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

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, том 186 выпуск 1

(основаны Р. Э. Регелем в 1908 г.)

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2025

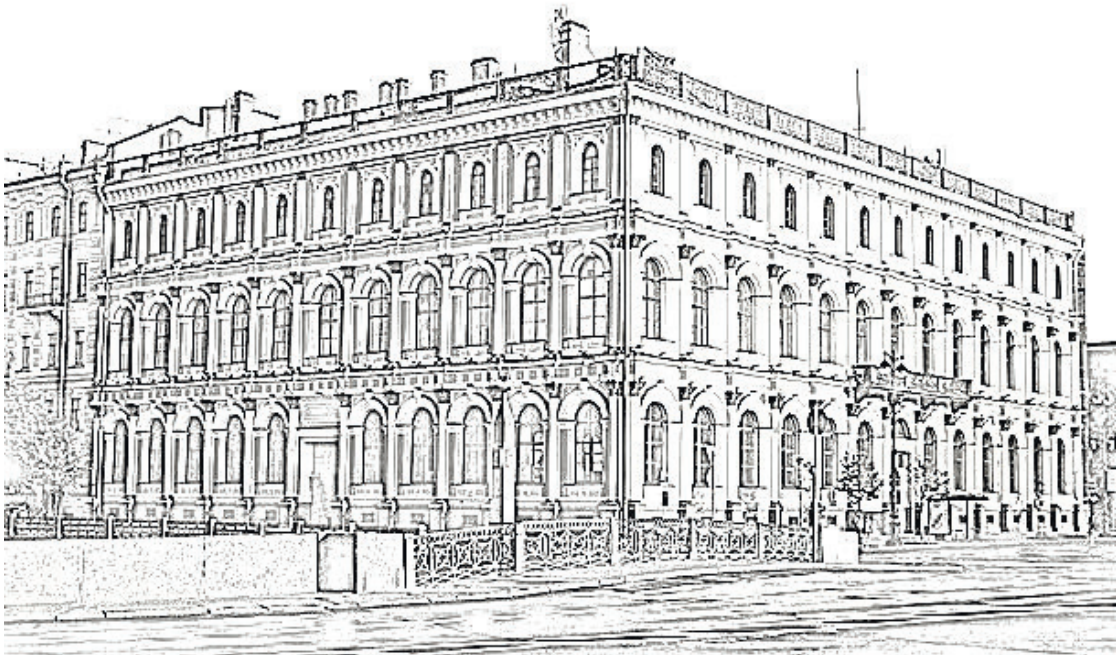
PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY, GENETICS AND BREEDING, vol. 186 issue 1

(founded by Robert Regel in 1908)

ST. PETERSBURG
2025

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

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



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

Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции

2025 Том 186 выпуск 1

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1
https://elpub.vir.nw.ru

Научный рецензируемый журнал
Издается с 1908 г.

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

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

Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding

2025 Volume 186 issue 1

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1
https://elpub.vir.nw.ru

Scientific Peer-Reviewed Journal
Founded in 1908

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

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

Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции / Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова. Санкт-Петербург : ВИР, 2025. Т. 186, вып. 1. 258 с.

