-528. [in Russian] (Чжан Х., Ли Я.Х., Ху Л.Ю., Ван С.Х., Чжан Ф.К., Ху К.Д. Влияние обработки листьев пшеницы донором окиси азота на антиокислительный метаболизм при стрессе, вызванном алюминием. *Физиология растений*. 2008;55(4):523-528).

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

Шуплецова О.Н., Огородникова С.Ю., Назарова Я.И. Эффекты неспецифической устойчивости генотипов ячменя, полученных путем клеточной селекции. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.2020;181(4):192-199. DOI:10.30901/2227-8834-2020-4-192-199

Shupletsova O.N., Ogorodnikova S.Yu., Nazarova Ya.I. Effects of non-specific resistance in barley genotypes obtained by cell selection. Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):192-199. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-192-199

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/10.30901/2227-8834-2020-4-192-199>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Shupletsova O.N. <https://orcid.org/0000-0003-4679-0717>
Ogorodnikova S.Yu. <https://orcid.org/0000-0001-8865-4743>
Nazarova Ya.I. <https://orcid.org/0000-0002-2945-5282>

Сортимент черной смородины для Южного Урала

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-200-204 

УДК 634.723.1:637.527

Поступление/Received: 16.04.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

А. А. ВАСИЛЬЕВ, Ф. М. ГАСЫМОВ, Н. В. ГЛАЗ

Уральский федеральный аграрный научно-исследовательский центр УрО РАН,
620142 Россия, г. Екатеринбург,
ул. Белинского, 112, корп. А
✉ kartofel_chel@mail.ru

**Assortment of black currant cultivars
for the Southern Urals**

А. А. VASILIEV, F. M. GASYMOV, N. V. GLAZ

*Ural Federal Agricultural Research Center,
Ural Branch of the RAS,
112, bldg. A, Belinskogo Street,
Yekaterinburg 620142, Russia
✉ kartofel_chel@mail.ru*

Дана оценка сортов черной смородины по продуктивности, экологической пластичности и стабильности в условиях Челябинской области (Южный Урал). Исследования позволили выделить адаптивные сорта 'Сеянец Дружной' (4,43 т/га; КА = 1,54), 'Polar' (3,59 т/га; 1,38), 'Венера' (4,48 т/га; 1,35), 'Жемчужина' (4,49 т/га; 1,34), 'Сударушка' (4,43 т/га; 1,30), 'Болеро' (3,42 т/га; 1,20), 'Гера' (3,97 т/га; 1,16), 'Морти' (3,46 т/га; 1,06), 'Подарок Ильиной' (3,89 т/га; 1,03), 'Сельва' (3,21 т/га; 1,02) и 'Маяк' (3,54 т/га; 1,01). Наибольший интерес среди них представляют сорта интенсивного типа, способные существенно увеличивать продуктивность при улучшении условий выращивания. Интенсивными являются сорта челябинской селекции: 'Подарок Ильиной', 'Сударушка', 'Жемчужина', 'Гера', 'Маяк' и 'Венера' ($b_i = 1.70; 1.68; 1.52; 1.46; 1.40; 1.28$ соответственно). Экологически пластичный, но недостаточно стабильный сорт 'Сеянец Дружной' местной селекции ($b_i = 1.17; S_i^2 = 6.1$) по продуктивности в среднем за годы исследований превзошел экологически пластичные и стабильные сорта 'Сельва' ($b_i = 0.77; S_i^2 = 0.7$) и 'Морти' ($b_i = 0.93; S_i^2 = 1.1$). Сорт 'Болеро' селекции ВИР и шведский сорт 'Polar' являются нейтральными, то есть слабо реагируют на изменение условий выращивания. Высокой продуктивностью за период исследований отличались сорта 'Жемчужина', 'Венера', 'Сударушка', 'Сеянец Дружной', 'Гера', 'Подарок Ильиной', 'Polar', 'Маяк', 'Морти' и 'Болеро'.

На уровне средней по опыту (от 3,29 до 2,88 т/га) была урожайность интенсивных сортов 'Русалка' ($b_i = 1.50$), 'Орловия' ($b_i = 1.56$), 'Пигмей' ($b_i = 1.30$) и урожайность (от 3,36 до 3,25 т/га) экологически пластичных и стабильных сортов 'Легенда' ($b_i = 1.24; S_i^2 = 0.3$), 'Кама' ($b_i = 1.00; S_i^2 = 0.8$) и 'Дочка' ($b_i = 1.15; S_i^2 = 0.5$). Значительно ниже средней была урожайность сортов 'Зем Зарин' (1,79 т/га), 'Чернеча' (1,82 т/га), 'Зоря Галицкая' (2,18 т/га), 'Сибилла' (2,37 т/га), 'Краса Львова' (2,52 т/га) и 'Шахалевская' (2,84 т/га).

Ключевые слова: сорт, продуктивность, экологическая пластичность, стабильность, адаптивность.

The aim of the study was to assess black currant cultivars for yield, environmental plasticity and stability in Chelyabinsk Province. We identified adaptable black currant cvs. 'Seyanets Druzhnaya' (4.43 t/ha; AQ = 1.54), 'Polar' (3.59 t/ha; 1.38), 'Venera' (4.48 t/ha; 1.35), 'Zhemchuzhina' (4.49 t/ha; 1.34), 'Sudarushka' (4.43 t/ha; 1.30), 'Bolero' (3.42 t/ha; 1.20), 'Gera' (3.97 t/ha; 1.16), 'Mortti' (3.46 t/ha; 1.06), 'Podarok Ilyinoy' (3.89 t/ha; 1.03), 'Selva' (3.21 t/ha; 1.02) and 'Mayak' (3.54 t/ha; 1.01). The most interesting are intensive-type cultivars, capable of significantly increasing their productivity with the improved growing conditions. Intensive-type cultivars developed in Chelyabinsk are cvs. 'Podarok Ilyinoy', 'Sudarushka', 'Zhemchuzhina', 'Gera', 'Mayak' and 'Venera' ($b_i = 1.70, 1.68, 1.52, 1.46, 1.40$, and 1.28, respectively).

The locally developed cv. 'Seyanets Druzhnaya', environmentally plastic but insufficiently stable ($b_i = 1.17; S_i^2 = 6.1$), exceeded in its average yield the environmentally plastic and stable cvs. 'Selva' ($b_i = 0.77; S_i^2 = 0.7$) and 'Mortti' ($b_i = 0.93; S_i^2 = 1.1$). Cv. 'Bolero' developed by the Vavilov Institute (VIR) and the Swedish cv. 'Polar' are neutral, i.e., they weakly respond to changes in cultivation conditions. High yields were recorded for cvs. 'Zhemchuzhina', 'Venera', 'Sudarushka', 'Seyanets Druzhnaya', 'Gera', 'Podarok Ilyinoy', 'Polar', 'Mayak', 'Mortti' and 'Bolero'.

The yield of the following cultivars was at the average level for the experiment: 'Rusalka' ($b_i = 1.50$), 'Orloviya' ($b_i = 1.56$), 'Pigmy' ($b_i = 1.30$), plus the yield (3.36 to 3.25 t/ha) of environmentally stable cvs. 'Legenda' ($b_i = 1.24; S_i^2 = 0.3$), 'Kama' ($b_i = 1.00; S_i^2 = 0.8$), and 'Dochka' ($b_i = 1.15; S_i^2 = 0.5$). Cvs. 'Zem Zarin' (1.79 t/ha), 'Chernicha' (1.82 t/ha), 'Zorya Galitskaya' (2.18 t/ha), 'Sibilla' (2.37 t/ha), 'Krasa Lvova' (2.52 t/ha) and 'Shakhalevskaya' (2.84 t/ha) demonstrated yield levels significantly lower than the average.

Key words: cultivar, yield, environmental plasticity, stability, adaptability.

Введение

Черная смородина – важнейшая ягодная культура отечественного садоводства (Glaz et al., 2003; Shagina, 2011; Chebotok, 2018). На Южном Урале (Челябинск) исследования по селекции черной смородины ведутся с 1931 года,

когда учеными Уральской зональной плодово-ягодной опытной станции, ныне Южно-Уральский научно-исследовательский институт садоводства и картофелеводства (ЮУНИИСК) – филиал ФГБНУ «Уральский федеральный аграрный научно-исследовательский центр УрО РАН» (ФГБНУ «УрФАНИЦ УрО РАН»), начали мобилизацию

и изучение генофонда этой культуры. В настоящее время в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию в Российской Федерации (State Register..., 2019), внесено 11 сортов черной смородины челябинской селекции (Ilyin, 2011): 'Миасская черная' (1986 г.), 'Аргазинская', 'Чебаркуль', 'Челябинская фестивальная' (1994 г.), 'Пигмей' (1999 г.), 'Венера', 'Русалка' (2004 г.), 'Подарок Ильиной' (2005 г.), 'Сибилла', 'Сударушка' (2008 г.), 'Дашковская' (2009 г.).

Таблица 1. Характеристика погодных условий периода исследований (Челябинская обл., 2012–2017 гг.)

Table 1. Weather conditions during the research period (Chelyabinsk Province, 2012–2017)

Годы	Минимальная температура воздуха, °C	Максимальная высота снега, см	Весенние заморозки (май), °C	Сумма осадков за вегетацию, мм	Сумма положительных температур за вегетацию, °C
2012	-34,7	25	-	217	2742
2013	-32,4	61	-	293	2462
2014	-36,1	37	-0,6	285	2349
2015	-31,6	30	-	336	2390
2016	-32,3	48	-2,2	268	2603
2017	-35,2	46	-1,5	316	2314
Многолетнее	-36,4	40	-1,6	288	2408

Суровый климат Урала требует от новых сортов смородины повышенной зимостойкости в сочетании с устойчивостью (толерантностью) к различным биотическим и абиотическим стрессорам. Целенаправленное увеличение гетерозиготности потомства ягодных культур способствует накоплению в новых сортах комплекса искомых хозяйствственно ценных показателей, обеспечивающих высокую конкурентоспособность сорта на внутреннем и мировом рынках (Glaz et al., 2003). Выделение и использование экологически пластичных сортов плодово-ягодных культур дает возможность существенно увеличить экологическую устойчивость садоводства (Titkhanova, 2016).

Цель исследований – оценка районированных и перспективных сортов черной смородины по продуктивности, экологической пластиности и стабильности в условиях Челябинской области.

Материал и методы исследования

Исследования проведены в 2012–2017 гг. на опытном поле ЮУНИИСК – филиала ФГБНУ УрФАНИЦ УрО РАН. Объект исследований – сорта черной смородины коллекции института.

При проведении исследований руководством службы классические методики (Knyazev, Bayanova, 1999). Статистическая обработка полученных данных сделана методом дисперсионного анализа (Dospekhov, 1985). Оценку экологической пластиности сортов вели по методике И. А. Драгавцевой, Л. М. Лопатиной (Dragavtseva, Lopatina, 1999) и S. A. Eberhart, W. A. Russell в изложении В. А. Зыкина (Zykin et al., 1984).

Метеорологические условия в период исследований были близкими к среднемноголетним показателям. Исключение составила высота снежного покрова зимой 2011/12 и 2012/13 г. (в первом случае в 1,6 раза меньше,

во втором – в 1,5 раза больше обычного), а также количество осадков (75% нормы) и сумма положительных температур за вегетацию в 2012 г. (на 14% больше обычного) (табл. 1). По величине гидротермического коэффициента вегетационный период (май – сентябрь) 2012 г. характеризовался как засушливый (ГТК = 0,79), 2013 и 2016 г. – как недостаточно влажный (ГТК = 1,19 и 1,13), 2014, 2015 и 2017 г. – как оптимально влажный (ГТК = 1,30; 1,54 и 1,45 соответственно).

Результаты исследований

Наибольшая урожайность черной смородины была отмечена в 2014 г. – 5,17 т/га в среднем по изученным сортам при индексе среды (I_s), равном 1,87. Благоприятные условия для формирования урожая черной смородины складывались в 2013 и 2017 г., когда продуктивность изученных сортов в среднем составляла 4,54 и 4,66 т/га (индекс среды – 1,24 и 1,36 соответственно). Наименьшая продуктивность отмечена в 2016 г. (1,74 т/га), что можно объяснить заморозками в период цветения культуры (9 мая – до минус 2,2°C). Понижение температуры воздуха 8 мая 2017 г. до минус 1,5°C не оказало негативного влияния на продуктивность смородины черной в связи с поздним цветением большинства сортов (табл. 2).

Расчет коэффициента адаптивности (КА) позволил выделить 11 сортов черной смородины, имеющих наибольшую пригодность к возделыванию в условиях Южного Урала (рисунок).

Наибольший коэффициент адаптивности (1,43) среди изученных сортов смородины черной имел сорт селекции В. С. Ильина 'Сеянец Дружной' (не путать с сортом 'Дочь Дружной' селекции Минусинской опытной станции садоводства и бахчеводства). Среди достоинств этого сорта – крупноплодность, десертный вкус плодов, высокая зимостойкость, повышенная устойчивость к мучнистой росе, антракнозу и почковому клещу (Ilyin, 2007).

Среди адаптированных к условиям Южного Урала сортов черной смородины следует отметить и другие сорта челябинской селекции: 'Венера', 'Жемчужина', 'Сударушка', 'Гера', 'Подарок Ильиной', 'Сельва' и 'Маяк' (КА = 1,35; 1,34; 1,30; 1,16; 1,03; 1,02; 1,01 соответственно). 'Жемчужина' – один из лучших сортов В. С. Ильина; он был районирован в 1999 г. (исключен в 2003 г. за не-

Таблица 2. Урожайность и параметры пластиности сортов черной смородины в условиях Челябинской области, т/га

Table 2. Yield and plasticity parameters of black currant cultivars in Chelyabinsk Province, t/ha

Сорт	Годы изучения						Среднее	Коэффициенты	
	2012	2013	2014	2015	2016	2017		b_i	S_i^2
Жемчужина	1,78	7,52	7,85	0,71	3,93	5,14	4,49	1,52	2,7
Венера	1,03	5,71	6,07	5,35	1,57	7,14	4,48	1,28	2,4
Сударушка	3,51	6,78	9,28	0,36	1,78	4,89	4,43	1,68	3,7
Сеянец Дружной	5,71	7,21	7,51	1,43	0,53	4,11	4,42	1,17	6,1
Гера	3,57	7,14	7,14	1,07	0,46	4,43	3,97	1,46	3,0
Подарок Ильиной	1,43	8,21	5,71	1,43	0,79	5,78	3,89	1,70	1,9
Polar	1,07	1,43	4,28	2,86	7,14	4,75	3,59	0,00	6,5
Маяк	2,00	6,43	6,07	1,43	0,71	4,57	3,54	1,40	0,9
Mortti	0,71	5,36	5,35	3,57	2,14	3,64	3,46	0,93	1,1
Болеро	2,50	3,57	4,28	3,01	2,81	4,32	3,42	0,44	0,1
Легенда	1,43	4,28	6,43	1,78	1,43	4,78	3,36	1,24	0,3
Кама	0,52	4,28	5,35	3,57	1,78	4,68	3,36	1,00	0,8
Русалка	1,07	5,71	6,43	1,43	0,64	4,43	3,29	1,50	0,4
Дочка	1,32	3,93	6,24	2,50	1,07	4,57	3,27	1,15	0,5
Орловия	0,37	6,43	5,35	1,43	0,71	5,11	3,23	1,56	0,6
Сельва	1,07	3,57	4,11	2,53	2,57	5,41	3,21	0,77	0,7
Пигмей	0,36	3,21	5,71	0,71	1,78	5,51	2,88	1,30	1,0
Шахалевская	0,71	3,36	3,34	3,14	2,14	4,33	2,84	0,58	0,8
Краса Львова	1,07	1,79	1,83	2,86	2,50	5,07	2,52	0,25	2,2
Сибилла	0,42	4,28	3,21	0,36	1,68	4,28	2,37	0,97	0,8
Зоря Галицкая	1,78	1,79	3,57	1,78	0,75	3,39	2,18	0,52	0,5
Чернечка	0,36	0,71	1,93	3,21	0,36	4,32	1,82	0,39	2,9
Зем Зарин	1,78	1,79	1,81	1,91	0,82	2,61	1,79	0,18	0,3
Среднее	1,55	4,54	5,17	2,11	1,74	4,66	3,30	-	-
Индекс I_i	-1,75	1,24	1,87	-1,19	-1,56	1,36	-	-	-
НСР ₀₅	0,12	0,24	0,23	0,14	0,12	0,26	-	-	-

уплату пошлины). Сорт 'Венера' включен в Реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, в 2004 г., 'Подарок Ильиной' – в 2005 г., 'Сударушка' – в 2008 г. Сорт черной смородины 'Сельва' был принят на государственное испытание в 2003 г., 'Гера' – в 2004 г., 'Маяк' – в 2005 г.

Высокую адаптивность к условиям Челябинской области показал сорт 'Болеро' селекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова (ВИР), шведский сорт 'Polar' и финский сорт 'Mortti' (КА = 1,20; 1,38; 1,06 соответственно).

Среди вышеперечисленных сортов шесть относится к сортам интенсивного типа: 'Подарок Ильиной', 'Суда-

рушка', 'Жемчужина', 'Гера', 'Маяк' и 'Венера' ($b_i = 1,70; 1,68; 1,52; 1,46; 1,40; 1,28$ соответственно). Три сорта характеризуются как экологически пластичные: 'Сеянец Дружной', 'Mortti' и 'Сельва' ($b_i = 1,17; 0,93; 0,77$ соответственно). Только два сорта являются нейтральными, то есть слабо реагируют на изменение условий среды: 'Polar' ($b_i = 0,00$) и 'Болеро' ($b_i = 0,44$).

Оценка изученных районированных и перспективных сортов черной смородины по продуктивности, экологической пластичности и стабильности в условиях Челябинской области позволила выявить экологически пластичные генотипы с коэффициентом регрессии (b_i), значительно превышающим единицу, и с достаточ-

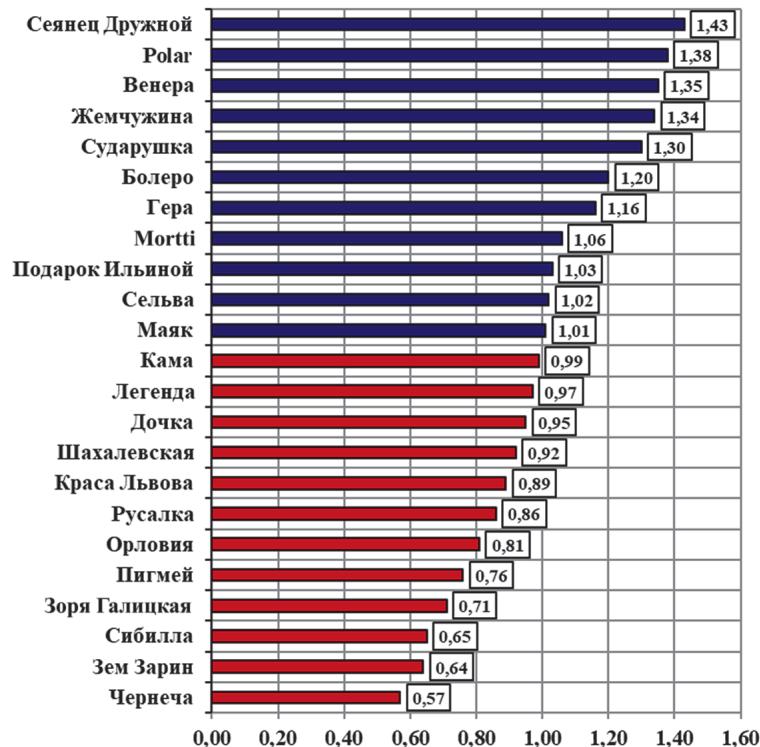


Рисунок. Коэффициент адаптивности (КА) сортов черной смородины

Figure. Adaptability quotient (AQ) of black currant cultivars

но высокой продуктивностью. Это сорта: 'Жемчужина', 'Венера', 'Сударушка', 'Гера', 'Подарок Ильиной', 'Маяк' (4,49; 4,48; 4,43; 3,97; 3,89; 3,54 т/га соответственно). Их ценность в том, что при интенсификации садоводства (загущение, орошение, удобрения, средства защиты и т. п.) и при возделывании в более благоприятных почвенно-климатических условиях они способны существенно увеличивать свою продуктивность. Среди них только сорт 'Маяк' обладает достаточно высокой стабильностью ($S_i^2 = 0,9$).