В условиях Центрально-Черноземного региона дана оценка потребительских качеств плодов алычи отечественной и зарубежной селекции. Установлено влияние цинка и меди на характеристики роста, урожайность, состав эфирного масла и антимикробные свойства *Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*, выращиваемого во Вьетнаме. Выявлены особенности прорастания семян гороха под действием мицелиально-субстратного экстракта вешенки. Исследованы адаптивность, пластичность и стабильность урожайности голозерного ячменя в Московской области. С помощью БИК-спектроскопии проведена экспресс-оценка биохимических показателей хозяйственной ценности образцов семян амаранта из коллекции ВИР. Изучено качество семян кок-сагыза в условиях Харбина. Рекомендованы морфологические признаки листа зизифуса для сортовой идентификации. Подобран исходный материал и разработаны агротехнические приемы возделывания вигны в целях бесперебойного получения овощной продукции для перерабатывающих предприятий. Проведено фенотипирование образцов гуара из коллекции ВИР в условиях полива и искусственной засухи в Волгоградской области. Рассмотрено влияние погодных факторов на элементы семенной продуктивности гороха при репродукции коллекции ВИР на Адлерской опытной станции. В камере искусственного климата проанализированы компоненты зимостойкости образцов рода *Fragaria* L. с разным феноритмотипом. Отслежено наследование высокого содержания стеариновой кислоты в масле семян подсолнечника. Проведен молекулярный скрининг сортов и отборных форм смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина по устойчивости к почковому клещу. Дана оценка сроков распускания почек у сортов и селекционных форм ореха грецкого из генофонда Краснодарского края и проведена валидация SSR-маркеров QTL данного признака. На примере результатов самоопыления и перекрестного опыления гречихи подвергнуты научному рассмотрению вопросы эволюции растений от перекрестного опыления к самоопылению. Проведен анализ генетического контроля признака алюмоустойчивости у образцов ярового ячменя. Освещены вопросы экстракции биологически активных соединений и исследования антиоксидантных свойств марокканских линий овса. Изучен полиморфизм гена *CslF6*, ассоциированного с биосинтезом β-D-глюканов, у образцов диплоидного овса *Avena strigosa* Schreb. коллекции ВИР. Охарактеризована устойчивость сортов алычи селекции Майкопской опытной станции ВИР к грибным болезням. Представлен обзор актуальной информации о достижениях в области изучения генома львиного зева (*Antirrhinum majus* L.). Обсуждаются современные методы идентификации гибридов в семействе Rosaceae на примере ежевики. Обобщены и систематизированы данные о молекулярно-генетических процессах, определяющих окраску цветка и семян у льна.
Для ресурсоведов, ботаников, генетиков, селекционеров, преподавателей вузов биологического и сельскохозяйственного профиля.

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

Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding / N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources. St. Petersburg : VIR, 2025. Vol. 186, iss. 1. 258 p.

Domestic and foreign cherry plum cultivars have been assessed for the consumer qualities of their fruits in the Central Black Earth Region. Zinc and copper have been analyzed for their effect on the growth characteristics, yield, essential oil composition, and antimicrobial properties of *Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora* cultivated in Vietnam. Pea seed germination has been found to be affected by an extract from the mycelium substrate for oyster mushroom cultivation. Hulless barley has been tested for adaptability, plasticity, and yield stability in Moscow Province. NIR spectroscopy has been used for rapid assessment of biochemical indicators of agronomic value in amaranth seed accessions from the VIR collection. Quality of kok-saghyz seeds has been evaluated under the conditions of Harbin. Morphological characteristics of Chinese jujube leaves are recommended for varietal identification. Source material and agricultural practices for cowpea cultivation have been selected to ensure uninterrupted production of vegetables for food processing enterprises. Guar accessions from the VIR collection have undergone phenotyping under irrigation and artificial drought conditions in Volgograd Province. The effect of weather factors on seed productivity components has been assessed in pea accessions from VIR during their reproduction at Adler Experiment Station. Winter hardiness components in *Fragaria* L. accessions with different phenorhythmotypes have been analyzed in an artificial climate chamber. Inheritance of high stearic acid content has been traced in sunflower seed oil. Black currant cultivars and selected forms developed at the I.V. Michurin Center have undergone molecular screening for resistance to gall mite. The budbreak timing has been evaluated in walnut cultivars and breeding forms among the Kuban germplasm, and the trait-related SSR-markers have been validated. Self-pollination and cross-pollination of buckwheat have been researched to clarify the issues of plant evolution from outcrossing toward selfing. Genetic control of the aluminum resistance trait has been analyzed in spring barley accessions. Extraction techniques for bioactive compounds have been explored and antioxidant properties investigated in Moroccan oat lines. Polymorphism of the *Cslf6* gene associated with β-D-glucan biosynthesis has been studied in diploid oat accessions of *Avena strigosa* Schreb. from the VIR collection. Cherry plum cultivars developed at Maikop Experiment Station of VIR have been characterized for their resistance to fungal diseases. Achievements in studying the genome of snapdragon (*Antirrhinum majus* L.) are retrospectively reviewed. A case study of blackberry is used to discuss current methods for identifying plant hybrids within the Rosaceae family. The data on molecular and genetic processes determining pigmentation in flax flowers and seeds are summarized and systematized.