Высокую селекционную ценность имеют экологически пластичные сорта, отличающиеся высокой стабильностью урожая (Loginov, Kazak, 2015). В нашем опыте в эту группу сортов попали: 'Мортти' ($b_i = 0,93$; $S_i^2 = 1,1$) и 'Сельва' ($b_i = 0,77$; $S_i^2 = 0,7$). Сорт 'Сеянец Дружной' при высокой пластичности ($b_i = 1,17$) недостаточно стабилен ($S_i^2 = 6,1$), что, однако, не помешало ему иметь четвертый результат по продуктивности (4,42 т/га).

Среди сортов черной смородины, сформировавших урожай на уровне среднего по опыту, заслуживают внимания экологически пластичные и стабильные сорта: 'Легенда' (3,36 т/га; $b_i = 1,24$; $S_i^2 = 0,3$), 'Кама' (3,36 т/га; $b_i = 1,00$; $S_i^2 = 0,8$) и 'Дочка' (3,25 т/га; $b_i = 1,15$; $S_i^2 = 0,5$), а также сорта интенсивного типа: 'Русалка' (3,29 т/га; $b_i = 1,50$; $S_i^2 = 0,4$), 'Орловия' (3,23 т/га; $b_i = 1,56$; $S_i^2 = 0,6$) и 'Пигмей' (2,88 т/га; $b_i = 1,30$; $S_i^2 = 1,0$) с достаточно высокой стабильностью урожая.

Заключение

Наибольшей адаптивностью (КА от 1,54 до 1,1) в условиях Южного Урала отличаются сорта черной смородины 'Сеянец Дружной', 'Polar', 'Венера', 'Жемчужина', 'Сударушка', 'Болеро', 'Гера', 'Мортти', 'Подарок Ильиной', 'Сельва' и 'Маяк'. Среди них к генотипам ин-

тенсивного типа относятся сорта челябинской селекции (ЮУНИИСК): 'Подарок Ильиной', 'Сударушка', 'Жемчужина', 'Гера', 'Маяк' и 'Венера'. Местный сорт 'Сеянец Дружной' – экологически пластичный, но недостаточно стабильный, тогда как сорт 'Сельва' селекции Южно-Уральского НИИСК и финский сорт 'Мортти' сочетают как пластичность, так и экологическую стабильность. Сорт 'Болеро' селекции ВИР и шведский сорт 'Polar' относятся к сортам нейтрального типа.

Наибольшую продуктивность (от 4,49 до 3,42 т/га) за годы исследований имели следующие сорта черной смородины: 'Жемчужина', 'Венера', 'Сударушка', 'Сеянец Дружной', 'Гера', 'Подарок Ильиной', 'Polar', 'Маяк', 'Мортти' и 'Болеро'. На уровне средней по опыту урожайность плодов была у интенсивных сортов 'Русалка', 'Орловия', 'Пигмей' и у экологически пластичных и стабильных сортов 'Легенда', 'Кама' и 'Дочка'. Значительно ниже среднего урожайность была у сортов 'Зем Зарин', 'Чернечка', 'Зоря Галицкая', 'Сибилла', 'Краса Львова' и 'Шахалевская'.

References/Литература

- Chebotok E.M. Results of the variety study of black currant in the Middle Urals. *Breeding and Variety Cultivation of Fruit and Berry Crops*. 2018;5(1):147-150. [in Russian] (Чеботок Е.М. Результаты сортознания смородины черной на Среднем Урале. *Селекция и сорторазведение садовых культур*. 2018;5(1):147-150).
- Dospekhov B.A. Methodology of field trial (Metodika polevogo opyta). Moscow: Agropromizdat; 1985. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. Москва: Агропромиздат; 1985).
- Dragavtseva I.A., Lopatina L.M. Environmental plasticity of a variety and its study (Ekologicheskaya plastichnost

- sorta i yeye izucheniiye). In: E.N. Sedov, T.P. Ogoltsova (eds). *Program and methodology of variety studies for fruit, berry and nut crops (Programma i metodika sortoizucheniya plodovykh, yagodnykh i orekhoplodnykh kultur)*. Orel: VNIISPK; 1999. p.120-121. [in Russian] (Драгавцева И.А., Лопатина Л.М. Экологическая пластиность сорта и ее изучение. В кн.: *Программа и методика сортовидования плодовых, ягодных и орехоплодных культур* / под ред. Е.Н. Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999. С.120-121).
- Glaz N.V., Vavilov A.S., Sefansky K.L. The role of cultivars and technologies in the intensification of horticulture in Khabarovsk Territory (Роль сортов и технологий в интенсификации садоводства в Хабаровском крае). In: *The role of cultivars and new technologies in intensive gardening: Proceedings of the International Scientific and Methodological Conference (Rol sortov i novykh tekhnologiy v intensivnom sadovodstve v Khabarovskom kraye. Materialy k mezhdunarodnoy nauchno-metodicheskoy konferentsii)*. Orel; 2003. p.60-62. [in Russian] (Глаз Н.В., Вавилов А.С., Сефанский К.Л. Роль сортов и технологий в интенсификации садоводства в Хабаровском крае. В кн.: *Роль сортов и новых технологий в интенсивном садоводстве: Материалы к международной научно-методической конференции*. Орел; 2003. С.60-62).
- Ilyin V.S. Currant (Smorodina). Chelyabinsk: Southern Ural Book Publishing House; 2007. [in Russian]. (Ильин В.С. Смородина. Челябинск: Южно-Уральское книжное издательство; 2007).
- Ilyin V.S. The results of forty years of research on currants and gooseberries (Результаты сорокалетних исследований по смородине и крыжовнику). *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2011;(5):46-49. [in Russian] (Ильин В.С. Результаты сорокалетних исследований по смородине и крыжовнику. *Достижения науки и техники АПК*. 2011;(5):46-49).
- Knyazev S.D., Bayanova L.V. Currant, gooseberry and their hybrids (Smorodina, kryzhovnik i ikh gibridy). In: E.N. Sedov, T.P. Ogoltsova (eds.). *Program and methodology of variety studies in fruit, berry and nut crops (Programma i metodika sortoizucheniya plodovykh, yagodnykh i orekhoplodnykh kultur)*. Orel: VNIISPK; 1999. p.351-373. [in Russian] (Князев С.Д., Баянова Л.В. Смородина, крыжовник и их гибриды. В кн.: *Программа и методика сортовидования плодовых, ягодных и орехоплодных культур* / под ред. Е.Н. Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999. С.351-373).
- Loginov Yu.P., Kazak A.A. Ecological plasticity of potatoes cultivars in Tyumen Region. *Bulletin of Kemerovo State University*. 2015;1(61):24-28. [in Russian] (Логинов Ю.П., Казак А.А. Экологическая пластиность в условиях Тюменской области. *Вестник Кемеровского государственного университета*. 2015;1(61):24-28).
- Shagina T.V. The current state of culture of black currant in Russia (Современное состояние культуры смородины черной в России. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2011;28(2):318-328. [in Russian] (Шагина Т.В. Современное состояние культуры смородины черной в России. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2011;28(2):318-328).
- State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow; 2019. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва; 2019). URL: https://gossortrf.ru/wp-content/uploads/2019/07/REESTR_2019-3.pdf [дата обращения: 16.07.2020].
- Tikhonova O.A. Elements of the black currant productivity component in the environments of the Russian North-West. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2016;177(3):61-73. [in Russian] (Тихонова О.А. Слагаемые компоненты продуктивности черной смородины в условиях Северо-Запада России. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2016;177(3):61-73). DOI: 10.30901/2227-8834-2016-3-61-73
- Zykin V.A., Meshkova V.V., Sapega V.A. Ecological plasticity parameters of agricultural plants, their calculation and analysis: guidelines (Parametry ekologicheskoy plastichnosti selskohokhozyastvennykh rasteniy, ikh raschet i analiz: metodicheskiye rekomendatsii). Novosibirsk; 1984. [in Russian] (Зыкин В.А., Мешкова В.В., Сапега В.А. Параметры экологической пластиности сельскохозяйственных растений, их расчет и анализ: методические рекомендации. Новосибирск; 1984).

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

Васильев А.А., Гасымов Ф.М., Глаз Н.В. Сортимент черной смородины для Южного Урала. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):200-204. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-200-204

Vasiliev A.A., Gasymov F.M., Glaz N.V. Assortment of black currant cultivars for the Southern Urals. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(4):200-204. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-200-204

ORCID

Vasiliev A.A. <https://orcid.org/0000-0002-7816-0624>
Gasymov F.M. <https://orcid.org/0000-0002-5738-0046>
Glaz N.V. <https://orcid.org/0000-0001-6480-2828>

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/10.30901/2227-8834-2020-4-200-204>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Механизмы адаптации льна-долгунца к повышенной кислотности почвы (обзор)

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-205-212 

УДК 633.521:631.415.1:577.218

Поступление/Received: 14.05.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

Н. В. КИШЛЯН^{1*}, Н. В. МЕЛЬНИКОВА²,
Т. А. РОЖМИНА³

¹Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов
растений имени Н.И. Вавилова,
190000 Россия, г. Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44
*✉ natalya-kishlyan@yandex.ru

²Институт молекулярной биологии имени
В.А. Энгельгардта Российской академии наук,
119991 Россия, г. Москва, ул. Вавилова, 32
✉ mnv-4529264@yandex.ru

³Федеральный научный центр лубяных культур,
172002 Россия, г. Торжок, ул. Луначарского, 35
✉ len_rozhmina@mail.ru

The mechanisms of fiber flax
adaptation to high soil acidity
(a review)

N. V. KISHLYAN^{1*}, N. V. MELNIKOVA²,
T. A. ROZHMINA³

¹N.I. Vavilov All-Russian Institute
of Plant Genetic Resources,
42, 44 Bolshaya Morskaya Street,
St. Petersburg 190000, Russia
*✉ natalya-kishlyan@yandex.ru

²Engelhardt Institute of Molecular Biology,
Russian Academy of Sciences,
32 Vavilova St., Moscow 119991, Russia
✉ mnv-4529264@yandex.ru

³Federal Research Center for Bast Fiber Crops,
35 Lunacharskogo St., Torzhok 172002, Russia
✉ len_rozhmina@mail.ru

Избыточная кислотность почвы является одним из главных факторов значительных потерь растениеводческой продукции. На примере льна-долгунца показано влияние кислотности почвы на параметры продуктивности и качества волокна различных образцов мирового генофонда этой культуры. Оптимальная кислотность для льна-долгунца находится в узком диапазоне – pH_{KCl} 5,3–5,6. На сильноисльных почвах (pH_{KCl} менее 4,5) при пороговых значениях содержания токсичного алюминия (Al^{3+}), 10–11 мг/100 г, снижение урожая льнопродукции составляет свыше 50%. В настоящее время наряду с механизмами детоксикации токсичного алюминия на кислых почвах установлены и генетические аспекты контроля алюмоустойчивости. Показано, что одним из наиболее значимых компонентов общей защитной реакции растений на различные стрессы факторы являются антиоксидантные системы. Важная роль в системе антиоксидантной защиты принадлежит глутатионтрансферазам. С помощью методов высокопроизводительного секвенирования и количественной ПЦР выявлено изменение экспрессии генов и миРНК у растений льна в ответ на токсическое действие ионов алюминия. С использованием контрастных по кислотоустойчивости генотипов данной культуры установлено увеличение экспрессии генов, кодирующих UDP-гликозилтрансферазы (UGT) и глутатион-S-трансферазы (GST) при алюмострессе. Увеличение экспрессии оказалось более выраженным у устойчивых к алюминию сортов льна, чем у чувствительных. Также выявлены отличия в изменении экспрессии miR390 и miR393 между устойчивыми и чувствительными генотипами при токсическом действии ионов алюминия. Понимание механизмов устойчивости позволяет ускорить создание адаптивных к эдафическому стрессу сортов льна и других культур, что важно для получения высоких и гарантированных урожаев сельскохозяйственной продукции.

Ключевые слова: фитотоксичность алюминия, глутатионтрансфераза, миРНК.

Excessive soil acidity is one of the main factors causing significant losses in crop production. Using fiber flax, the effect of soil acidity on the yield and fiber quality of various samples representing the world gene pool of this crop is shown. The optimum acidity for fiber flax is within a narrow range – pH_{KCl} 5.3–5.6. On strongly acid soils (pH_{KCl} less than 4.5) with threshold values of the toxic aluminum (Al^{3+}) content, 10–11 mg/100 g, a decrease in the flax yield is over 50%. Currently, along with the mechanisms of detoxification of toxic aluminum in acid soils, genetic aspects of aluminum resistance have also been determined. It is shown that one of the most significant components of the common defense response of plants to various stresses is their antioxidant systems. An important role in the antioxidant defense system belongs to glutathione transferases. Using high-throughput sequencing and quantitative PCR, a change in the expression of genes and microRNAs in flax plants was revealed in response to the toxic effect of aluminum ions. Using flax genotypes contrasting in acid resistance, an increase in the expression of genes encoding UDP-glycosyltransferases (UGT) and glutathione-S-transferases (GST) was established under aluminum stress. The increase in expression was more pronounced in aluminum-resistant flax cultivars than in sensitive ones. Also, the differences in the change of miR390 and miR393 expression between resistant and sensitive genotypes were revealed under the toxic effects of aluminum ions. Understanding the resistance mechanisms makes it possible to accelerate the development of flax and other crop cultivars adaptive to edaphic stress, which is important for obtaining high and guaranteed yields of agricultural products.

Key words: aluminum phytotoxicity, glutathione transferase, microRNA.

Введение

Лен-долгунец – важнейшая прядильная культура Российской Федерации, имеющая стратегическое значение. Продукция изо льна является источником сырья для текстильной, оборонной, строительной, лакокрасочной, фармацевтической и других отраслей промышленности. Вместе с тем в настоящее время льноводство находится в стадии кризиса. Ведущая роль в возрождении отрасли, наряду с экономическими факторами, принадлежит селекции, направленной на создание сортов льна с высокой потенциальной продуктивностью и экологической устойчивостью.

Исследования реакции различных культур на стрессовые факторы среди остаются в центре внимания ученых, что обусловлено прежде всего пестротой почв сельхозугодий и глобальным изменением климата (Gordeev, 2012). В этой связи чрезвычайно важным является установление механизма ответа растений на стрессовые факторы, что в свою очередь позволит выработать подходы к созданию адаптивных сортов.

По мнению академика А. А. Жученко, действие абиотических и биотических стрессоров – главная причина значительных различий между потенциальной и реализованной урожайностью сельскохозяйственных культур (Zhuchenko, 2001). В мире лишь 10% пашни свободны от действия стрессовых факторов. Даже в странах с наивысшим уровнем культуры земледелия урожайность многих сельскохозяйственных растений на 30–80 % зависит от «капризов» погоды (Hasanuzzaman et al., 2012).

Избыточная кислотность почв – один из факторов снижения продуктивности растений

Кислотность почв является одной из основных причин низкой продуктивности многих культур, в том числе и льна. Кислые почвы в мире составляют до 50% от общей площади пашни (Kochian et al., 2015). Подкисление почв происходит из-за кислотных осадков, применения минеральных удобрений и другой хозяйственной деятельности человека (Guo et al., 2010; Lawrence et al., 2013; Goulding, 2016). В Российской Федерации повышенная кислотность почвы объясняется тем, что к 2000 году объем известкования сократился в 15–20 раз, по сравнению с началом 90-х годов XX века (Nebolsin, Sychev, 2000). Интенсивное подкисление почвенной среды отмечено и в последние 10 лет, когда практически полностью были прекращены работы по известкованию (Nekrasov et al., 2019). Неблагоприятные эдафические стрессоры служат причиной двух-трех и более кратных различий между потенциальной и реализованной урожайностью культур. На кислых почвах на 30–40% снижается эффективность использования минеральных удобрений. Из-за повышенной кислотности почв ежегодный недобор урожая только в Нечерноземной зоне в 2000–2004 годах составлял 8–10 млн тонн в пересчете на зерно (Shilnikov et al., 2006). В настоящее время ежегодные потери растениеводческой продукции из-за избыточной кислотности почв в России в пересчете на зерно составляют 16–18 млн тонн (Nekrasov et al., 2019). Наибольшая доля почв, требующих первоочередного известкования, выявлена в Центральном (54,9 %) и Северо-Западном (40,6 %) регионах России.

Льноводство Российской Федерации также в значительной степени страдает от избыточной кислотности почв. При потенциальной урожайности волокна современных отечественных сортов льна-долгунца от 20 до

25 ц/га, их средняя урожайность по стране составляет 9,2 ц/га, что в значительной мере обусловлено пестротой почв по уровню кислотности. Для льна-долгунца при возделывании его на дерновоподзолистой легко- и среднесуглинистистой почве оптимальной кислотностью является слабокислая – pH_{KCl} 5,3–5,6 (Sorokina, Nechushkin, 2005). Однако в Российской Федерации площадь пашни со слабокислой реакцией составляет не более 20–30%.

Снижение урожайности сельскохозяйственных культур на сильнокислых почвах с pH ниже 5,0 вызвано окислением содержащих алюминий минералов почвы с образованием подвижных ионов, оказывающих токсическое действие на растения (Kinrade, 1991; Zeng, 2010). Фитотоксичность ионов алюминия является серьезной проблемой для возделывания сельскохозяйственных культур (Yakovleva, 2018). Токсическое действие ионов алюминия на растения проявляется в ингибировании корневого роста (Sampson et al., 1965; Klimashevsky, 1991), что снижает и замедляет рост всего растения (Avdonin, 1969; Foy, 1984; Chen et al., 2011). Доказано, что алюминий накапливается в ядрах и митохондриях, связывается с нуклеиновыми кислотами, нарушает синтез ДНК и белков (Klimashevsky, 1991). Деление клеток прекращается через 5–6 часов после обработки их солями алюминия (Sampson et al., 1965). В результате снижения митотической активности тормозится рост корневой системы.

Различают два типа механизмов устойчивости растений к ионной токсичности алюминия – экзо- и эндогенные. Экзогенные механизмы предотвращают поступление токсичных ионов в клетки растений, а эндогенные действуют внутри клеток (Klimashevsky et al., 1978; Taylor, 1988). Одним из механизмов защиты растений является связывание органическими кислотами ионов алюминия с образованием хелатов, что препятствует его проникновению в корни растений (Gill et al., 1974; Ma et al., 2001; Pukhal'skaya, 2005; Yang et al., 2013). В результате этого запускаются механизмы алюмотолерантности, которые включают детоксикацию вредных соединений, модификацию клеточной стенки и др. (Kochian et al., 2004; Zheng et al., 2005; Grevenstuk, Romano, 2013; Sade et al., 2016). Ионы алюминия индуцируют синтез и активность белков, изменяют мембранный потенциал и протонный ток, способствующий переносу питательных веществ (Bose et al., 2013; Zhang et al., 2017). Устойчивость к алюминию может рассматриваться как комплексный полигенный признак (Foy, 1996). В работах S. Kikui и L. Kochian с соавторами показано, что при повышенной кислотности почв индуцируются гены алюмоустойчивости, а их экспрессия у устойчивых генотипов выше, чем у чувствительных (Kikui et al., 2005; Kochian et al., 2015).

Молекулярные механизмы адаптации к стрессовым факторам

В последние десятилетия стремительно развиваются технологии молекулярно-генетических исследований, что важно для более полного понимания механизмов ответа растений на воздействие различных стрессоров (Poland, 2015). В 2012 г. был секвенирован геном льна (Wang et al., 2012). С обнаружением, выделением и секвенированием генов, отвечающих за важнейшие функции растительного организма, в том числе за продуктивность и устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов среды, связывают появление новых возможностей для селекционного процесса (Zelenin, 2003). В настоящее время установлено, что в ответ на стресс-факторы в клетках микроорганизмов и эука-

риот начинают работать молекулярные механизмы, которые тесно взаимосвязаны между собой. Изменяется экспрессия определенных генов, синтезируются белки и ферменты с направленным защитно-адаптационным действием. Это свидетельствует о формировании клеточных сигнальных путей, инициирующих экспрессию стресс-регулируемых генов, образование отсутствовавших ранее ферментов, вследствие чего повышается устойчивость организма к стрессовым факторам различной природы.

Показано, что токсическое действие алюминия у растений проявляется в увеличении образования активных форм кислорода (АФК) и окислении липидов (Nahar et al., 2017; Zhao et al., 2017). Одним из существенных компонентов общей защитной реакции растений в ответ на образование АФК являются антиоксидантные системы (Kuznetsov, 2001; Hasanuzzaman et al., 2012). Значительная роль в системе антиоксидантной защиты и окислительно-восстановительной регуляции принадлежит восстановленному глутатиону и глутатион-зависимым ферментам (глутатионтрансфераза и глутаредоксин) (Kalinina et al., 2014). Сочетание антиоксидантных свойств и способности активировать транскрипцию генов, в том числе некоторых антиоксидантных ферментов, повышает устойчивость клеток к окислительному стрессу. Помимо детоксикации активных форм кислорода, глутатион действует как ко-фактор в различных биохимических реакциях, взаимодействует с гормонами, сигнальными молекулами, образует фитохелаты с тяжелыми металлами (Foyer, Noctor, 2005; Sharma, Dietz, 2006). Таким образом, он играет жизненно важную роль в детоксикации токсичных металлов (Srivalli, Khanna-Chopra, 2008).

Глутатион является важным антиоксидантом у растений, животных, грибов, некоторых бактерий и архебактерий. Он вырабатывается и в организме человека в ответ на загрязнение среды, различные инфекции, токсины и лекарственные препараты. Дефицит глутатиона отмечается при очень многих заболеваниях. Система глутатиона является основным защитником клеток от оксидативного стресса, что может быть использовано в формировании новых подходов к лечению многих болезней человека (Promenashova et al., 2014). В норме антиоксидантная система организма представлена различными ферментами и низкомолекулярными антиоксидантами. В случае сбоя этих систем развивается окислительный стресс, что приводит к патологическим процессам в организме. Глутатион-S-трансферазу часто используют как маркер окислительного стресса.

У растений глутатион повышает толерантность к различным абиотическим стрессам, включая солевой стресс, засуху, высокую и низкую температуры (Hasanuzzaman et al., 2017). Показано, что глутатионтрансферазы участвуют в ответе на стресс у арабидопсиса (Richard et al., 1998; Ezaki et al., 2004), кукурузы (Cancado et al., 2005; Jones et al., 2006), гороха (Panda, Matsumoto, 2010) и других культур. Глутатионтрансферазы являются ферментами детоксикации, которые катализируют конъюгацию глутатиона с электрофильными соединениями (Labrou et al., 2015).

Установлено, что многие биологические процессы в растениях, в том числе ответ на абиотические и биотические стресс-факторы, контролируют миРНК (Jones-Rhoades et al., 2006; Panda et al., 2009; Koroban et al., 2016). МиРНК обнаружены у разных эукариот. Впервые их обнаружили у нематод, позднее – у одноклеточных водорослей. По мере усложнения организмов увеличивается количество и гетерогенность пула миРНК. Чем выше

организация субъекта, тем больше у него обнаруживается миРНК. У растений миРНК были обнаружены впервые у *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. в 2002 году (Reinhart et al., 2002). МиРНК вовлечены в большую часть биологических процессов (Axtell et al., 2011). В различных клетках и тканях имеются различные наборы миРНК, одна миРНК может подавлять образование сотен белков. МиРНК выполняют важнейшие регуляторные функции в жизнедеятельности нормальных клеток. Нарушения в экспрессии и функционировании миРНК обнаружены при многих заболеваниях человека, включая онкологические (Huang et al., 2013; Kisseljov, 2014). Регуляция экспрессии генов с помощью миРНК показана в растениях в ответ на засуху, засоленность, дефицит или дисбаланс минеральных питательных веществ (Sunkar, 2010). МиРНК являются частью сигнальных путей при реакции растений на металлотоксичность (Mendoza-Soto et al., 2015). Они также регулируют экспрессию генов у растений и ответ на алюмостресс (Lima et al., 2011; He et al., 2014). Для растений показано участие miR319, miR390 и miR393 в ответе на действие алюминия (Lima et al., 2011; Chen et al., 2012; Zeng et al., 2012; Mendoza-Soto et al., 2015).

В результате исследований, выполненных сотрудниками Института молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН (Москва), впервые у растений льна обнаружено изменение экспрессии генов, контролирующих синтез трансфераз и миРНК в ответ на стресс от токсичных концентраций ионов алюминия. В исследованиях использовали методы высокопроизводительного секвенирования и количественной ПЦР (полимеразной цепной реакции). В качестве исходного материала при оценке экспрессии генов использовали контрастные по алюмоустойчивости образцы льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L.): устойчивые к алюминиевому стрессу 'Hermes' (Франция), TMP1919 (Китай) и чувствительные 'Лира' и 'Оршанский 2' (Беларусь). При воздействии алюминия на растения льна как по данным высокопроизводительного секвенирования, так и количественной ПЦР наблюдали повышение экспрессии генов UDP-гликозилтрансфераз и глутатион-S-трансфераз. Наиболее значительно экспрессия повышалась после 4 часов воздействия алюминия, при этом у устойчивых к алюминию сортов льна повышение было значительнее, чем у чувствительных. Сделано предположение о том, что UDP-гликозилтрансферазы и глутатион-S-трансферазы вовлечены в ответ льна на данный стресс, а вероятными механизмами устойчивости льна к алюминию являются детоксикация активных форм кислорода и модификации клеточной стенки вследствие повышения экспрессии генов, кодирующих UGT и GST (Dmitriev et al., 2016). При исследовании сортов и линий льна, устойчивых (TMP1919 и л. Г1071/4-1) и чувствительных ('Лира' и л. Г1071/4-2) к алюминию, выявлены закономерности в изменении экспрессии генов семейств miR319, miR390 и miR393. Экспрессия miR319 изменялась сходным образом у устойчивых и чувствительных генотипов: после 4 часов воздействия алюминия на растения льна экспрессия повышалась, а после 24 часов воздействия значительно снижалась. Для miR390 и miR393 обнаружены различия в изменении экспрессии между устойчивыми и чувствительными к действию алюминия генотипами: после 4 часов воздействия алюминия наблюдали повышение экспрессии у устойчивых и снижение экспрессии у чувствительных генотипов, а после 24 часов воздействия алюминия выявили сохранение уровня miR390 и miR393 у устойчивых и его изменение у чувствительных генотипов. У льна

возможными мишениями для miR319 являются гены, кодирующие транскрипционные факторы TCP, контролирующие рост и развитие растений (Palatnik et al., 2003; Nag et al., 2009; Schommer et al., 2014); для miR390 – гены фактора регуляции роста GRF5 (Omidbakhshfard et al., 2015) и TAS3-транскрипт, также задействованный в регуляции роста (Allen et al., 2005; Adenot et al., 2006; Axtell et al., 2006; Fahlgren et al., 2006; Montgomery et al., 2008); для miR393 – гены, кодирующие белки семейства AFB2, участвующие в сигналинге ауксинов (Navarro et al., 2006; Mockaitis, Estelle, 2008; Wojcik, Gaj, 2016). Сделано предположение, что miR319, miR390 и miR393 играют важную роль в ответе растений льна на стресс от воздействия алюминия посредством регуляции процессов роста и развития растений льна (Melnikova et al., 2016; Dmitriev et al., 2017). Таким образом, миРНК играют большую роль в реакции растений льна на алюмостресс. Использование регуляторных функций изменения экспрессии миРНК при стрессе следует рассматривать как важный инструмент для генетического улучшения стрессоустойчивости льна и других культур.

Возможности преодоления отрицательного влияния кислотности почв на урожайность и качество сельхозпродукции

Важным направлением исследований является выявление генотипов льна, обладающих устойчивостью к алюминию. В результате исследований, выполненных во ВНИИ льна (Г. Торжок), определена реакция 287 образцов мирового генофонда вида *L. usitatissimum* L. на низкие значения pH почвы на основе оценки совокупности морфологических, анатомических и технологических показателей, определяющих продуктивность и качество льноволокна (Kishlyan et al., 2008; Kishlyan, Rozhmina, 2010). Установлено, что снижение продуктивности растений льна на сильнокислом фоне ($\text{pH}_{\text{KCl}} < 4,5$) определяется главным образом содержанием подвижного алюминия в почве. При значениях токсичного алюминия 10–11 мг/100 г снижение параметров продуктивности у образцов прядильного и масличного льна, в сравнении с контролем, составило: по высоте растений – 28 и 25 %, массе волокна – 59 и 54%, количеству семян с растения – 75 и 70% соответственно. Показано существенное отрицательное влияние низких значений pH почвы на признаки, определяющие качество льноволокна: уменьшение длины элементарных волокон на 19,5%, мыкости стебля (отношения технической длины стебля к его диаметру; с увеличением этого показателя повышаются выход и качество волокна) – на 30%, увеличение одревеснения элементарных волокон до 35 % и снижение номера длинного волокна на 2,5–3,5 сортономера. На основе данных исследований были выявлены источники устойчивости льна к сильнокислой pH почвы. Агрономическую устойчивость, выраженную в процентах, определяли как отношение параметров продуктивности и качества волокна на стрессовом (сильнокислом) фоне к оптимальному (слабокислому), (Udovenko, 1995). Установлена средняя корреляция ($r = 0,63\text{--}0,68$) между полевой устойчивостью к сильнокислой pH почвы и лабораторной устойчивостью к токсичным концентрациям ионов алюминия – 78–89 мг/л, или 700–800 мг/л $\text{AlCl}_3 \times 6\text{H}_2\text{O}$. В качестве источников устойчивости к сильнокислой реакции почвы ($\text{pH}_{\text{KCl}} < 4,5$) предложены следующие коллекционные образцы льна-долгунца: к-8288*1 'Hermes' (Фран-

ция), 5326**2 'AP-7' (Россия), к-8266* линия Сальдо × Могилевский (Россия), 6871** TMP 1919 (Китай), к-7257* Д-1444-66 (Украина), в том числе кряжевые и староместные формы к-1039* Глазовский кряж, к-6595* Ярославский местный, к-5639* L. Prince (Сев. Ирландия), к-6276* L. Sussex (Сев. Ирландия).

Экологическая устойчивость растений к повышенной кислотности позволяет не только обеспечить сохранение урожая и качество продукции, но сократить расходы на мелиорацию. Таким образом, для решения обозначенной проблемы необходимо шире использовать в селекционных программах мировое разнообразие зародышевой плазмы различных сельскохозяйственных культур. Наряду с использованием сортов с повышенной алюмоустойчивостью, в мире разработаны различные агроприемы, позволяющие снизить токсичное действие на растения ионов алюминия. Установлено, что, несмотря на то, что на кислых почвах значительно снижена деятельность полезной микрофлоры, в ней содержатся штаммы алюмотолерантных микроорганизмов, которые выделяют в прикорневую зону метаболиты, способные образовывать малорастворимые комплексные соединения с алюминием (Amosova et al., 2007). Усиление микробиологической активности таких почв за счет бактериализации посевных семян алюмотолерантными микроорганизмами – один из приемов повышения урожая (Ponomareva et al., 2010).

Из представленного обзора следует, что в процессе эволюции выработались определенные способы адаптации в ответ на стрессовые факторы со сходными механизмами их действия у человека, животных и растений. Использование традиционных научных подходов и современных методов молекулярной биологии позволяет понять механизм устойчивости льна и других культур к эдафическому стрессу и тем самым обеспечить эффективность селекционной работы, направленной на решение важнейшей задачи – создания высокопродуктивных сортов, адаптивных к неблагоприятным абиотическим факторам среды.

Обобщение данных выполнено в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0001 «Коллекция масличных и прядильных культур ВИР: поддержание, изучение, расширение генетического разнообразия»; полевые эксперименты выполнены при финансовой поддержке Минобрнауки ГЗ № 075-00853-19-00 (Госзадание ФГБНУ ФНЦ ЛК); анализ изменений экспрессии мРНК и миРНК льна при воздействии алюминия выполнен при финансовой поддержке Российской научного фонда (грант 16-16-00114).

Data synthesis was performed within the framework of the State Task according to the theme plan of VIR, Project No. 0662-2019-0001 "The collection of oil and fiber crops at VIR: maintenance, study, and genetic diversity expansion"; the field experiments were performed under the financial support of the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation under State Task No. 075-00853-19-00 (a state assignment for the Federal Research Center for Bast Fiber Crops); analysis of expression alterations of mRNA and miRNA under aluminum exposure was financially supported by the Russian Science Foundation (Grant 16-16-00114).

1 * – номера каталогов ВИР

2 ** – номера каталогов ВНИИЛ

References/Литература

- Adenot X., Elmayan T., Lauressergues D., Boutet S., Bouché N., Gascioli V. et al. DRB4-dependent TAS3 trans-acting siRNAs control leaf morphology through AG07. *Current Biology*. 2006;16(9):927-932. DOI: 10.1016/j.cub.2006.03.035
- Allen E., Xie Z., Gustafson A.M., Carrington J.C. microRNA-directed phasing during trans-acting siRNA biogenesis in plants. *Cell*. 2005;121(2):207-221. DOI: 10.1016/j.cell.2005.04.004
- Amosova N.V., Nikolaeva O.N., Synzynys B.I. Mechanisms of aluminum tolerance in cultivated plants (review). *Agricultural Biology*. 2007;42(1):36-42. [in Russian] (Амосова Н.В., Николаева О.Н., Сынзыныс Б.И. Механизмы толерантности у культурных растений. *Сельскохозяйственная биология*. 2007;42(1):36-42).
- Avdonin N.S. Increasing fertility of acidic soils (Povysheniye plodorodiya kislykh pochv). Moscow: Kolos; 1969. [in Russian] (Авдонин Н.С. Повышение плодородия кислых почв. Москва: Колос; 1969).
- Axtell M.J., Jan C., Rajagopalan R., Bartel D.P. A two-hit trigger for siRNA biogenesis in plants. *Cell*. 2006;127(3):565-577. DOI: 10.1016/j.cell.2006.09.032
- Axtell M.J., Westholm J.O., Lai E.C. Vive la différence: Biogenesis and evolution of microRNAs in plants and animals. *Genome Biology*. 2011;12(4):221. DOI: 10.1186/gb-2011-12-4-221
- 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
- Cançado G.M.A., De Rosa Jr. V.E., Fernandez J.H., Maron L.G., Jorge R.A., Menossi M. Glutathione S-transferase and aluminum toxicity in maize. *Functional Plant Biology*. 2005;32(11):1045-1055. DOI: 10.1071/fp05158
- Chen L., Wang T., Zhao M., Tian Q., Zhang W.H. Identification of aluminum-responsive microRNAs in *Medicago truncatula* by genome-wide high-throughput sequencing. *Planta*. 2012;235(2):375-386. DOI: 10.1007/s00425-011-1514-9
- Chen Q., Zhang X.D., Wang S.S., Wang Q.F., Wang G.Q., Nian H.J. et al. Transcriptional and physiological changes of alfalfa in response to aluminium stress. *The Journal of Agricultural Science*. 2011;149(6):737-751. DOI: 10.1017/S0021859611000256
- Dmitriev A.A., Krasnov G.S., Rozhmina T.A., Kishlyan N.V., Zyablitvin A.V., Sadritdinova A.F. et al. Glutathione S-transferases and UDP-glycosyltransferases are involved in response to aluminum stress in flax. *Frontiers in Plant Science*. 2016; 7:1920. DOI: 10.3389/fpls.2016.01920
- Dmitriev A.A., Kudryavtseva A.V., Bolsheva N.L., Zyablitvin A.V., Rozhmina T.A., Kishlyan N.V. et al. MiR319, miR390, and miR393 are involved in aluminum response in flax (*Linum usitatissimum* L.). *BioMed Research International*. 2017;2017:4975146. DOI: 10.1155/2017/4975146
- Ezaki B., Gardner R.C., Ezaki Y., Matsumoto H. Expression of aluminum-induced genes in transgenic *Arabidopsis* plants can ameliorate aluminum stress and/or oxidative stress. *Plant Physiology* 2000;122(3):657-665. DOI: 10.1104/ pp.122.3.657
- Fahlgren N., Montgomery T.A., Howell M.D., Allen E., Dvorak S.K., Alexander A.L. et al. Regulation of *AUXIN RESPONSE FACTOR* 3 by TAS3 ta-siRNA affects developmental timing and patterning in *Arabidopsis*. *Current Biology*. 2006;16(9):939-944. DOI: 10.1016/j.cub.2006.03.065
- Foy C.D. Physiological effects of hydrogen, aluminum, and manganese toxicities in acid soil. In: F. Adams (ed.). *Soil acidity and liming*. Madison, Wisconsin: American Society of Agronomy; 1984. p.57-97.
- Foy C.D. Tolerance of barley cultivars to an acid, aluminum-toxic subsoil related to mineral element concentration in their shoots. *Journal of Plant Nutrition*. 1996;19(10-11):1361-1380. DOI: 10.1080/01904169609365205
- Foyer C.H., Noctor G. Redox homeostasis and antioxidant signaling: A metabolic interface between stress perception and physiological responses. *The Plant Cell*. 2005;17(7):1866-1875. DOI: 10.1105/tpc.105.033589
- Gill G.W., Frost J.K., Miller K.A. A new formula for a half-oxidized hematoxylin solution that neither overstains nor requires differentiation. *Acta Cytologica*. 1974;18(4):300-311.
- Gordeev A.V. (ed.) Bioclimatic potential of Russia: productivity and rational placement of agricultural crops in the conditions of climate change (Bioklimaticheskij potentsial Rossii: produktivnost i ratiionalnoye razmeshcheniye selskokhozyaystvennykh kultur v usloviyah izmeneniya klimata). Moscow: Ministry of Agriculture of the Russian Federation; 2012. [in Russian] (Биоклиматический потенциал России: продуктивность и рациональное размещение сельскохозяйственных культур в условиях изменения климата / под ред. А.В. Гордеева. Москва: МСХ РФ; 2012).
- Goulding K.W.T. Soil acidification and the importance of liming agricultural soils with particular reference to the United Kingdom. *Soil Use and Management*. 2016;32(3):390-399. DOI: 10.1111/sum.12270
- Grevenstuk T., Romano A. Aluminium speciation and internal detoxification mechanisms in plants: where do we stand? *Metalomics*. 2013;5(12):1584-1594. DOI: 10.1039/c3mt00232b
- Guo J.H., Liu X.J., Zhang Y., Shen J.L., Han W.X., Zhang W.F. et al. Significant acidification in major Chinese crop-lands. *Science*. 2010;327(5968):1008-1010. DOI: 10.1126/science.1182570
- Hasanuzzaman M., Hossain M.A., da Silva J.A.T., Fujita M. Plant response and tolerance to abiotic oxidative stress: Antioxidant defense is a key factor. In: B. Venkateswarlu., A.K. Shanker, C. Shanker, M. Maheswari (eds). *Crop Stress and Its Management: Perspectives and Strategies*. Dordrecht: Springer; 2012. pp.261-315.
- Hasanuzzaman M., Nahar K., Anee T.I., Fujita M. Glutathione in plants: biosynthesis and physiological role in environmental stress tolerance. *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2017;23(2):249-268. DOI: 10.1007/s12298-017-0422-2
- He H., He L., Gu M. Role of microRNAs in aluminum stress in plants. *Plant Cell Reports*. 2014;33(6):831-836. DOI: org/10.1007/s00299-014-1565-z
- Huang Y., Wang J.P., Yu X.L., Wang Z.V., Xu T.S., Cheng X.C. Non-coding RNAs and diseases. *Molecular Biology*. 2013;47(4):531-544. [in Russian] (Huang Y., Wang J.P., Yu X.L., Wang Z.V., Xu T.S., Cheng X.C. Некодирующие РНК и болезни. *Молекулярная биология*. 2013;47(4):531-544). DOI: 10.7868/S0026898413040174
- Jones D.L., Blancaflor E.B., Kochian L.V., Gilroy S. Spatial coordination of aluminium uptake, production of reactive oxygen species, callose production and wall rigidification in maize roots. *Plant, Cell and Environment*. 2006;29(7):1309-1318. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2006.01509.x

- Jones-Rhoades M.W., Bartel D.P., Bartel B. MicroRNAs and their regulatory roles in plants. *Annual Review of Plant Biology*. 2006;57:19-53. DOI: 10.1146/annurev.aplant.57.032905.105218
- Kalinina E.V., Chernov N.N., Novichkova M.D. The role of glutathione, glutathionetransferase and glutaredoxin in the regulation of redox-dependent processes. (Роль глутатиона, глутатионтрансферазы и глутаредоксина в регуляции редокс-зависимых процессов. Успехи биологической химии). 2014;54:299-348. [in Russian] (Калинина Е.В., Чернов Н.Н., Новичкова М.Д. Роль глутатиона, глутатионтрансферазы и глутаредоксина в регуляции редокс-зависимых процессов. Успехи биологической химии). 2014;54:299-348.
- Kikui S., Sasaki T., Maekawa M., Miya A., Hirochika H., Matsumoto H. et al. Physiological and genetic analyses of aluminum tolerance in rice, focusing on root growth during germination. *Journal of Inorganic Biochemistry*. 2005;99(9):1837-1844. DOI: org/10.1016/j.jinorgbio.2005.06.031
- Kinraide T.B. Identity of the rhizotoxic aluminium species. *Plant and Soil*. 1991;134(1):167-178. DOI: 10.1007/bf00010729
- Kishlyan N.V., Rozhmina T.A. Investigation of flax (*Linum usitatissimum* L.) gene pool on resistance to soil acidity. *Agricultural Biology*. 2010;1:96-103. [in Russian]. (Кишилян Н.В., Рожмина Т.А. Оценка генофонда льна культурного (*Linum usitatissimum* L.) по кислотоустойчивости. Сельскохозяйственная биология. 2010;1:96-103).
- Kishlyan N.V., Rozhmina T.A., Nikitinskaya T.V., Titok V.V. Influence of soil acidity on productivity and fiber quality of fiber flax accessions (Vliyanie kislotnosti pochvy na produktivnost i kachestvo volokna obraztsov lna-dolguntsa). In: I.A. Golub (ed.). Flax Growing: Realities and Prospects (*Lnovodstvo: realii i perspektivy*). Proceedings of the International Scientific and Practical Conference (Ustye Village, Orsha District, Vitebsk Province, June 25-28, 2008). Mogilev, Belarus; 2008. p.131-140. [in Russian] (Кишилян Н.В., Рожмина Т.А., Никитинская Т.В., Титок В.В. Влияние кислотности почвы на продуктивность и качество волокна образцов льна-долгунца. В кн.: Льноводство: реалии и перспективы. Материалы международной научно-практической конференции (д. Устье Оршанского района Витебской области, 26 – 28 июня 2008 г.) / под ред. И.А. Голуба. Р. Беларусь, Могилев; 2008. С.131-140).
- Kisseljov F.L. MicroRNAs and cancer. *Molecular Biology*. 2014;48(2):232-242. [in Russian] (Киселев Ф.Л. МикроРНК и рак. Молекулярная биология. 2014;48(2):232-242). DOI: 10.7868/S0026898414020086
- Klimashevsky E.L. Genetic aspect of mineral nutrition of plants. (Geneticheskiy aspekt mineralnogo pitaniya rasteniy). Moscow: Agropromizdat; 1991. [in Russian] (Климашевский Э.Л. Генетический аспект минерального питания растений. Москва: Агропромиздат; 1991).
- Klimashevsky E.L., Markova Yu.A., Sabirova R.N. About the nature of the genotypic specificity of plant resistance to aluminum (O prirode genotipicheskoy spetsifiki ustoychivosti rasteniy k alyuminiju). *Doklady VASKhNIL = Reports of VASKhNIL*. 1978;8:2-5. [in Russian] (Климашевский Э.Л., Маркова Ю.А., Сабирова Р.Н. О природе генотипической специфики устойчивости растений к алюминию. Доклады ВАСХНИЛ. 1978;8:2-5).
- Kochian L.V., Hoekenga O.A., Piñeros M.A. How do crop plants tolerate acid soils? Mechanisms of aluminum tolerance and phosphorous efficiency. *Annual Review of Plant Biology* 2004;55(1):459-493. DOI: 10.1146/annurev.aplant.55.031903.141655
- Kochian L.V., Piñeros M.A., Liu J., Magalhaes J.V. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance. *Annual Review of Plant Biology* 2015; 66(1):571-598. DOI: 10.1146/annurev-aplant-043014-114822
- Koroban N.V., Kudryavtseva A.V., Krasnov G.S., Sadritdinova A.F., Fedorova M.S., Snejzhkina A.V. et al. The role of microRNA in abiotic stress response in plants. *Molecular Biology*. 2016;50(3):387-394. [in Russian] (Коробан Н.В., Кудрявцева А.В., Краснов Г.С., Садритдинова А.Ф., Федорова М.С., Снежкина А.В., и др. Роль микроРНК в ответе на абиотический стресс у растений. Молекулярная биология. 2016;50(3):387-394). DOI: 10.7868/S0026898416020105
- Kuznetsov V.V. General resistance systems and transduction of a stressor signal during plant adaptation to abiotic factors (Obshchiye sistemy ustoychivosti i transduktiya stressornogo signala pri adaptatsii rasteniy k abioticheskim faktoram. *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta = Bulletin of Nizhny Novgorod University*. 2001;16:65-69. [in Russian] (Кузнецов В.В. Общие системы устойчивости и трансдукция стрессорного сигнала при адаптации растений к абиотическим факторам. Вестник Нижегородского университета. 2001;16:65-69).
- Labrou N.E., Papageorgiou A.C., Pavli O., Flemetakis E. Plant GSTome: structure and functional role in xenome network and plant stress response. *Current Opinion in Biotechnology*. 2015;32:186-194. DOI: 10.1016/j.copbio.2014.12.024
- Lawrence G.B., Fernandez I.J., Richter D.D., Ross D.S., Hazlett P.W., Bailey S.W. et al. Measuring environmental change in forest ecosystems by repeated soil sampling: a North American perspective. *Journal of Environmental Quality*. 2013;42(3):623-639. DOI: 10.2134/jeq2012.0378
- Lima J.C., Arenhart R.A., Margis-Pinheiro M., Margis R. Aluminum triggers broad changes in microRNA expression in rice roots. *Genetics and Molecular Research*. 2011;10(4):2817-2832. DOI: 10.4238/2011.November.10.4
- Ma J.F., Ryan P.R., Delhaize E. Aluminum tolerance in plants and the complexing role of organic acids. *Trends in Plant Science*. 2001;6(6):273-278. DOI: org/10.1016/S1360-1385(01)01961-6
- Melnikova N.V., Kudryavtseva A.V., Bolsheva N.L., Speranskaya A.S., Krinitsina A.A., Rozhmina T.A. et al. High-throughput sequencing methods for molecular evaluation of response of flax genotypes to stressful environmental factors. *Agrarian Reporter of South-East*. 2016;1-2:63-64. [in Russian]. (Мельникова Н.В., Кудрявцева А.В., Больщева Н.Л., Сперанская А.С., Криниця А.А., Рожмина Т.А. и др. Высокопроизводительные методы секвенирования для молекулярной оценки реакции генотипов льна на стрессовые факторы среды. Аграрный вестник Юго-Востока. 2016;1-2:63-64).
- Mendoza-Soto A.B., Naya L., Leija A., Hernández G. Responses of symbiotic nitrogen-fixing common bean to aluminum toxicity and delineation of nodule responsive microRNAs. *Frontiers in Plant Science*. 2015;6:587. DOI: org/10.3389/fpls.2015.00587
- Mockaitis K., Estelle M. Auxin receptors and plant development: a new signaling paradigm. *Annual Review*

- of *Cell and Developmental Biology* 2008;24(1):55-80. DOI: org/10.1146/annurev.cellbio.23.090506.123214
- Montgomery T.A., Howell M.D., Cuperus J.T., Li D., Hansen J.E., Alexander A.L. et al. Specificity of ARGONAUTE7-miR390 interaction and dual functionality in TAS3 trans-acting siRNA formation. *Cell*. 2008;133(1):128-141. DOI: 10.1016/j.cell.2008.02.033
- Nag A., King S., Jack T. miR319a targeting of *TCP4* is critical for petal growth and development in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009;106(52):22534-22539. DOI: org/10.1073/pnas.0908718106
- Nahar K., Hasanuzzaman M., Suzuki T., Fujita M. Polyamines-induced aluminum tolerance in mung bean: A study on antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems. *Ecotoxicology*. 2017;26(1):58-73. DOI: 10.1007/s10646-016-1740-9
- Navarro L., Dunoyer P., Jay F., Arnold B., Dharmasiri N., Estelle M. et al. A plant miRNA contributes to antibacterial resistance by repressing auxin signaling. *Science*. 2006;312(5772):436-439. DOI: 10.1126/science.1126088
- Nebolsin A.N., Sychev V.G. Ecological and economic bases and recommendations for liming adapted to specific soil conditions. (Ekologo-ekonomicheskiye osnovy i rekomendatsii po izvestkovaniyu, adaptirovannye k konkretnym pochvennym usloviyam). Moscow; St. Petersburg: TsINAO; 2000. [in Russian]. (Небольсин А.Н., Сычев В.Г. Эколого-экономические основы и рекомендации по известкованию, адаптированные к конкретным почвенным условиям. Москва; Санкт-Петербург: ЦИНАО; 2000).
- Nekrasov R.V., Ovcharenko M.M., Akanova N.I. Agro-ecological foundation of chemical amelioration of soils. *Amelioration of Soils. Zemledelie*. 2019;4:3-7. [in Russian]. (Некрасов Р.В., Овчаренко М.М., Аканова Н.И. Агроэкологические основы химической мелиорации почв. *Земледелие*. 2019;4:3-7). DOI: 10.24411/0044-3913-201910401
- Omidbakhshfard M.A., Proost S., Fujikura U., Mueller-Roeber B. Growth-regulating factors (GRFs): A small transcription factor family with important functions in plant biology. *Molecular Plant*. 2015;8(7):998-1010. DOI: 10.1016/j.molp.2015.01.013
- Palatnik J.F., Allen E., Wu X., Schommer C., Schwab R., Carrington J.C. et al. Control of leaf morphogenesis by microRNAs. *Nature*. 2003;425(6955):257-263. DOI 10.1038/nature01958
- Panda S.K., Baluška F., Matsumoto H. Aluminum stress signaling in plants. *Plant Signaling and Behavior*. 2009;4(7):592-597. DOI: org/10.4161/psb.4.7.8903
- Panda S.K., Matsumoto H. Changes in antioxidant gene expression and induction of oxidative stress in pea (*Pisum sativum* L.) under Al stress. *BioMetals*. 2010;23(4):753-762. DOI: 10.1007/s10534-010-9342-0
- Poland J. Breeding-assisted genomics. *Current Opinion in Plant Biology*. 2015;24:119-124. DOI: 10.1016/j.pbi.2015.02.009
- Ponomareva L.V., Drichko V.F., Tsvetkova N.P., Kudryavtsev D.V. Content of mobile aluminum and soil acidity on the background of cultivation of aluminum-tolerant bacteria for the purpose of rising of plants resistance. *Agricultural Biology*. 2010;45(1):104-109. [in Russian]. (Пономарева Л.В., Дричко В.Ф., Цветкова Н.П., Кудрявцев Д.В. Содержание подвижного алюминия и кислотность почвы на фоне бактериализации алюмогидратантными штаммами как приема повышения устойчивости растений. *Сельскохозяйственная биология*. 2010;45(1):104-109).
- Promenashova T.E., Kolesnichenko L.S., Kozlova N.M. Role oxidative stress and glutathione system in the pathogenesis of nonalcoholic fatty liver disease. *Acta Biomedica Scientifica (East Siberian Biomedical Journal)*. 2014;(5):80-83. [in Russian]. (Променашева Т.Е., Колесниченко Л.С., Козлова Н.М. Роль оксидативного стресса и системы глутатиона в патогенезе неалкогольной жировой печени. *Бюллетень Восточно-Сибирского Научного Центра СО РАМН*. 2014;(5):80-83).
- Pukhal'skaya N.V. Debatable problems of aluminum toxicity *Agrokhimiya = Agrochemistry*. 2005;8:70-82. [in Russian]. (Пухальская Н.В. Проблемные вопросы алюминиевой токсичности. *Агрономия*. 2005;8:70-82).
- Reinhart B.J., Weinstein E.G., Rhoades M.W., Bartel B., Bartel D.P. MicroRNAs in plants. *Genes and Development*. 2002;16(13):1616-1626. DOI: 10.1101/gad.1004402
- Richard K.D., Schott E.J., Sharma Y.K., Davis K.R., Gardner R.C. Aluminum induces oxidative stress genes in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Physiology*. 1998;116(1):409-418. DOI: 10.1104/pp.116.1.409
- Sade H., Meriga B., Surapu V., Gadi J., Sunita M.S., Suravajhala P. et al. Toxicity and tolerance of aluminum in plants: tailoring plants to suit to acid soils. *BioMetals*. 2016;29:187-210. DOI: 10.1007/s10534-016-9910-z
- Sampson M., Clarkson D.T., Davies D. DNA synthesis in aluminum treated roots of barley. *Science*. 1965;148:1476-1472.
- Schommer C., Debernardi J.M., Bresso E.G., Rodriguez R.E., Palatnik J.F. Repression of cell proliferation by miR319-regulated *TCP4*. *Molecular Plant*. 2014;7(10):1533-1544. DOI: 10.1093/mp/ssu084
- Sharma S.S., Dietz K.J. The significance of amino acids and amino acid-derived molecules in plant responses and adaptation to heavy metal stress. *Journal of Experimental Botany*. 2006;57(4):711-726. DOI: 10.1093/jxb/erj073
- Shilnikov I.A., Ermolaev S.A., Akanova N.I. Calcium balance and dynamics of acidity of arable soils under liming conditions. (Balans kalsiya i dinamika kislotnosti pakhotnykh pochv v usloviyakh izvestkovaniya). Moscow; 2006. [in Russian]. (Шильников И.А., Ермолов С.А., Аканова Н.И. Баланс кальция и динамика кислотности пахотных почв в условиях известкования. Москва; 2006).
- Sorokina O.Yu., Nechushkin S.M. Role of calcium and magnesium cations and soil acidity in the yielding capacity of fiber flax. *Agrokhimiya = Agrochemistry*. 2005;10:13-17. [in Russian] (Сорокина О.Ю., Нечушкин С.М. Роль катионов кальция, магния и кислотности почвы в продуктивности льна-долгунца. *Агрономия*. 2005;10:13-17).
- Srivalli S., Khanna-Chopra R. Role of glutathione in abiotic stress tolerance. In: N.A. Khan, S. Singh, S. Umar (eds). *Sulfur Assimilation and Abiotic Stress in Plants*. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag; 2008. p.207-225. DOI: 10.1007/978-3-540-76326-0
- Sunkar R. MicroRNAs with macro-effects on plant stress responses. *Seminars in Cell and Developmental Biology*. 2010;21(8):805-811. DOI: 10.1016/j.semcdb.2010.04.001
- Taylor G.J. The physiology of aluminum tolerance in higher plants *Communications in Soil Science and Plant Analysis*. 1988;19(7-12):1179-1194.
- Udovenko G.V. Physiological basis of plant breeding (Fiziologicheskiye osnovy selektsii rasteniy). In: G.V. Udovenko, V.S. Shevelukha (eds). *Theoretical Basis of Plant Breeding. Vol. 2. Pt 2*. St. Petersburg: VIR; 1995. [in Russian]. (Удовенко Г.В. Физиологические

- основы селекции растений. В кн.: *Теоретические основы селекции. Т. 2. Ч. 2* / под ред. Г.В. Удовенко, В.С. Шевелухи. Санкт-Петербург: ВИР; 1995).
- Wang Z., Hobson N., Galindo L., Zhu S., Shi D., McDill J. et al. The genome of flax (*Linum usitatissimum*) assembled *de novo* from short shotgun sequence reads. *The Plant Journal*. 2012;72(3):461-473. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2012.05093.x
- Wojcik A.M., Gaj M.D. miR393 contributes to the embryogenic transition induced *in vitro* in *Arabidopsis* via the modification of the tissue sensitivity to auxin treatment. *Planta*. 2016;244(1):231-243. DOI: org/10.1007/s00425-016-2505-7
- 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
- Yang L.T., Qi Y.P., Jiang H.X., Chen L.S. Roles of organic acid anion secretion in aluminium tolerance of higher plants. *BioMed Research International*. 2013;2013:173682. DOI: 10.1155/2013/173682
- Zelenin A.V. Plant genome (Genom rasteniy). *Vestnik Rossiyskoy akademii nauk = Bulleting of the Russian Academy of Sciences*. 2003;73(9):797-806. [in Russian] (Зеленин А.В. Геном растений. *Вестник Российской академии наук*. 2003;73(9):797-806).
- Zeng Q.Y., Yang C.Y., Ma Q.B., Li X.P., Dong W.W., Nian H. Identification of wild soybean miRNAs and their target genes responsive to aluminum stress. *BMC Plant Biology*. 2012;12:182. DOI: 10.1186/1471-2229-12-182
- Zhang J., Wei J., Li D., Kong X., Rengel Z., Chen L. et al. The role of the plasma membrane H⁺-ATPase in plant responses to aluminum toxicity. *Frontiers in Plant Science*. 2017;8:1757. DOI: 10.3389/fpls.2017.01757
- Zhao X., Chen Q., Wang Y., Shen Z., Shen W., Xu X. Hydrogen-rich water induces aluminum tolerance in maize seedlings by enhancing antioxidant capacities and nutrient homeostasis. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2017;144:369-379. DOI: 10.1016/j.ecoenv.2017.06.045
- Zheng S.J. Crop production on acidic soils: overcoming aluminium toxicity and phosphorus deficiency. *Annals of Botany*, 2010;106(1):183-184. DOI: 10.1093/aob/mcq134
- Zheng S.J., Yang J.L., He Y.F., Yu X.H., Zhang L., You J.F. et al. Immobilization of aluminum with phosphorus in roots is associated with high aluminum resistance in buckwheat. *Plant Physiology*. 2005;138(1):297-303. DOI: 10.1104/pp.105.059667
- Zhuchenko A.A. Adaptive system of plant breeding (ecogenetic fundamentals). Vol. 2 (Adaptivnaya sistema selektsii rasteniy [ekologo-geneticheskiye osnovy]). T. 2. Moscow: RUDN; 2001. [in Russian] (Жученко А.А. Адаптивная система селекции растений (экологогенетические основы). Т. 2. Москва: РУДН; 2001).

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

Кишиян Н.В., Мельникова Н.В., Рожмина Т.А. Механизмы адаптации льна-долгунца к повышенной кислотности почвы (обзор). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):205-212. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-205-212
 Kishlyan N.V., Melnikova N.V., Rozhmina T.A. The mechanisms of fiber flax adaptation to high soil acidity (a review). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):205-212. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-205-212

ORCID

Kishlyan N.V. <https://orcid.org/0000-0003-4454-6948>
 Melnikova N.V. <https://orcid.org/0000-0001-8083-3018>
 Rozhmina T.A. <https://orcid.org/0000-0002-8204-7341>

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/10.30901/2227-8834-2020-4-205-212>

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

Авторы одобрили рукопись / The authors approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

Физиолого-биохимические и генетические основы селекции амаранта (*Amaranthus L.*) для пищевых и кормовых целей (обзор)

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-213-221

УДК 575.2:582.542.1

Поступление/Received: 02.07.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020



Physiological, biochemical and genetic bases of amaranth (*Amaranthus L.*) breeding for food and feed purposes (a review)

А. Б. ЩЕРБАНЬ

A. B. SHCHERBAN

Федеральный исследовательский центр

Институт цитологии и генетики

Сибирского отделения РАН,

630090 Россия, г. Новосибирск,

пр. Академика Лаврентьева, 10

atos@bionet.nsc.ru

Institute of Cytology and Genetics,

Siberian Branch of the RAS,

10 Lavrentyeva Ave.,

Novosibirsk 630090, Russia

atos@bionet.nsc.ru

В обзоре дана характеристика перспективной для всего мира сельскохозяйственной культуры – амаранта. Эта культура имеет длительную историю; у ацтеков и инков она была одной из важнейших зерновых культур, наряду с кукурузой. Однако, в отличие от последней, амарант потерял свое пищевое значение, будучи завезенным в Европу. Лишь в XX веке, во многом благодаря Н. И. Вавилову, амарантом всерьез заинтересовались как пищевой и кормовой культурой. Амарант – растение уникальное по своим питательным свойствам. Он имеет высокое содержание белка, насыщенного незаменимыми аминокислотами (лизин), а также большое количество биологически активных веществ: витамин С, амарантин, рутин, каротиноиды и др. Особую ценность представляет зерновое масло, насыщенное липидными соединениями, такими как сквален, витамин Е, фитостеролы, жирные кислоты. Эти липидные вещества имеют ряд важных с точки зрения функционального питания свойств: как природные антиоксиданты они связывают свободные радикалы, нормализуют липидный обмен, способствуют снижению уровня холестерина в крови. Основное внимание в обзоре сосредоточено на генах, определяющих содержание основных ценных биохимических компонентов: сквалена, аскорбиновой кислоты и лизина. Генетические пути, контролирующие биосинтез этих компонентов, подробно изучены на модельных растительных объектах. Наличие полной геномной последовательности амаранта *Amaranthus hypochondriacus* L. дает возможность идентифицировать в ее составе ортологи ключевых генов биосинтеза. На данный момент у амаранта идентифицирована лишь небольшая часть генов, включая ген сквален-синтазы (*SQS*), ген синтеза аскорбиновой кислоты *VTC2*, а также ключевые гены синтеза лизина – *AK* и *DHDPS*. В статье обсуждаются перспективы и направления маркер-ориентированной селекции этой культуры, а также сложности ее систематики и генотипирования, которые предстоит преодолеть для успешного решения селекционных задач.

Ключевые слова: гены биосинтеза, сквален, сквален-синтаза, белок, лизин, аскорбиновая кислота, маркер-ориентированная селекция.

The review gives an insight into amaranth, a very promising crop for the whole world. This crop has a long history dating back to the days of the Aztecs and Incas, for whom it was one of the most important crops, along with corn. However, unlike the latter, amaranth lost its nutritional value after being introduced into Europe. Only in the 20th century, largely thanks to Nikolai Vavilov, amaranth attracted great interest as a food and feed crop. Amaranth is a plant unique in its nutritional properties. It is characterized by a high content of protein saturated with essential amino acids, especially lysine, and a large number of bioactive compounds, such as vitamin C, amaranthine, rutin, carotenoids, etc. Of particular value is grain oil saturated with various lipid compounds: squalene, vitamin E, phytosterols, and fatty acids. These lipid compounds have a number of important properties from the point of view of functional nutrition: as natural antioxidants they bind free radicals, normalize lipid metabolism, and help to decrease blood cholesterol levels. The review focuses on genes that determine the content of the main, valuable biochemical components: squalene, vitamin C, and lysine. The genetic pathways that control the biosynthesis of these components have been studied in detail in various model plant objects. The presence of the complete genomic sequence of *Amaranthus hypochondriacus* L. makes it possible to identify orthologs of key biosynthetic genes. At the moment, only few genes in amaranth have been identified, including the squalene synthase (*SQS*) gene, the *VTC2* ascorbic acid synthesis gene, and the key genes for lysine synthesis – *AK* and *DHDPS*. The article discusses the prospects and trends of marker-assisted selection of this crop as well as the difficulties of its systematization and genotyping, which have to be overcome to successfully solve plant breeding problems.

Key words: biosynthesis genes, squalene, squalene synthase, protein, lysine, ascorbic acid, marker-assisted selection.

Введение

Амарант (*Amaranthus* L.) относится к классу двудольных, семейству Амарантовые (*Amaranthaceae*), к которому также принадлежат шпинат (*Spinacia oleifera* L.), и сахарная свекла (*Beta vulgaris* L. subsp. *vulgaris*). Центром происхождения рода являются Южная и Центральная Америка, но в настоящее время виды амаранта широко распространены во всех регионах мира с тропическим и умеренным климатом. В переводе с греческого амарант означает «бессмертный». Восемь тысяч лет назад эта древнейшая культура занимала одно из лидирующих мест, наряду с кукурузой и бобовыми, в рационе индейцев Южной Америки – ацтеков и инков (Kauffman, Weber, 1990). Кроме того, это растение почиталось индейцами как священное и использовалось в культовых ритуалах. По этой причине испанские колонизаторы, силой насаждая католицизм, уничтожали посевы амаранта. Это объясняет почему, в отличие от других культур, амарант не получил распространения в Европе и длительное время возделывался только как декоративное растение. В России амарант был известен как сорняк под названием «щирица». Лишь в 30-х годах прошлого века академик Н. И. Вавилов заинтересовался этой культурой и привез во Всесоюзный институт растениеводства (ВИР) большую коллекцию амаранта из Южной Америки. Он и его сотрудники дали высокую оценку кормовым качествам амаранта и строили планы по его интродукции в сельское хозяйство. К сожалению, эти планы не осуществились в связи с гибелью Н. И. Вавилова. Лишь в конце XX века интерес к амаранту снова возник в разных странах мира, и даже ЮНЕСКО объявила амарант «культурой XXI века». Однако следует признать, что сложности агротехники и переработки сырья пока не позволяют амаранту занять достойное место в сельскохозяйственном производстве.

Возрождение интереса к амаранту во многом связано с работами по изучению механизма C4-фотосинтеза, который присущ амаранту как представителю «аспартатной» подгруппы C4-растений (Wang et al., 1992). Растения, относящиеся к C4-типу (кукуруза, сорго, просо, сахарный тростник), характеризуются ускоренной фиксацией диоксида углерода, быстрым ростом, повышенной продуктивностью (Wang et al., 2012). В отличие от растений C3-типа, они лучше адаптируются к неблагоприятным факторам, таким как засуха, засоленность почвы и др. (Wang, Nii, 2000; Mlakar et al., 2012; Lavini et al., 2016). Из кормовых растений соперником амаранта по урожайности является только кукуруза – важнейшая кормовая культура, однако, наивысшая продуктивность амаранта достигается в условиях теплого климата при оптимальной температуре 25–35°C (Zhelezov et al., 2009).

Амарант – растение уникальное по своим питательным свойствам, благодаря которым он рассматривается в качестве важного элемента функционального питания человека (Venskutonis, Kraujalis, 2013; Kononkov et al., 2018). По содержанию белка он уступает только бобовым, при этом белок амаранта насыщен незаменимыми аминокислотами, в особенности лизином. По своей биологической ценности, составляющей 75% относительно идеального белка, белок амаранта превосходит многие культурные растения и близок белку коровьего молока (72%) (Kononkov et al., 2018). Наряду с высококачественным белком, амарант содержит большое количество био-

логически активных веществ (БАВ): витамины А, В, С, амарантин, рутин, каротиноиды. Особую ценность представляет зерновое масло, насыщенное различными липидными соединениями: скваленом, токоферолами (витамин Е), фитостеролами, жирными кислотами (омега-3-линовеновая кислота), фосфолипидами. Эти липидные вещества имеют ряд важных с точки зрения функционального питания свойств: как природные антиоксиданты они связывают свободные радикалы, нормализуют липидный обмен, способствуют снижению уровня холестерина в крови (Martirosyan et al., 2007).

Амарант – сложный объект для систематики

Род *Amaranthus* включает около 75 видов (вопрос дискуссионный) и является одним из наиболее сложных в таксономическом отношении в семействе *Amaranthaceae* (Zhelezov et al., 2009). Амарант имеет широкий спектр морфологического разнообразия – как межвидового, так и внутривидового. Во многом это обусловлено тем, что для него характерны перекрестное опыление и способность образовывать гибриды, включая межвидовые. Отсутствие четких морфологических критериев для идентификации отдельных видов существенно затрудняет процессы селекции и интродукции амаранта. Поэтому, перед проведением генетического анализа требуется предварительная работа по точной идентификации растительного материала. Особенно это касается коллекции ВИР (ныне Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова), большая часть которой была создана и систематизирована еще во времена Вавилова. Такая ресистематизация и генотипирование в случае амаранта должны быть осуществлены с использованием всего комплекса как фенотипических, так и современных цитологических и молекулярно-генетических подходов.

Анализ кариотипов амаранта показал, что хромосомный набор большинства культурных видов является идентичным ($2n = 32$), за исключением *A. cruentus* L. ($2n = 34$) (Pal et al., 1982; Bonasora et al., 2013). Кариотипические исследования затруднительны из-за малого размера хромосом, что усложняет описание их морфологии. Наилучшие результаты по выявлению как межвидового, так и внутривидового полиморфизма были получены с помощью флуоресцентной *in situ* гибридизации (FISH) с зондами 5S и 3S рибосомальной ДНК (рДНК) в сочетании с DAPI-СМА3-окраской (Kolano et al., 2013). Однако данный метод не позволяет точно идентифицировать отдельные виды из-за вариабельности сайтов локализации рДНК.

В ряде работ были предприняты попытки использования для идентификации видов амаранта молекулярных маркеров, таких как простые повторяющиеся последовательности (SSR) (Suresh et al., 2014), ПЦР-РФЛП (маркеры на основе сочетания методов ПЦР и рестрикционной обработки) (Park, Nishikawa, 2012; Park et al., 2014), одноклеточные полиморфизмы (SNP) (Maughan et al., 2009; 2011), маркеры хлоропластной ДНК (Chaney et al., 2016). Предложенные на их основе схемы филогенетии зачастую противоречили друг другу. Тем не менее, исходя из совокупности морфологических и молекулярных данных, общепринятой на данный момент является схема, согласно которой род *Amaranthus* делится на 3 подрода: *Amaranthus*, *Albersia* и *Acnida* (Mosyakin, Robertson, 1996); при этом первые два подрода включают виды культурного амаранта зернового и овощного направлений селек-

ции соответственно (Xu, Sun, 2001). Подрод *Amaranthus* содержит три вида псевдозлаковых (незлаковые растения, семена которых используются в хлебопекарном производстве): *A. caudatus* L., *A. cruentus* L. и *A. hypochondriacus* L. Преобладающая часть видов амаранта на сегодняшний день имеет широкий ареал, охватывающий различные континенты. Это касается как возделываемых видов, так и сорных, распространяющихся естественным путем. В России наибольшее распространение получила щирица запрокинутая *A. retroflexus* L. – весьма агрессивный сорняк, устойчивый к засухе и морозам, семена которого могут сохранять всхожесть в течение десятков лет (Zhelezov et al., 2009).

Гены биосинтеза сквалена

Сквален $C_{30}H_{50}$ относится к углеводородам тритерпенового ряда природного происхождения. Он принадлежит к группе каротиноидов и играет в живом организме роль регулятора липидного обмена, являясь предшественником витамина D, стеринов (стеролов), стероидных гормонов (Liao et al., 2016). Сквален всегда обнаруживается в выделениях сальных желез подкожной клетчатки человека, выполняя защитную и регенерирующую функции в поврежденных участках кожи (Huang et al., 2009). Как мощный антиоксидант, нейтрализующий активный кислород в тканях, а также иммуномодулятор он может использоваться в комплексной терапии целого ряда за-

болеваний, включая диабет, сердечно-сосудистые заболевания, рак (Miettinen, Vanhanen, 1994; Rao, Newmark, 1998; Smith, 2000).

У животных, включая человека, сквален синтезируется в печени как предшественник в процессе синтеза холестерина. В настоящее время сырьем для получения сквалена является печень акул и китов, где он содержится в очень высокой концентрации (60–90%) (Catchpole et al., 1997). Столь высокая концентрация объясняется адаптацией организма к условиям гипоксии, поскольку сквален является переносчиком кислорода. В связи с задачей сохранения численности этих морских животных возникает необходимость поиска альтернативных источников сквалена, и в качестве такого источника наиболее перспективным является масло из семян амаранта, содержащее 2,2–10,0% данного вещества (He, Corke, 2003; Zhelezov et al., 2009). Все другие растительные масла, включая коммерческие: оливковое, масло подсолнечника, хлопковое, содержат существенно меньшее количество сквалена – от 0,01 до 0,40% (Becker, 1994).

Биосинтез сквалена у растений *de novo* изучен достаточно подробно (Spanova, Daum, 2011). Он синтезируется в цитозоле из мевалоновой кислоты в результате каскада химических реакций, известного как мевалонатный путь (MVA-путь). Последняя реакция – конденсация двух молекул фарнезилпирофосфата с образованием одной молекулы сквалена – катализируется ферментом сквален-сингтазой (SQS) (рисунок, А). В исследованиях на ря-

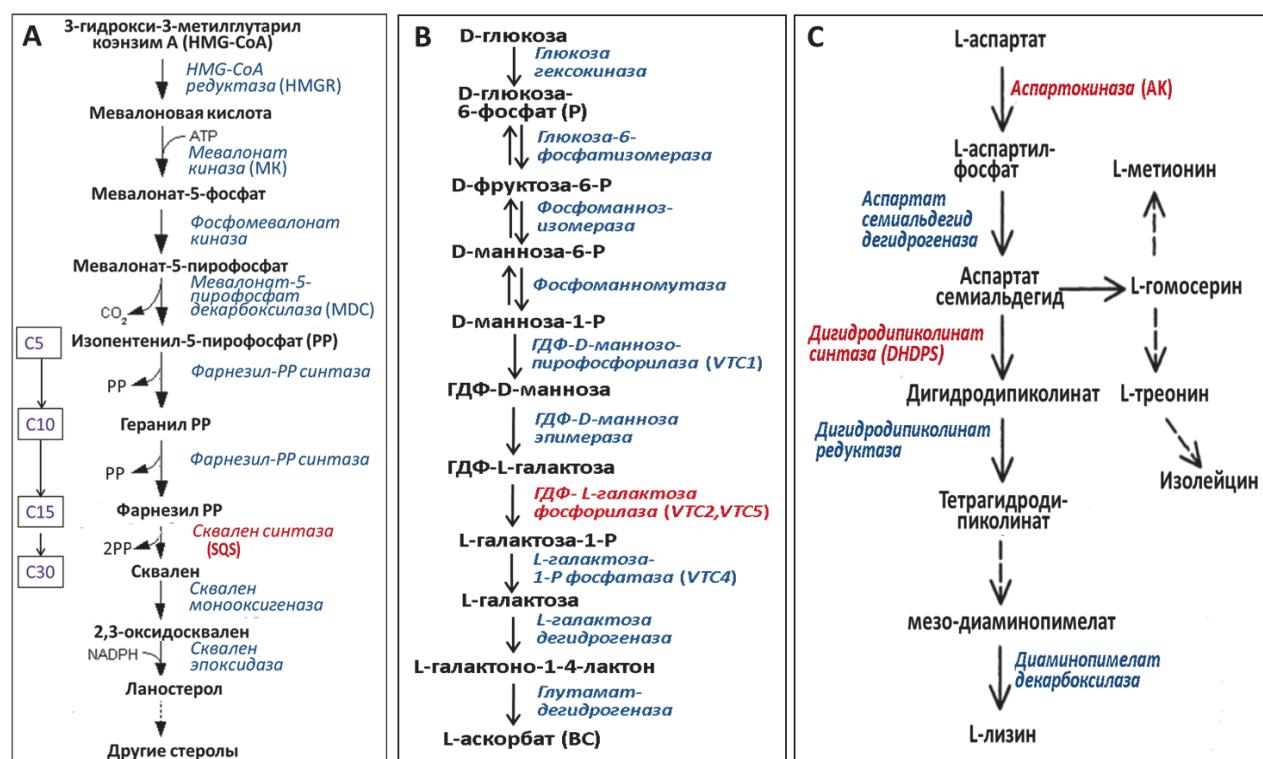


Рисунок. Пути биосинтеза наиболее ценных биохимических компонентов амаранта:

А – схема биосинтеза сквалена (обозначения C5, C10, C15, C30 – количество атомов углерода в структуре вещества); Б – схема L-галактозного пути биосинтеза аскорбиновой кислоты; С – схема DAP-пути синтеза лизина. В скобках указаны соответствующие гены (там, где они известны). Красным выделены ключевые ферменты биосинтеза. Прерывистые стрелки отмечают пропущенные стадии биосинтеза

Figure. Pathways of biosynthesis for the most valuable biochemical components in amaranth:

А – scheme of squalene biosynthesis (designations C5, C10, C15 and C30 mean the number of carbon atoms in the structure of the compound); Б – scheme of the L-galactose pathway of biosynthesis for ascorbic acid; С – diagram of the DAP pathway for lysine synthesis. The corresponding genes (where known) are parenthesized. Key biosynthetic enzymes are highlighted in red. Dashed arrows indicate missing steps in biosynthesis

де растений, включая арабидопсис *Arabidopsis thaliana* L. и табак *Nicotiana tabacum* L., было показано, что именно этот фермент является ключевым регулятором концентрации сквалена, а также его производных – стеролов – в клетке (Nakashima et al., 1995; Devarenne et al., 2002). Интересно, что регуляция действия сквален-синтазы может осуществляться на разных уровнях: пост-трансляционном, а также на уровне транскрипции гена, кодирующего *SQS*, в зависимости от типа клеток и внешних факторов. Так, первый механизм был обнаружен в клетках супензионной культуры табака под действием грибных элиситоров, тогда как второй более характерен для развивающихся клеток *in vivo* (Devarenne et al., 2002). При этом была установлена роль регуляторных элементов промотора *SQS*-гена в модуляции уровня м-RНК и активности фермента.

На данный момент известна только одна работа, посвященная анализу *SQS*-гена у амаранта *A. cruentus* (Park et al., 2016). В этой работе на основе секвенирования кДНК была установлена нуклеотидная последовательность гена, состоящая из 13 экзонов и кодирующая белок длиной 416 аминокислот. Как и у других видов растений, этот белок содержит пять консервативных доменов, формирующих активный центр. Геном амаранта содержит одну копию *SQS*-гена. Минимальный уровень транскрипции гена наблюдался в листьях, максимальный – в стеблях и корнях. Экспрессия гена в ткани развивающихся семян линейно возрастала, достигая максимума на среднепоздней стадии.

Кроме *SQS*-гена, в регуляции содержания сквалена могут участвовать и другие структурные гены биосинтеза. Так, концентрация сквалена, а также его производных – стеролов, может зависеть от количества предшественника – мевалоната. Синтез последнего катализируется ферментом 3-гидрокси-3-метилглутарил-СоА-редуктазой (HMGR) (см. рисунок, А). Сверхэкспрессия *HMGR*-гена приводила к повышенному содержанию стеролов у некоторых растений (Harker et al., 2003; Li et al., 2014). Более того, как и в случае сквален-синтазы, активность *HMGR* регулируется на транскрипционном и пост-трансляционном уровнях (Hemmerlin, 2013).

В сортах торреи крупной (или китайского мускатного тиса) – *Torreya grandis* Fortune ex Lindl. – с высоким содержанием сквалена сравнительный анализ транскриптов выявил повышение уровня экспрессии, наряду с *HMGR*-геном, также двух других генов, контролирующих ранние стадии MVA-пути: *MK* и *MDC* (см. рисунок, А). В этой же работе были установлены 2 гена неканонического, метил-D-эрритрitol-4-фосфат-зависимого пути синтеза (МЕР-путь), изменение экспрессии которых может вносить вклад в регуляцию содержания сквалена и его производных (Suo et al., 2019).

Гены биосинтеза аскорбиновой кислоты

L-аскорбиновая кислота или витамин С (ВС) – наиболее распространенное БАВ в клетках растений и животных, имеющее разнообразные функции в клеточном метаболизме (Smirnoff, Wheeler, 2000). Во-первых, ВС служит предшественником многих соединений и кофактором как минимум восьми ферментативных реакций, в том числе реакций синтеза коллагена, недостаток которого является одним из симптомов цинги. Во-вторых, он является мощным антиоксидантом, действующим во всех клеточных структурах, где формируются активные формы кислорода. В организме человека ВС не синтези-

руется, поэтому он вынужден получать его с пищей. У растений ВС синтезируется в листьях, откуда по флоэме транспортируется в другие органы. По содержанию ВС амарант близок к традиционным овощным культурам: луку, белокочанной капусте, картофелю (Zheleznov et al., 2009).

Растения, в отличие от животных, имеют свой специфический путь синтеза ВС, включающий 10 ферментативных реакций (Wheeler et al., 1998). Субстратом для данного пути служит D-глюкоза, промежуточными продуктами – ГДФ-Д-манноза и ГДФ-Л-галактоза. В настоящий момент известны все ферменты, катализирующие биохимические этапы синтеза ВС и кодирующие их гены (см. рисунок, В). Был идентифицирован ген *VTC1* (Vitamin C1), кодирующий ГДФ-Д-маннозопирофосфорилазу, которая катализирует превращение D-маннозы 1-фосфата в ГДФ-Д-маннозу (Conklin et al., 1999). Было показано на разных растениях, что мутации в данном гене приводят к снижению концентрации ВС, а уровень мРНК гена и соответствующего фермента коррелируют с этой концентрацией (Conklin et al., 1996; Keller et al., 1999; Badejo et al., 2008). Ген *VTC4* кодирует фермент L-галактоза-1-Р-фосфатазу, катализирующий превращение L-галактоза-1-фосфата в L-галактозу (см. рисунок, В). Однако растения арабидопсиса с инактивированным геном *VTC4* имели лишь частичный дефицит ВС, что предполагает участие других генов в контроле содержания ВС (Conklin et al., 2006). Судя по всему, этапы синтеза, контролируемые генами *VTC1* и *VTC4*, не являются ключевыми, хотя и могут оказывать некоторое влияние на конечную концентрацию ВС в тканях растения.

В настоящее время установлен ключевой фермент биосинтеза ВС, катализирующий преобразование ГДФ-Л-галактозы в L-галактозу-1-Р (см. рисунок, В). Это фермент ГДФ-Л-галактоза фосфорилаза, кодируемый двумя генами: *VTC2* и *VTC5*. Впервые генетический локус, контролирующий данную стадию биосинтеза, был картирован у арабидопсиса с использованием мутантов, имеющих дефицит витамина С (Conklin et al., 2000). На основании целого ряда генетических экспериментов было установлено, что один из генов этого локуса – *VTC2* – кодирует вышеуказанный фермент (Laing et al., 2007). Вскоре в геноме арабидопсиса был идентифицирован второй ген – *VTC5*, продукт которого по своей структуре, функциональным свойствам, специфичности экспрессии в тканях был весьма схож с продуктом гена *VTC2* (Dowdle et al., 2007). Двойные мутанты по обоим генам прекращали рост на самых ранних стадиях развития, однако после добавления в среду L-галактозы или ВС рост восстанавливался. Установлена повышенная экспрессия генов *VTC2* и *VTC5* и увеличение активности соответствующего фермента под действием света, а также влияние циркадного ритма на уровень экспрессии этих генов (Yabuta et al., 2007; Müller-Moulé et al., 2008). Таким образом, было показано, что L-галактозный путь является основным источником ВС, а гены – паралоги *VTC2* и *VTC5* – играют существенную роль в регуляции синтеза этого важнейшего метаболита.

У амаранта было проведено выделение и анализ первичной структуры фрагмента кодирующей последовательности гена *VTC2* из 12 видов, отличающихся по содержанию ВС (Torres Miño, 2015). Это позволило выявить отдельные замещения аминокислот, которые могут служить маркерами растений амаранта с различной продукцией ВС и в случае успешной верификации использоваться для маркер-ориентированной селекции.

Гены синтеза лизина

L-Лизин (Lys или K) относится к незаменимым α -аминокислотам, которые человек получает с пищей. Он является необходимым компонентом всех белков в организме, играет важную роль в абсорбции кальция, в увеличении мышечной массы, в процессах посттравматической регенерации и восстановления, а также в синтезе ферментов, гормонов и антител (Tome, Bos, 2007). Лизин – важнейший элемент животных кормов, поскольку он является лимитирующей аминокислотой. Содержание лизина у амаранта в 2-3 раза выше, чем у пшеницы, кукурузы, риса (Zhelezov et al., 2009).

У растений лизин образуется из аспарагиновой кислоты через промежуточный продукт – диаминопимелиновую кислоту (DAP-путь) (Velasco et al., 2002) (см. рисунок, С). Первые 2 стадии: фосфорилирование L-аспарагиновой кислоты с образованием L-аспартил-4-фосфата и восстановление аспартилфосфата до аспартил-4-семиальдегида, являются общими также для биосинтеза трех других незаменимых аминокислот (трониона, изолейцина и метионина). Последующая реакция взаимодействия пируата и аспартил-4-семиальдегида с образованием дигидродипиколината является первой реакцией, специфической для биосинтеза лизина. Ключевыми генами, определяющими концентрацию лизина у растений, являются гены: аспартат-киназы (AK) – основного фермента синтеза аминокислот «аспартатной группы» (лизина, метионина и трониона) и дигидродипиколинат синтазы (DHDPS). Реакция, катализируемая последним ферментом, представляет первичную точку регуляции во всем пути биосинтеза, так как активность DHDPS по механизму обратной связи ингибируется лизином (Galili, 1995).

У арабидописса были подробно исследованы паттерны экспрессии генов *AK* и *DHDPS* в различных тканях растения, а также под воздействием внешних факторов (Vauterin et al., 1999; Zhu-Shimon et al., 1997). Оба гена активно экспрессируются в развивающихся проростках, активно делящихся тканях корней, побегов, развивающихся органах цветков и зародышей. Так же сходно реагируют эти гены увеличением уровня экспрессии на действие света. Все это указывает на скоординированный характер экспрессии генов, кодирующих данные ферменты биосинтеза лизина и других аминокислот аспартатной группы.

Генетические манипуляции, позволяющие модулировать активность вышеуказанных ключевых ферментов синтеза лизина, неоднократно использовались для улучшения качества растительной продукции. Так, в ряде работ увеличение концентрации свободного лизина в различных тканях растений достигалось через экспрессию бактериальных генов *AK* и *DHDPS*, нечувствительных к ингибированию лизином. Такие трансгенные растения были получены у табака (Kwon et al., 1995), сои *Glycine max* (L.) Merr. (Falco et al., 1995), картофеля *Solanum tuberosum* L. (Perl et al., 1992), ячменя *Hordeum vulgare* L. (Brinch-Pedersen et al., 1996), кукурузы *Zea mays* L. (Dizigan et al., 2007).

Полный анализ генома и транскриптома арабидописса *A. thaliana* позволил идентифицировать все гены аспартатного пути биосинтеза, включая ключевые *AK* и *DHDPS* (Sunil et al., 2014). В отличие от арабидописса, у которого имеются три изоформы *AK*, у амаранта существует только один ген и соответствующий изофермент; при этом, так же как у арабидописса, имеются два гена, кодирующих *DHDPS*. Анализ экспрессии выявил

значительное увеличение уровня экспрессии генов *DHDPS* в зерновой ткани, что коррелирует с высоким содержанием в этой ткани свободного лизина (Sunil et al., 2014). Что касается гена *AK*, то не была установлена корреляция его экспрессии с содержанием лизина. На основании этого авторы предполагают, что основным регулятором содержания лизина у зернового амаранта является ген *DHDPS*.

Другие полезные вещества амаранта

Важным компонентом амаранта является амарантин – пигмент, обуславливающий специфическую фиолетово-красную окраску растений и соцветий амаранта (Zhelezov et al., 2009). Он относится к группе беталаинов – большой группе растительных пигментов, наряду с антоцианами и каротиноидами (Stafford, 1994). Амарантин участвует в окислительно-восстановительных реакциях фотосинтеза, и его содержание изменяется в зависимости от условий выращивания и видовой принадлежности (Kononkov et al., 2018). Все беталаины проявляют сильную антиоксидантную активность (Wybraniec et al., 2011), вовлекаются в реакцию растений на стресс и внешние стимулы (Jain et al., 2015; Polturak et al., 2017), а также служат для привлечения насекомых-опылителей (Gandia-Herrero et al., 2005). Эти пигменты используются в пищевой промышленности в качестве природных красителей, нетоксичных для человека. Путь биосинтеза амарантина подробно изучен, и установлен основной ген – ген амарантин синтетазы (*CqAmaSy1*), который был проанализирован у близкого амаранту вида *Chenopodium quinoa* Willd. (киноа) (Imamura et al., 2019). Были также идентифицированы пять генов биосинтеза беталаинов: *AmaTyDC* (DOPA декарбоксилаза, *AmaDODA* (4,5-DOPA экстрадиол диоксигеназа), *AmaB5-GT* (5-О-глюкозилтрансфераза), *AmaB6-GT* (6-О-глюкозилтрансфераза), и *AmaDOPA5-GT* (цикло-DOPA 5-О-глюкозилтрансфераза) и изучена их экспрессия у амаранта *A. tricolor* L. (Zheng et al., 2016).

Другая группа пигментов – флавоноиды – обуславливает широкий спектр окраски: от бледно-желтой до голубой. Много исследований посвящено значению этих соединений для функционального питания и медицины (Harborne, Williams, 2000). Одним из наиболее ценных представителей этих пигментов является рутин, источником которого в настоящее время служит гречиха посевная. По содержанию рутин амарант не уступает гречихе, однако если учесть большую продуктивность его листовой массы (~ в 2 раза), то его использование позволяет значительно повысить выход рутин с единицы площади (Kononkov et al., 2018). Генетические пути регуляции флавоноидов у растений активно изучались на разных объектах, как однодольных, так и двудольных (гетерогенность: Shiova et al., 2016), однако у амаранта соответствующие гены пока не идентифицированы.

Выше обсуждались значение и регуляция синтеза сqualena – одного из липидных компонентов. Кроме сqualена, амарант содержит большое количество других ценных липидов: фосфолипиды, витамин Е (токоферолы), жирные кислоты. Содержание большинства этих соединений сильно варьирует в зависимости от вида, сорта, условий произрастания, поэтому данные различных авторов зачастую сильно отличаются (Venskutonis et al., 2013). Из всех этих соединений только токоферолы имеют в среднем более высокое содержание у амаранта по сравнению с такими культурными растениями, как пшеница, кукуруза, ячмень, гречиха и др. Токоферолы выполняют

няют множество функций в клетке, в том числе таких, как стабилизация клеточных мембран и их защита от процесса окисления, контроль синтеза нуклеиновых кислот, функция иммуномодулятора и др. (Sen et al., 2006). Недостаток витамина Е приводит к частичному гемолизу эритроцитов, угнетению роста и развития, мышечной дистрофии, бесплодию. По этой причине его поступление с продуктами питания является жизненно необходимым. К настоящему моменту на модельных растениях идентифицирован весь комплекс генов биосинтеза токоферолов, выявлены гены, контролирующие критические для регуляции этапы синтеза (DellaPenna, Pogson, 2006). У амаранта эти гены еще предстоит идентифицировать.

Заключение

На основании представленных в обзоре данных можно выделить следующие перспективные направления селекции амаранта:

- 1) по содержанию компонентов липидного спектра в зерне (сквалену, токоферолам и др.);
- 2) по содержанию витаминов в листьях, в особенностях ВС;
- 3) по содержанию лизина, как свободного, так и связанныго (в составе белка), в различных тканях;
- 4) по содержанию растительных пигментов, имеющих пищевое или медицинское значение (флавоноидов, беталаинов, каротиноидов).

Пути генетической регуляции биосинтеза этих компонентов были установлены на ряде модельных растений, таких как арабидопсис, табак и др. Выявлены ключевые гены для каждого пути, полиморфизм которых сопряжен со значительными изменениями концентрации указанных веществ. Наличие полной геномной последовательности амаранта *Amaranthus hypochondriacus* (Clouse et al., 2016) дает возможность идентифицировать в ее составе ортологи этих генов биосинтеза. На данный момент идентифицирована лишь небольшая часть генов, включая ген сквален-сингтазы – *SQS* (Park et al., 2016), ген синтеза ВС – *VTC2* (Torres Miño, 2015), а также гены синтеза лизина – *AK* и *DHDPS* (Sunil et al., 2014), и в дальнейшем работа по идентификации новых генов синтеза полезных соединений у амаранта будет продолжена. Одновременно будет проведен анализ полиморфизма этих генов, ассоциированный с вариацией количественного содержания соответствующих БАВ у различных видов и сортов амаранта, что позволит разработать молекулярные маркеры генов биосинтеза и использовать их с целью отбора высокопродуктивных растений.

Работа выполнена при финансовой поддержке бюджетного проекта (№ 0324-2019-0039-С-01).

The work was carried out with the financial support from a budgetary project (No. 0324-2019-0039-C-01).

References/Литература

Badejo A.A., Tanaka N., Esaka M. Analysis of GDP-D-mannose pyrophosphorylase gene promoter from acerola (*Malpighia glabra*) and increase in ascorbate content of transgenic tobacco expressing the acerola gene. *Plant and Cell Physiology*. 2008;49(1):126-132. DOI: 10.1093/pcp/pcm164

Becker R. Amaranth oil: composition, processing, and nutritional qualities. In: O. Paredes-Lopez (ed.). *Amaranth Biology, Chemistry, and Technology*. Boca Raton, FL: CRC Press; 1994. p.133-144.

Bonasora M.G., Poggio L., Greizerstein E.J. Cytogenetic studies in four cultivated *Amaranthus* (Amaranthaceae) species. *Comparative Cytogenetics*. 2013;7(1):53-61. DOI: 10.3897/CompCytogen.v7i1.4276

Brinch-Pedersen H., Galili G., Knudsen S., Holm P.B. Engineering of the aspartate family biosynthetic pathway in barley (*Hordeum vulgare* L.) by transformation with heterologous genes encoding feedback-insensitive aspartate kinase and dihydrodipicolinate synthase. *Plant Molecular Biology*. 1996;32(4):611-620. DOI: 10.1007/BF00020202

Catchpole O.J., von Kamp J.C., Grey J.B. Extraction of squalene from shark liver oil in a packed column using supercritical carbon dioxide. *Industrial and Engineering Chemistry Research*. 1997;36(10):4318-4324. DOI: 10.1021/ie9702237

Chaney L., Mangelson R., Ramaraj T., Jellen E.N., Maughan P.J. The complete chloroplast genome sequences for four *Amaranthus* species (Amaranthaceae). *Applications in Plant Sciences*. 2016;4(9):1600063. DOI: 10.3732/apps.1600063

Clouse J.W., Adhikary D., Page J.T., Ramaraj T., Deyholos M.K., Udall J.A. et al. The amaranth genome: Genome, transcriptome, and physical map assembly. *The Plant Genome*. 2016;9(1):1-14. DOI: 10.3835/plantgenome2015.07.0062

Conklin P.L., Gatzek S., Wheeler G.L., Dowdle J., Raymond M.J., Rolinski S. et al. *Arabidopsis thaliana* *VTC4* encodes L-galactose-1-P phosphatase, a plant ascorbic acid biosynthetic enzyme. *Journal of Biological Chemistry*. 2006;281(23):15662-15670. DOI: 10.1074/jbc.M601409200

Conklin P.L., Norris S.R., Wheeler G.L., Williams E.H., Smirnoff N., Last R.L. Genetic evidence for the role of GDP-mannose in plant ascorbic acid (vitamin C) biosynthesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1999;96(7):4198-4203. DOI: 10.1073/pnas.96.7.4198

Conklin P.L., Saracco S.A., Norris S.R., Last R.L. Identification of ascorbic acid-deficient *Arabidopsis thaliana* mutants. *Genetics*. 2000;154(2):847-856.

Conklin P.L., Williams E.H., Last R.L. Environmental stress sensitivity of an ascorbic acid-deficient *Arabidopsis* mutant. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 1996;93(18):9970-9974. DOI: 10.1073/pnas.93.18.9970

DellaPenna D., Pogson B.J. Vitamin synthesis in plants: tocopherols and carotenoids. *Annual Review of Plant Biology*. 2006;57:711-738. DOI: 10.1146/annurev.aplant.56.032604.144301

Devarenne T.P., Ghosh A., Chappell J. Regulation of squalene synthase, a key enzyme of sterol biosynthesis, in tobacco. *Plant Physiology*. 2002;129(3):1095-1106. DOI: 10.1104/pp.001438

Dizigan M.A., Kelly R.A., Voyles D.A., Luethy M.H., Malvar T.M., Malloy K.P. High lysine maize compositions and event LY038 maize plants. USA; patent number: US7157281B2; 2007.

Dowdle J., Ishikawa T., Gatzek S., Rolinski S., Smirnoff N. Two genes in *Arabidopsis thaliana* encoding GDP-L-galactose phosphorylase are required for ascorbate biosynthesis and seedling viability. *Plant Journal*. 2007;52(4):673-689. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2007.03266.x

Falco S.C., Guida T., Locke M., Mauvais J., Sanders C., Ward R.T. et al. Transgenic canola and soybean seeds

- with increased lysine. *Biotechnology (NY)*. 1995;13(6):577-582. DOI: 10.1038/nbt0695-577
- Galili G. Regulation of lysine and threonine synthesis. *The Plant Cell*. 1995;7(7):899-906. DOI: 10.1105/tpc.7.7.899
- Gandia-Herrero F., Garcia-Carmona F., Escribano J. Botany: floral fluorescence effect. *Nature*. 2005;437(7057):334. DOI: 10.1038/437334a
- Harborne J.B., Williams C.A. Advances in flavonoid research since 1992. *Phytochemistry*. 2000;55(6):481-504. DOI: 10.1016/S0031-9422(00)00235-1
- Harker M., Holmberg N., Clayton J.C., Gibbard C.L., Wallace A.D., Rawlins S. et al. Enhancement of seed phytosterol levels by expression of an N-terminal truncated *Hevea brasiliensis* (rubber tree) 3-hydroxy-3-methylglutaryl-CoA reductase. *Plant Biotechnology Journal*. 2003;1(2):113-121. DOI: 10.1046/j.1467-7652.2003.00011.x
- He H.P., Corke H. Oil and squalene in *Amaranthus* grain and leaf. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2003;51(27):7913-7920. DOI: 10.1021/jf030489q
- Hemmerlin A. Post-translational events and modifications regulating plant enzymes involved in isoprenoid precursor biosynthesis. *Plant Science*. 2013;203-204:41-54. DOI: 10.1016/j.plantsci.2012.12.008
- Huang Z.R., Lin Y.K., Fang J.Y. Biological and pharmacological activities of squalene and related compounds: potential uses in cosmetic dermatology. *Molecules*. 2009;14(1):540-554. DOI: 10.3390/molecules14010540
- Imamura T., Isozumi N., Higashimura Y., Miyazato A., Mizukoshi H., Ohki S. et al. Isolation of *amaranthin synthetase* from *Chenopodium quinoa* and construction of an amaranthin production system using suspension-cultured tobacco BY-2 cells. *Plant Biotechnology Journal*. 2019;17(5):969-981. DOI: 10.1111/pbi.13032
- Jain G., Schwinn K.E., Gould K.S. Betalain induction by L-DOPA application confers photoprotection to saline-exposed leaves of *Disphyma australae*. *New Phytologist*. 2015;207(4):1075-1083. DOI: 10.1111/nph.13409
- Kauffman C.S., Weber L.E. Grain amaranth. In: J. Janick, J.E. Simon (eds). *Advances in New Crops*. Portland, OR: Timber Press; 1990.
- Keller R., Springer F., Renz A., Kossmann J. Antisense inhibition of the GDP-mannose pyrophosphorylase reduces the ascorbate content in transgenic plants leading to developmental changes during senescence. *The Plant Journal*. 1999;19(2):131-141. DOI: 10.1046/j.1365-313X.1999.00507.x
- Kolano B., Saracka K., Broda-Cnota A., Maluszynska J. Localization of ribosomal DNA and CMA3/DAPI heterochromatin in cultivated and wild *Amaranthus* species. *Scientia Horticulturae*. 2013;164:249-255. DOI: 10.1016/j.scienta.2013.09.016
- Kononkov P.F., Gins M.S., Gins V.K. Amaranth. Introduction in Russia. Moscow: Luch; 2018. [in Russian] (Кононков П.Ф., Гинс М.С., Гинс В.К. Амарант. Интродукция в России. Москва: Луч; 2018).
- Kwon T., Sasahara T., Abe T. Lysine accumulation in transgenic tobacco expressing dihydrodipicolinate synthase of *Escherichia coli*. *Journal of Plant Physiology*. 1995;146(5-6):615-621. DOI: 10.1016/S0176-1617(11)81923-1
- Laing W.A., Wright M.A., Cooney J., Bulleyet S.M. The missing step of the L-galactose pathway of ascorbate biosynthesis in plants, an L-galactose guanyltransferase, increases leaf ascorbate content. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(22):9534-9539. DOI: 10.1073/pnas.0701625104
- Lavini A., Pulvento C., D'Andria R., Riccardi M., Jacobsen S.E. Effects of saline irrigation on yield and qualitative characterization of seed of an amaranth accession grown under Mediterranean conditions. *The Journal of Agricultural Science*. 2016;154(5):858-869. DOI: 10.1017/S0021859615000659
- Li W., Liu W., Wei H., He Q., Chen J., Zhang B. et al. Species-specific expansion and molecular evolution of the 3-hydroxy-3-methylglutaryl coenzyme A reductase (HMGR) gene family in plants. *PLoS One*. 2014;9(4):e94172. DOI: 10.1371/journal.pone.0094172
- Liao P., Hemmerlin A., Bach T.J., Chye M.L. The potential of the mevalonate pathway for enhanced isoprenoid production. *Biotechnology Advances*. 2016;34(5):697-713. DOI: 10.1016/j.biotechadv.2016.03.005
- Martirosyan D.M., Miroshnichenko L.A., Kulakova S.N., Pogoreva A.V., Zoloedov V.I. Amaranth oil application for coronary heart disease and hypertension. *Lipids in Health and Disease*. 2007;6:1. DOI: 10.1186/1476-511X-6-1
- Maughan P.J., Smith S.M., Fairbanks D.J., Jellen E.N. Development, characterization, and linkage mapping of single nucleotide polymorphisms in the grain amaranths (*Amaranthus* sp.). *The Plant Genome*. 2011;4(1):92-101. DOI: 10.3835/plantgenome2010.12.0027
- Maughan P.J., Yourstone S.M., Jellen E.N., Udall J.A. SNP discovery via genomic reduction, barcoding, and 454-Pyrosequencing in Amaranth. *Plant Genome*. 2009;2(3):260-270. DOI: 10.3835/plantgenome2009.08.0022
- Miettinen T.A., Vanhanen H. Serum concentration and metabolism of cholesterol during rapeseed oil and squalene feeding. *The American Journal of Clinical Nutrition*. 1994;59(2):356-363. DOI: 10.1093/ajcn/59.2.356
- Mlakar S.G., Bavec M., Jakop M., Bavec F. The effect of drought occurring at different growth stages on productivity of grain amaranth *Amaranthus cruentus*. *G6. Journal of Life Sciences*. 2012;6(3):283-286.
- Mosyakin S.L., Robertson K.R. New infrageneric taxa and combinations in *Amaranthus* (Amaranthaceae). *Annales Botanici Fennici*. 1996;33(4):275-281.
- Müller-Moulé P., Golan T., Niyogi K. Ascorbate-deficient mutants of *Arabidopsis* grow in high light despite chronic photooxidative stress. *Plant Physiology*. 2004;134(3):1163-1172. DOI: 10.1104/pp.103.032375
- Nakashima T., Inoue T., Oka A., Nishino T., Osumi T., Hata S. Cloning, expression, and characterization of cDNAs encoding *Arabidopsis thaliana* squalene synthase. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1995;92(6):2328-2332. DOI: 10.1073/pnas.92.6.2328
- Pal M., Pandley R.M., Khoshoo T.N. Evolution and improvements of cultivated Amaranths IX. Cytogenetic relationships between the two basic chromosome numbers. *Journal of Heredity*. 1982;73(5):353-356. DOI: 10.1093/oxfordjournals.jhered.a109668
- Park Y.J., Nemoto K., Minami M., Matsushima K., Nomura T., Kinoshita J. et al. Molecular cloning, expression and characterization of a squalene synthase gene from grain amaranth (*Amaranthus cruentus* L.). *Japan Agricultural Research Quarterly*. 2016;50(4):307-317. DOI: 10.6090/jarq.50.307
- Park Y.J., Nishikawa T. Rapid identification of *Amaranthus caudatus* and *Amaranthus hypochondriacus* by sequencing and PCR-RFLP analysis of two starch synthase genes. *Genome*. 2012;55(8):623-628. DOI: 10.1139/g2012-050
- Park Y.J., Nishikawa T., Matsushima K., Minami M., Nemoto K. A rapid and reliable PCR-restriction fragment length polymorphism (RFLP) marker for the identifica-

- tion of *Amaranthus cruentus* species. *Breeding Science*. 2014;64(4):422-426. DOI: 10.1270/jsbbs.64.422
- Perl A., Shaul O., Galili G. Regulation of lysine synthesis in transgenic potato plants expressing a bacterial dihydrodipicolinate synthase in their chloroplasts. *Plant Molecular Biology*. 1992;19(5):815-823. DOI: 10.1007/BF00027077
- Polturak G., Breitel D., Grossman N., Sarrion-Perdigones A., Weithornet E., Pliner M. et al. Elucidation of the first committed step in betalain biosynthesis enables the heterologous engineering of betalain pigments in plants. *New Phytologist*. 2016;210(1):269-283. DOI: 10.1111/nph.13796
- Rao C.V., Newmark H.L., Reddy B.S. Chemopreventive effect of squalene on colon cancer. *Carcinogenesis*. 1998;19(2):287-290. DOI: 10.1093/carcin/19.2.287
- Sen C.K., Khanna S., Roy S. Tocotrienols: Vitamin E beyond tocopherols. *Life Sciences*. 2006;78(18):2088-2098. DOI: 10.1016/j.lfs.2005.12.001
- Shoeva O.Y., Mock H.P., Kukoeva T.V., Börner A., Khlestkina E.K. Regulation of the flavonoid biosynthesis pathway genes in purple and black grains of *Hordeum vulgare*. *PLoS ONE*. 2016;11(10):e0163782. DOI: 10.1371/journal.pone.0163782
- Smirnoff N., Wheeler G.L. Ascorbic acid in plants: biosynthesis and function. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*. 2000;35(4):291-314. DOI: 10.1080/10409230008984166
- Smith T.J. Squalene: potential chemopreventive agent. *Expert Opinion on Investigational Drugs*. 2000;9(8):1841-1848. DOI: 10.1517/13543784.9.8.1841
- Spanova M., Daum G. Squalene – biochemistry, molecular biology, process biotechnology, and applications. *European Journal of Lipid Science and Technology*. 2011;113(11):1299-1320. DOI: 10.1002/ejlt.201100203
- Stafford H.A. Anthocyanins and betalains: evolution of the mutually exclusive pathways. *Plant Science*. 1994;101(2):91-98. DOI: 10.1016/0168-9452(94)90244-5
- Sunil M., Hariharan A.K., Nayak S., Gupta S., Nambisan S.R., Gupta R.P. et al. The draft genome and transcriptome of *Amaranthus hypochondriacus*: a C4 dicot producing high-lysine edible pseudo-cereal. *DNA Research*. 2014;21(6):585-602. DOI: 10.1093/dnarecs/dsu021
- Suo J., Tong K., Wu J., Ding M., Chen W., Yang Y. et al. Comparative transcriptome analysis reveals key genes in the regulation of squalene and β -sitosterol biosynthesis in *Torreya grandis*. *Industrial Crops and Products*. 2019;131:182-193. DOI: 10.1016/j.indcrop.2019.01.035
- Suresh S., Chung J.W., Cho G.T., Sung J.S., Park J.H., Gwag J.G. et al. Analysis of molecular genetic diversity and population structure in *Amaranthus* germplasm using SSR markers. *Plant Biosystems*. 2014;148(4):635-644. DOI: 10.1080/11263504.2013.788095
- Tome D., Bos C. Lysine requirement through the human life cycle. *The Journal of Nutrition*. 2007;137(6):1642S-1645S. DOI: 10.1093/jn/137.6.1642S
- Torres Miño C.J. Evaluation of amaranth varieties using biochemical and molecular methods to create functional products based on leaf biomass [dissertation]. Moscow; 2015. [in Russian] (Торрес Миньо К.Х. Оценка сортов амаранта с использованием биохимических и молекулярных методов для создания функциональных продуктов на основе листовой биомассы: дис. ... канд. с.-х. наук. Москва; 2015). DOI: 10.13140/RG.2.2.28484.68484
- Vauterin M., Frankard V., Jacobs M. The *Arabidopsis thaliana* *dhbps* gene encoding dihydrodipicolinate synthase, key enzyme of lysine biosynthesis, is expressed in a cell-specific manner. *Plant Molecular Biology*. 1999;39(4):695-708. DOI: 10.1023/a:1006132428623
- Velasco A.M., Leguina J.I., Lazcano A. Molecular evolution of the lysine biosynthetic pathways. *Journal of Molecular Evolution*. 2002;55:445-459. DOI: 10.1007/s00239-002-2340-2
- Venskutonis P.R., Kraujalis P. Nutritional components of amaranth seeds and vegetables: a review on composition, properties, and uses. *Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety*. 2013;12(4):381-412. DOI: 10.1111/1541-4337.12021
- Wang C., Guo L., Li Y., Wang Z. Systematic comparison of C3 and C4 plants based on metabolic network analysis. *BMC Systems Biology*. 2012;6(Suppl 2):S9. DOI: 10.1186/1752-0509-6-S2-S9
- Wang J.L., Klessig D.F., Berry J.O. Regulation of C4 gene expression in developing amaranth leaves. *The Plant Cell*. 1992;4(2):173-184. DOI: 10.1105/tpc.4.2.173
- Wang Y., Nii N. Changes in chlorophyll, ribulose bisphosphate carboxylase-oxygenase, glycine betaine content, photosynthesis and transpiration in *Amaranthus tricolor* leaves during salt stress. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2000;75(6):623-627. DOI: 10.1080/14620316.2000.11511297
- Wheeler G., Jones M.A., Smirnoff N. The biosynthetic pathway of vitamin C in higher plants. *Nature*. 1998;393(6683):365-369. DOI: 10.1038/30728
- Wybraniec S., Stalica P., Spórna A., Nemzer B., Pietrzkowski Z., Michałowski T. Antioxidant activity of betanidin: electrochemical study in aqueous media. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2011;59(22):12163-12170. DOI: 10.1021/jf2024769
- Xu F., Sun M. Comparative analysis of phylogenetic relationships of grain amaranths and their wild relatives (*Amaranthus*; Amaranthaceae) using internal transcribed spacer, amplified fragment length polymorphism, and double-primer fluorescent intersimple sequence repeat markers. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2001;21(3):372-387. DOI: 10.1006/mpev.2001.1016
- Yabuta Y., Mieda T., Rapolu M., Nakamura A., Motoki T., Maruta T. et al. Light regulation of ascorbate biosynthesis is dependent on the photosynthetic electron transport chain but independent of sugars in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*. 2007;58(10):2661-2671. DOI: 10.1093/jxb/erm124
- Zhelezov A.V., Zhelezova N.B., Burmakina N.V., Yudina R.S. Amaranth: scientific bases of introduction (Амарант: научные основы освоения). Novosibirsk: Geo; 2009. [in Russian] (Железнов А.В., Железнова Н.Б., Бурмакина Н.В., Юдина Р.С. Амарант: научные основы интродукции. Новосибирск: Гео; 2009).
- Zheng X., Liu S., Cheng C., Guo R., Chen Y., Xie L. et al. Cloning and expression analysis of betalain biosynthesis genes in *Amaranthus tricolor*. *Biotechnology Letters*. 2016;38(4):723-729. DOI: 10.1007/s10529-015-2021-z
- Zhu-Shimoni J.X., Lev-Yadun S., Matthews B., Galili G. Expression of an aspartate kinase homoserine dehydrogenase gene is subject to specific spatial and temporal regulation in vegetative tissues, flowers, and developing seeds. *Plant Physiology*. 1997;113(3):695-706. DOI: 10.1104/pp.113.3.695

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

Щербань А.Б. Физиолого-биохимические и генетические основы селекции амаранта (*Amaranthus L.*) для пищевых и кормовых целей (обзор). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.2020;181(4):213-221.DOI:10.30901/2227-8834-2020-4-213-221
Shcherban A.B. Physiological, biochemical and genetic bases of amaranth (*Amaranthus L.*) breeding for food and feed purposes (a review). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):213-221. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-213-221

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/10.30901/2227-8834-2020-4-213-221>

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 / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Shcherban A.B. <https://orcid.org/0000-0003-1000-8228>

В. И. Нилов – «очень скромный человек и серьезнейший научный работник» (об одном комментарии в письме М. Горького И. В. Сталину)

DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-222-227 

УДК 58.007

Поступление/Received: 27.07.2020

Принято/Accepted: 23.12.2020

А. Г. ПЛОТНИКОВА

Институт мировой литературы им. А.М. Горького
Российской академии наук,
121069 Россия, г. Москва, ул. Поварская, 25а
✉ filologinya@gmail.com

V. I. Nilov is “a very modest man
and an exceptionally serious scientist”
(concerning one comment in
M. Gorky’s letter to I. V. Stalin)

А. Г. ПЛОТНИКОВА

A.M. Gorky Institute of World Literature
of the Russian Academy of Sciences,
25a Povarskaya St., Moscow 121069, Russia
✉ filologinya@gmail.com

В статье исследуется история личных контактов и переписки выдающегося биохимика В. И. Нилова и писателя Максима Горького в 1933–1936 гг. На протяжении всей жизни М. Горький стремился использовать свое влияние, чтобы помочь талантливым ученым, а также учреждениям науки и культуры. В 1933 г. В. И. Нилов, научный сотрудник Никитского ботанического сада, написал Горькому письмо о своих экспериментах в биохимической лаборатории по синтезированию витамина С, по селекции растений на химический состав, а также по выделению опиатов из мака. Писатель обратился к первым лицам советского государства, чтобы улучшить положение научных учреждений Крыма. Документы Нилова при посредничестве Горького были переданы И. В. Сталину. Исследования заинтересовали руководство СССР, поскольку соответствовали стратегическим задачам страны. Это, в свою очередь, вызвало изменения как в вопросах исследования витаминов и производства витаминных препаратов в СССР, так и в судьбе Никитского ботанического сада. Научная судьба В. И. Нилова тесно связана с историей Всесоюзного института растениеводства и его директором Н. И. Вавиловым. В статье впервые вводятся в научный оборот неизвестные ранее материалы из Архива А. М. Горького (Москва, ИМЛИ РАН) и Российского государственного архива социально-политической истории (Москва).

Ключевые слова: В. И. Нилов, биохимия, витамин С, И. В. Сталин, М. Горький, Никитский ботанический сад, история биологии, история науки.

This publication explores the history of personal contacts and correspondence between the distinguished biochemist V. I. Nilov and the writer Maxim Gorky in 1933–1936. Throughout his life, M. Gorky tried to use his influence to help talented scientists as well as scientific and cultural institutions. In 1933, V. I. Nilov, a researcher from the Nikita Botanical Gardens, wrote to Gorky about the experiments he performed in his biochemistry lab on the synthesis of vitamin C, plant breeding for chemical composition, and isolation of opiates from poppy. The writer appealed to the USSR top officials, intending to improve the situation with scientific institutions in Crimea. As a result of Gorky’s mediation efforts, Nilov’s documents were presented to I. V. Stalin. The leaders of the USSR were interested in such research, because it complied with the country’s strategic objectives. This, in its turn, led to changes in vitamin research and production in the USSR and had an effect on the status of the Nikita Botanical Gardens. V. I. Nilov’s scientific biography was closely interlinked with the history of the Institute of Plant Industry and its director N. I. Vavilov. By this publication, earlier unknown materials from the Archive of A.M. Gorky (Institute of World Literature, Moscow) and the Russian State Archive of Socio-Political History (Moscow) are for the first time introduced into public scientific discourse.

Key words: V. I. Nilov, biochemistry, vitamin C, I. V. Stalin, M. Gorky, the Nikita Botanical Gardens, history of biology, history of science.

Василий Иванович Нилов (1899–1973), талантливый ученый-биохимик, родился в Тверской губернии, в 1924 г. окончил Петровскую сельскохозяйственную академию (ныне РГАУ–МСХА им. К.А. Тимирязева). С 1925 г. он работал в крымском Никитском ботаническом саду, а в 1928 г. возглавил там лабораторию биохимии.

В начале 1930-х гг. положение Никитского сада было сложным, директора часто менялись и не всегда могли существенно повлиять на его судьбу. В 1931 г. Никитский ботанический сад вошел в сеть организаций Всесоюзного института растениеводства (ВИР), которым руководил академик Н. И. Вавилов, и с этого времени научной работе сада придавалось особое значение.

Вавилов ежегодно посещал учреждение, заботился о его техническом и финансовом снабжении, а также об обеспечении научной литературой, в том числе зарубежными журналами. Крымские сотрудники регулярно ездили в Ленинград, где располагался ВИР, участвовали в исследованиях и рассказывали о своих результатах. Н. И. Вавилов сразу заметил выдающегося биохимика Василия Ивановича Нилова, пригласил его в Ленинград, и тот активно включился в работу ВИР. Шестого февраля 1931 г. Вавилов просил руководство Никитского сада продлить ленинградскую командировку Нилова: «Ввиду поручения Президиумом Академии сельскохозяйственных наук им. Ленина Институту растениеводства совместно с Всесоюзным объедине-

нием> «Лектехсырье» организовать группу по исследованию эфиромасличных и лекарственных растений при Президиуме академии, В. И. Нилову поручено участие в означенной работе, вследствие чего его командировка должна быть продлена до 1 апреля с. г.» (N.I. Vavilov..., 1987, p. 89). Через несколько недель Вавилов предложил Нилову совместить работу в Крыму и в центральных учреждениях и 22 марта 1931 г. писал руководителю «Лектехсырья» А. Н. Перепелице: «Институт растениеводства, учитывая крайний недостаток работников и необходимость обеспечения работы в лаборатории Никитского сада <...> считает целесообразным временно допустить совместительство В. И. Нилова, который бы мог в течение летнего времени вести работу в Никитском саду, а зимой мог бы работать в Москве в Институте душистых растений. Такого рода совмещение позволило бы быть ему во время вегетационного периода, когда надо быть на местах, в Никитском саду и в то же время принимать активное участие в работах Института в области биохимии» (N.I. Vavilov, 1987, p. 100). Имя Нилова появляется в письмах Вавилова неоднократно, академик высоко оценивал как научные достижения крымского биохимика, так и его талант педагога, хвалил диссертации, подготовленные под его началом.

Василий Иванович Нилов был предпримчивым молодым ученым и искренне переживал за судьбу Никитского ботанического сада. Узнав осенью 1933 г., что в Крым приехал Максим Горький, который получил от ЦК ВКП(б) дачу в Форосе – усадьбу Тессели, он нашел возможность посетить писателя, любовь которого к науке была широко известна.

М. Горький всегда видел определяющее значение естественных наук в вопросе совершенствования человеческой жизни. Он писал К. А. Тимирязеву еще в 1915 г.: «Для нас наука естествознания – тот рычаг Архимеда, который единственно способен повернуть весь мир лицом к солнцу разума» (Gorky, 2004, p. 197). Одним из важнейших научно-просветительских начинаний Горького в 1917 г. было создание «Свободной ассоциации для развития и распространения положительных наук», в которую вошли крупнейшие ученые и общественные деятели: И. П. Павлов, В. А. Стеклов, Л. А. Чугаев, А. Е. Ферсман, А. А. Марков, С. П. Костычев, Д. К. Заболотный, В. Г. Короленко, Л. Б. Красин, Н. А. Морозов, В. И. Палладин и другие. В сложные послереволюционные годы он использовал все свое влияние для помощи деятелям науки. Наконец, в начале 1930-х гг. Горький активно участвовал в реорганизации Всесоюзного института экспериментальной медицины, а также продолжал поддерживать научные организации и отдельных ученых, изобретателей и популяризаторов науки.

В. И. Нилов надеялся найти в лице Горького «покровителя» Никитского ботанического сада и в начале декабря 1933 г. приехал в Тессели, где был принят писателем и его семьей чрезвычайно тепло. Можно предположить, что встреча произошла 1 декабря: именно так датирована дарственная надпись на подаренном писателю оттиске из журнала «Социалистическое растениеводство» со статьей Нилова «Закономерности в биосинтезе растений» (1933, №. 7, р. 3–34). Статья хранится в Личной библиотеке Горького в Москве (A.M. Gorky's personal library..., 1981, p. 44). Горький внимательно выслушал рассказ ученого о жизни Никитского ботанического сада, об экспериментах в биохимической лаборатории и в свою очередь сообщил об организации в Ле-

нинграде Всесоюзного института экспериментальной медицины. Вероятно, писатель предложил Нилову изложить достижения и проблемы Никитского сада в письменном виде, и через некоторое время были написаны два письма. Оба эти документа хранятся в Архиве А. М. Горького в Москве, в Институте мировой литературы им. А.М. Горького Российской академии наук.

Первое письмо с перечислением научных успехов учреждения, с просьбами об увеличении его финансирования было составлено Ниловым и заместителем директора Института растениеводства Николаем Васильевичем Ковалевым, который некоторое время занимал пост директора Никитского сада. О лаборатории Нилова в этом письме сказано вскользь: «Никитский сад обладает вполне по-современному оборудованными лабораториями. Из них необходимо указать на биохимическую, физиологическую и анатомо-цитологическую с рентгеновским кабинетом, позволяющие достаточно глубоко и всесторонне изучить имеющиеся растительные материалы» (Archive of A.M. Gorky..., KG-uch-6-25-1).

Второе письмо было написано Ниловым на имя одного из домочадцев Горького, Ивана Николаевича Ракицкого, и этот факт оказывается важным для понимания как ситуации в окружении писателя, так и общей обстановки в стране.

И. Н. Ракицкий (1883–1942) жил в семье Горького с конца 1917 г. до самой своей смерти, дружил с сыном писателя Максимом Пешковым и его женой, увлекался живописью, зная иностранные языки, помогал Горькому с переводами. Он очень интересовался садоводством и даже вывел новый сорт хризантем (Davydova, 2016). Агротехнические знания и навыки Ракицкого пригодились, когда в октябре 1933 г. Горький и его семья приехали в усадьбу Тессели, которую писателю выделило правительство, и увидели, что сад вокруг дома очень запущен и требует полного переустройства. Р. Вуль пишет: «Для благоустройства территории парка были выделены часы от трех до пяти дня, причем Горький в эту пору обязательно выходил работать сам и требовал этого от всего населения дома при любой погоде, в любое время года. Работы были самые разнообразные. Чаще всего копали клумбы, выкорчевывали корни старых деревьев, вырубали кустарник, убирали камни, наводили чистоту на аллеях и дорожках. Каждая пядь земли в Тессели приводилась в порядок по указанию Алексея Максимовича» (Vul, 1961, p. 94). Были устроены пруд, теплица и оранжерея, расчищена дорожка к морю, разбиты клумбы. За семенами и саженцами семья обращалась в Никитский ботанический сад, до которого около часа езды на автомобиле.

Может быть, Нилов и Ракицкий действительно приятельствовали? Однако письмо Нилова составлено как научный отчет, а не дружеское послание, с явным расчетом на то, что его прочтет Горький и даст ему ход. Много лет к писателю шли посетители: молодые авторы спрашивали литературных советов, старые революционеры просили похлопотать об индивидуальной пенсии, изобретатели и ученые делились идеями и проектами, приходили простые люди со своими разнообразными нуждами. Но в 1930-е годы стало сложно попасть к писателю напрямую: секретарь М. Горького Петр Петрович Крючков, тесно связанный с руководством ОГПУ, стал своеобразным «фильтром», решавшим, что или кто стоит внимания писателя. Горький оказался в «золотой клетке». Литературовед Л. А. Спиридоно-

ва пишет: «...со временем Крючков начал превращаться в негласного соглядатая всех дел и замыслов писателя, контролера его переписки, непосредственно связанного с Ягодой» (Spiridonova, 2014, р. 17). К Горькому не могли попасть не только бесконечные просители, но и давние знакомые. Оставался лишь один путь – обратиться к писателю через его близких. Так делали многие. Например, инженер П. Н. Львов рассказал о своих изобретениях сначала сыну писателя М. А. Пешкову. Е. В. Поленова-Сахарова послала воспоминания о своем отце, знаменитом художнике, через жену писателя Е. П. Пешкову с просьбой передать их Горькому. Именно так поступил и В. И. Нилов, желая миновать «фильтр» горьковского секретаря. Московский дом Горького на Малой Никитской улице был полностью в ведении Крючкова, а на крымскую дачу его влияние еще не распространялось, поэтому письмо, направленное из Ялты в Тессели, адресовано Горькому, а получателем послания Нилова из Ленинграда в Москву указан И. Н. Ракицкий. Могла, конечно, существовать какая-то особенная договоренность между корреспондентами этой переписки, о которой мы уже не узнаем.

Горький очень внимательно прочитал письмо В. И. Нилова и решил передать его советскому высшему руководству. Он распорядился перепечатать на машинке два первых пункта, зачеркнув обращение и слова «Алексей Максимович» в начале. В таком виде создавалось впечатление, что письмо изначально предназначалось Горькому, что было недалеко от истины. Другие фрагменты текста тоже указывают на то, что Нилов обращался не к Ракицкому, а к влиятельному писателю: «В мыслях я уже крепко считаю Вас покровителем Никитского Сада, и право, это учреждение стоит того, чтобы о нем позабочились» (Archive of A.M. Gorky..., PTL-11-21-1).

М. Горького в письме Нилова больше всего заинтересовал рассказ о результатах экспериментов в области синтеза витамина С и опытах по выделению опиума из мака. Эту часть письма приведем полностью:

«Прошло уже порядочно времени, как мы с Вами виделись, и я решил Вам написать, чтобы сообщить, как претворяются в жизнь наши «мечтания» – те мысли, которыми мы обменивались в Форосе и к которым Вы проявили такое внимание. По привычке ученого буду излагать по пунктам:

1. Витамин С мы уже синтезировали раньше, и об этом я Вам говорил, но это были лабораторные опыты. Нужно было дать заводский, промышленный вариант синтеза, а кроме того, опробовать его действие на животных. Вот результаты – а) метод готов для промышленного изготовления; б) опыты на морских свинках полностью подтвердили физиологическую активность препарата. Свинки, у которых была вызвана жесточайшая цинга и которые находились за 3-4 дня до гибели – после приема препарата быстро излечились и нормально растут и развиваются. Кроме того, вот уже 30 дней, как мы держим молодых свинок на безвитаминной диете, но даем им препарат, и у них нет никаких признаков цинги, они нормально прибавляют в весе.

Если Вы вспомните, что еще только два года тому назад мировая наука даже не знала, что такое витамин С по своей химической природе, то ясно станет теоретическое значение этой работы. Что же касается практического, то нельзя забывать, что около 50% территории нашего Советского Союза представляют собой северные районы, где развитие овощеводства встречает затруднения, где цинга имеет место. Север-

ные окраины европейской части СССР и в особенности азиатской, где так много лесных богатств, различных ископаемых, где лучшие охотничьи районы – почти недоступны освоению ввиду затруднений с овощеводством и вообще с растениеводством. Там наш препарат откроет совершенно новые возможности. Теперь мы сможем и там воздвигать индустриальные центры, иметь там постоянные кадры рабочих и служащих. Немаловажное значение это будет иметь и в том случае, если нам вдруг придется перейти на некоторых окраинах на сухари и консервы – мы и в этом случае предохраним себя от заболеваний.

В заключение скажу, что договорился с Л. Н. Федоровым о проверке действия этого препарата на человека. Кстати, «Дальзолото» отправляет изыскательскую партию на Дальний Восток на два года. Думаю, приготовить для них наш препарат – это будет лучшее его апробирование.

2. Неожиданно наткнулись еще на одну замечательную вещь. В науке до сих пор существовало убеждение, что при подсыхании млечного сока опийного мака (т. е. при добывании опия) происходит увеличение в опии количества морфия – главного и особо важного алкалоида. Мы думали, что если это действительно так, то отчего не изучить этот процесс. Может быть, искусственно удастся увеличить эту прибавку и тем повысить урожайность по морфию. Начали работу, и что же оказалось: а) при подсыхании млечного сока не только не увеличивается количество морфия, но уменьшается примерно в два раза. Это означает, что при современных методах добычи опия мы теряем 50% морфия. Тутто и пришлось нам поработать. Мы поставили сотни опытов, которые имели целью установить, каким образом задержать процесс распада морфия. И мы нашли способ. Он прост до чрезвычайности. Он не потребует никаких дополнительных затрат – вернее, затраты выразятся в 2-3 коп. на кило млечного сока.

Я написал об этом т. Розенгольцу, наркому внешней торговли (ведь этот продукт является важной статьей нашего экспорта) и предложил в 1934 году при уборке урожая применить наш способ в широком масштабе. Ответа пока не получил, но не сомневаюсь, что мы его применим» (Archive of A.M. Gorky..., PTL-11-21-1).

Этот фрагмент, перепечатанный на машинке, Горький отправил И. В. Сталину в январе 1934 г. вместе со своим письмом, где отмечал: «Сообщаю Вам письмо химика Нилова, очень скромного человека и серьезнейшего научного работника» (RGASPI. F. 558, inventory 11, file 720, doc. 1, list 1-4). Этот документ сохранился в архиве поступлений Сталина в Российском государственном архиве социально-политической истории (Москва). Глава советского государства тоже прочел письмо Нилова очень внимательно: оно пестрит сталинскими пометками. Особенно отмечены фразы, касающиеся практического использования препарата («метод готов для промышленного изготовления»), фамилия народного комиссара внешней торговли А. П. Розенгольца, информация о договоренности с директором Всесоюзного института экспериментальной медицины Л. Н. Федоровым и др. Таким образом, о достижениях и нуждах крымского биохимика при посредничестве Горького стало известно первому лицу государства.

Нилов в своем письме вскользь говорил о том, насколько острый был вопрос о витамине С в начале 1930-х гг. Действительно, впервые в чистом виде вещество было выделено в 1928 г. венгерско-американским

химиком А. Сент-Дьерди, будущим нобелевским лауреатом, а в 1932 г. было доказано, что именно отсутствие аскорбиновой кислоты в пище человека вызывает цингу. Уже через год Т. Рейхштейн в швейцарской лаборатории сумел синтезировать этот витамин. Все это происходило в условиях жесточайшей конкуренции, которая вылилась в настоящий скандал между учеными, оспарившими первенство в открытии вещества. Учитывая все это, можно утверждать, что достижения крымской биохимической лаборатории были действительно серьезными.

Каковы были результаты этого обращения Нилова? Прямые указания насчет Никитского ботанического сада, исследований витамина С или самого автора письма в архиве Сталина отсутствуют. Это не исключает, однако, что подобные распоряжения могли быть отданы Сталиным лично, поскольку определенные шаги в этих направлениях были предприняты.

В своем отчетном докладе на XVII съезде ВКП(б) 26 января 1934 г. И. В. Сталин говорил об освоении северных территорий СССР и о трудностях сельского хозяйства в этих регионах. Эта речь, в которой косвенно цитировались слова Нилова, прозвучала буквально в дни получения горьковского письма.

Через несколько месяцев, в июне 1934 г., состоялась Первая всесоюзная конференция по витаминам. Василий Нилов на этой конференции не выступал, зато открывал сессию его руководитель и покровитель Н. И. Вавилов. Газета «Известия» писала по этому случаю: «Ряд докладов выявил большую работу по витаминам, проделанную в советских лабораториях за последние полтора года, в частности, по выяснению наших витаминных ресурсов, выявлению потребности в витаминах и путей удовлетворения этой потребности в животноводстве, получению концентратов и синтетических препаратов витаминов. На конференции было принято решение об установлении единообразной методики работы с витаминами в лабораториях Союза, об организации приготовления в полузаводских условиях концентратов витаминов В, С и D, вынесен ряд решений по организационным вопросам» (Ivanov, 1934, p. 3). Как и всё в стране, эти исследования были унифицированы и централизованы. Позднее, в 1936 г., в советской прессе сообщалось: «Крупное открытие сделала группа научных работников микробиологической лаборатории Химического института Ленинградского университета и витаминной лаборатории Института растениеводства. Этой группой открыт химический синтез витамина С. До сих пор витаминный препарат С добывался из растений. Витамин С, полученный синтетическим путем, испытывался на животных и дал прекрасные результаты. Работой, которая проводилась по указанию наркома пищевой промышленности Т. Микояна, руководили академик Фаворский и проф. Иванов» (News of the USSR..., 1934, p. 2). Фамилия Нилова в связи с витамином С больше не упоминалась.

В. И. Нилов продолжал активную работу в нескольких учреждениях, в 1934 г. защитил докторскую диссертацию на тему «Закономерности в химической изменчивости растений», под руководством Н. И. Вавилова открыл лабораторию специфического синтеза в растениях, заведовал лабораторией во Всесоюзном институте растениеводства в Ленинграде, принимал активное участие в организации Института эфиромасличных культур в Москве и в закладке эфиромасличных совхозов- заводов в Крыму и в Абхазии, а также продолжал работу в Никитском ботаническом саду.

В одном из писем, направленных руководству сада, Н. И. Вавилов писал о подразделениях, которыми руководил Нилов: «На меня, как раньше, так и теперь, очень благоприятное впечатление производит работа по эфиромасличным растениям и биохимическая лаборатория. Их надо всемерно поддержать и развивать их работу. Эта работа нужна стране» (Круцкова, 2011, p. 204).

Однако в 1935 г. произошли события, едва не сломавшие жизнь выдающегося ученого-биохимика. В партком ВИР поступило письмо сотрудника С. М. Прокошева с резкой критикой В. И. Нилова, а именно его принципов подбора сотрудников для работы в лаборатории. Н. И. Вавилов, над которым тоже сгущались тучи (с 1934 г. его не выпускали за рубеж, а празднование 10-летия ВИР было отменено), вынужден был вступиться за Нилова и 11 октября 1935 г. написал ему осторожное письмо: «Дорогой Василий Иванович! Нам надо было бы с Вами повидаться и выяснить, что нужно сделать для того, чтобы работу поставить так, чтобы Вы могли работать спокойно, вовсю. Вам известно мое к Вам отношение. Работу мы Вашу ценим и хотели бы, чтобы Вы спокойно и широко работали <...> События, которые имели место последние месяцы, для меня явились неожиданными <...> По существу дела, думаю, что имея центральную лабораторию в Ленинграде, на данное время более компактную, поскольку имели место события и поскольку нужно вас оградить от повторения таковых, в Никитском саду вы развертывайте большую работу <...> Вы должны сделать еще очень много, и биохимию культурных растений надо поставить на ноги. Для этого простор вам дается более чем достаточный, и я думаю, что мы можем устранить недоразумения, которые создались» (N.I. Vavilov..., 1987, p. 297–298). Другими словами, в письме Вавилов давал настоятельный совет оставаться в Крыму и продолжать основные, уже признанные исследования.

В. И. Нилов воспользовался советом академика Вавилова. Сосредоточившись на исследовании эфиромасличных растений, он достиг больших успехов, много публиковался, участвовал в масштабном труде «Биохимия культурных растений», в котором полностью редактировал шестой том, посвященный эфиромасличным культурам (Nilov, 1938). Однако о его экспериментах по синтезу витамина С не осталось никаких сведений ни в научной библиотеке Никитского ботанического сада, ни во Всесоюзном научно-исследовательском институте виноградарства и виноделия «Магарач», куда В. И. Нилов перешел работать в 1941 г. Впрочем, его коллега Н. В. Ковалев в своих воспоминаниях писал, что работы Нилова «носили секретный характер» (Archive of A.M. Gorky..., MoG-6-18-1), так что, вероятно, эта информация могла быть уничтожена. В «Магараче» ученый также смог проявить свой талант: он был заместителем директора по научной работе, заведовал отделом химии виноделия, стал автором многочисленных патентов на изобретения, статей и книг. Под руководством Нилова за все время его научной карьеры защищили кандидатские и докторские диссертации 14 человек.

Что касается Никитского ботанического сада, то его судьба тоже изменилась. В середине 1934 г. на пост директора был поставлен предпримчивый В. Д. Абаев, который вывел Никитский сад из подчинения ВИР и организовал глобальную реконструкцию. Саду сразу было выделено 500 тыс. рублей сверх обычного бюджета, а в 1935 г. начата перестройка основных зданий

(Keller, 1936). В 1934 и 1935 г. Никитский сад посетили члены ЦК ВКП(б) В. В. Куйбышев и В. М. Молотов. Последнего стали считать покровителем сада, имя его было в названии учреждения с 1935 по 1957 г.

Однако в стремительности этих перемен чувствуется рука Горького, который всегда старался помочь талантливым ученым, учреждениям науки и культуры. Нилов писал: «Очень благодарен о Ваших заботах о Саде» (Archive of A.M. Gorky..., PTL-11-21-1). Возможно, писатель обратил внимание высокопоставленных партийных работников на нужды Никитского сада, на проблему с его руководством, на недостаток финансирования во время какой-то личной встречи. Надо сказать, что научной жизнью сада Горький интересовался и ранее, посещал его еще в 1900-е гг.; в его личной библиотеке сохранилось более 20 изданий, связанных с этим местом. Судя по этим материалам, он продолжал поддерживать отношения с Никитским садом и после описанного эпизода. Так, в 1934 г. руководитель отдела дендрологии А. В. Болотов подарил ему «Путеводитель по Никитскому Саду» с дарственной надписью «Скромный дар научного работника великому писателю», а 12 февраля 1936 г., в последний приезд Горького в Тесели, директор В. Д. Абаев привез ему книгу «Реконструкция «Зеленой сокровищницы» СССР» (Ялта, 1935) – подробный план обновления Сада (A.M. Gorky's personal library..., 1981, р. 346).

Описанный сюжет представляет неизученную страницу истории Всесоюзного института растениеводства, возвращает в научное поле имя выдающегося ученого В. И. Нилова, а также является еще одним штрихом к портрету писателя М. Горького, авторитет которого превратил его в некую институцию, на которую могли уповать люди самого разного положения и сферы деятельности, через которую письмо талантливого, но «очень скромного» ученого могло достигнуть главы государства.

Выражаю глубокую благодарность за помощь в разыске материалов редактору ФГБУН «ВНИИВиВ «Магарач» РАН» Анне Ивановне Клепайлой и ученому секретарю ФГБУН «НБС-ННЦ» Татьяне Сергеевне Науменко.

I express my deep gratitude for the help in my search for materials to Anna I. Klepaloi, editor of the Russian National Research Institute of Viticulture and Winemaking “Magarach” of the RAS, and Tatyana S. Naumenko, Scientific Secretary of the Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center of the RAS.

References / Литература

- A.M. Gorky's personal library in Moscow. Description (Lichnaya biblioteka A.M. Gorkogo v Moskve. Opisanie). Moscow; 1981. [in Russian] (Литературная библиотека А.М. Горького: Описание. Москва; 1981).
 Archive of A.M. Gorky (Arkhiv A.M. Gorkogo). Moscow. KG-uch-6-25-1. [in Russian] (Архив А.М. Горького.

- Москва. КГ-уч-6-25-1).
 Archive of A.M. Gorky (Arkhiv A.M. Gorkogo). Moscow. MoG-6-18-1. [in Russian] (Архив А.М. Горького. Москва. МоГ-6-18-1).
 Archive of A.M. Gorky (Arkhiv A.M. Gorkogo). Moscow. PTL-11-21-1. [in Russian] (Архив А.М. Горького. Москва. ПТЛ-11-21-1).
 Davydova I.I. Next to Gorky. *Russkaya literatura i zhurnalistika v dvizhenii vremeni = Russian Literature and Journalism in the Movement of Time*. 2016;1:235-256. [in Russian] (Давыдова И.И. Рядом с Горьким. *Русская литература и журналистика в движении времени*. 2016;1: 235-256).
 Gorky M. The complete collected works. Letters in 24 volumes. Vol. 11 (Polnoye sobraniye sochineniy. Pisma v 24 tomakh. T. 11). Moscow: Nauka; 2004. [in Russian] (Горький М. Полное собрание сочинений. Письма в 24 томах. Т. 11. Москва: Наука; 2004).
 Ivanov N. The first USSR conference on vitamins (Pervaya vsesoyuznaya konferentsiya po vitaminam). *Izvestiya TsIK SSSR i VTSIK = News of the USSR Central Executive Committee and the All-Russian Executive Committee. No. 135*, June 11, 1934. [in Russian]. (Иванов Н. Первая всесоюзная конференция по витаминам. *Известия ЦИК СССР и ВЦИК*. № 135, 11 июня 1934 г.).
 Keller B.A. Nikita Botanical Gardens and their reconstruction (Nikitskiy botanicheskiy sad i yego rekonstruktsiya). *Sovetskaya botanika = Soviet Botany*. 1936;(1):110. [in Russian] (Келлер Б.А. Никитский ботанический сад и его реконструкция. *Советская ботаника*. 1936;(1):110).
 Kryukova I. Nikita Botanical Gardens. History and fortunes (Nikitskiy botanicheskiy sad. Istorija i sudby). Simferopol; 2011. [in Russian] (Крюкова И. Никитский ботанический сад: История и судьбы. Симферополь; 2011).
 N.I. Vavilov: From the epistolary heritage 1929–1940 (N.I. Vavilov: Iz epistolyarnogo naslediya 1929–1940). Moscow; Leningrad; 1987. [in Russian] (Н.И. Вавилов: Из эпистолярного наследия 1929–1940. Москва; Ленинград; 1987).
 News of the USSR Central Executive Committee and the All-Russian Executive Committee (Izvestiya TsIK SSSR i VTSIK). January 18, 1936;(16). [in Russian] (Известия ЦИК СССР и ВЦИК. № 16, 18 января 1936 г.).
 Nilov V.I. (ed.). Biochemistry of cultivated plants: Vol. 6. Essential oil plants (Biokhimiya kulturnykh rasteniy. T. 6. Efirno-maslichnye rasteniya). Moscow; Leningrad: Selkhozgiz; 1938. [in Russian] (Биохимия культурных растений. Т. 6. Эфирно-масличные растения / под ред. В.И. Нилова. Москва; Ленинград: Сельхозгиз; 1938).
 RGASPI. F. 558, inventory 11, file 720, doc. 1, list 1-4. [in Russian] (РГАСПИ. Ф. 558, оп. 11, д. 720, док. 1, лл. 1-4).
 Spiridonova L.A. From I.M. Koshenkov's reminiscences about Gorky (Iz vospominanii I.M. Koshenkova o Gorkom). In: *Gorky. Unknown pages of history (Gorkiy. Neizvestnye stranitsy istorii)*. Moscow; 2014. p. 15-52. [in Russian] (Спиридонова Л.А. Из воспоминаний И.М. Кошенкова о Горьком. В кн.: *Горький. Неизвестные страницы истории*. Москва; 2014. С.15-52).
 Vul R. Gorky in Crimea (Gorky v Krymu). Simferopol; 1961. [in Russian] (Вуль Р. Горький в Крыму. Симферополь; 1961).

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

Плотникова А.Г. В. И. Нилов – «очень скромный человек и серьезнейший научный работник» (об одном комментарии в письме М. Горького И. В. Сталину). Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2020;181(4):222-227. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-4-222-227

Plotnikova A.G. V. I. Nilov is "a very modest man and an exceptionally serious scientist" (concerning one comment in M. Gorky's letter to I. V. Stalin). Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding. 2020;181(4):222-227. DOI:10.30901/2227-8834-2020-4-222-227

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/10.30901/2227-8834-2020-4-222-227>

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 / The author approved the manuscript

Конфликт интересов отсутствует / No conflict of interest

ORCID

Plotnikova A.G. <https://orcid.org/0000-0003-1866-0608>

Научное издание:

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, ТОМ 181, ВЫПУСК 4**

Научный редактор: *Е. А. Соколова*

Корректор: *А. Г. Крылов*

Компьютерная верстка: *А. В. Иванов*

Подписано в печать 31.12.2020. Формат бумаги 70×100 $1/8$

Бумага офсетная. Печать офсетная

Печ. л. 28,5. Тираж 300 экз. Зак. 2001/21

Сектор редакционно-издательской деятельности ВИР

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

ИП Юшкевич Галина Викторовна

Санкт-Петербург, Альпийский пер., д. 45