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

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

СОДЕРЖАНИЕ

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Богданов Р.Е.
Оценка потребительских качеств плодов алычи 9

Гианг Т.В., Хуен Ч.Т., Хуен Л.Т.Т., Лан В.Н.
Влияние цинка и меди на характеристики роста, урожайность, состав эфирного масла и антимикробные свойства тайского базилика (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*), выращиваемого во Вьетнаме 17

Тарасов С.С., Михалев Е.В., Крутова Е.К., Предеина И.В.
Особенности прорастания семян гороха под действием мицелиально-субстратного экстракта вешенки 27

Тетянников Н.В.
Адаптивность, пластичность и стабильность урожайности голозерного ячменя 38

Шеленга Т.В., Соловьева А.Е., Соколова Д.В., Васипов В.В., Смоленская А.Е., Попов В.С.
Экспресс-оценка биохимических показателей хозяйственной ценности образцов семян амаранта из коллекции ВИР с помощью БИК-спектроскопии 52

Шень Г., Чжоу Л., Чжэн Ф., Юй Ч., Ян И., Чжан В., Конькова Н.Г.
Изучение качества семян русского одуванчика 61

Шишова Т.В.
Морфологические признаки листа зизифуса в связи с сортовой идентификацией 71

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Бурляева М.О., Гуркина М.В., Крылова Е.А., Ухатова Ю.В.
Подбор исходного материала и агротехнических приемов возделывания вигны в целях бесперебойного получения овощной продукции для перерабатывающих предприятий 80

Вишнякова М.А., Дзюбенко Е.А., Кочерина Н.В., Агаханов М.М., Шаухаров Р.А.
Фенотипирование образцов гуара из коллекции ВИР в условиях полива и искусственной засухи в Волгоградской области 93

Семенова Е.В., Новикова Л.Ю., Бойко А.П., Вишнякова М.А.
Влияние погодных факторов на элементы семенной продуктивности гороха при репродукции коллекции ВИР на Адлерской опытной станции 106

Харченко А.А., Новикова Л.Ю.
Сравнение компонентов зимостойкости образцов рода *Fragaria* L. с разным феноритмотипом в камере искусственного климата 121

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Фесенко А.Н., Фесенко И.Н.
Завязи с разным уровнем гетерозиготности генотипов имеют равные шансы достичь зрелости на растении гречихи: является ли это основным условием для начала эволюции самоопыления? 131

Демурин Я.Н., Чебанова Ю.В., Земцева Т.А., Киров И.В.
Наследование высокого содержания стеариновой кислоты в масле семян подсолнечника 139

Лыжин А.С., Жидехина Т.В.
Молекулярный скрининг сортов и отборных форм смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина по устойчивости к почковому клещу 148

Супрун И.И., Аль-Накиб Е.А., Степанов И.В., Лободина Е.В., Щеглов С.Н.
Оценка сроков распускания почек у сортов и селекционных форм ореха грецкого из генофонда Краснодарского края и валидация SSR-маркеров QTL данного признака 158

Яковлева О.В.
Генетический контроль признака алюмоустойчивости у образцов ярового ячменя 170

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

Манзали Р., Туил С., Дуаик А., Ауссар Н., Буксаим М., Саиди Н.
Оценка методов экстракции биологически активных соединений и исследование антиоксидантных свойств марокканских линий овса 177

Швачко Н.А., Семилет Т.В., Попов В.С., Блинова Е.В., Лоскутов И.Г.
Изучение полиморфизма гена *CslF6*, ассоциированного с биосинтезом β-D-глюканов, у образцов диплоидного овса *Avena strigosa* Schreb. коллекции ВИР 191

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Шерстобитов В.В., Колесова М.А.
Устойчивость сортов алычи селекции Майкопской опытной станции ВИР к грибным болезням 202

ОБЗОРЫ

Барабанов И.В., Васильева М.В., Анисимова И.Н., Рахмангулов Р.С.
Львиный зев (*Antirrhinum majus* L.): ретроспектива современной селекции 210

Журавлев И.Ю., Меньков М.Т., Маркова Е.Н., Добаркина Н.А., Евлаш А.Я., Шипилина Л.Ю., Розанов А.С.
Современные методы идентификации гибридов на примере ежевики 224

Слободкина А.А., Павлов А.В., Пороховинова Е.А.
Ген *f3'5'h (d)* розовой окраски цветка льна – представитель семейства CYP75 класса генов CYP450: от функции класса до функции гена 242

CONTENTS

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Bogdanov R.E.
Assessment of the consumer qualities in cherry plum fruits 9

Giang T.V., Huyen T.T., Huyen L.T.T., Lan V.N.
Effect of zinc and copper on the growth characteristics, yield, essential oil composition, and antimicrobial properties of Thai basil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*) cultivated in Vietnam 17

Tarasov S.S., Mikhalev E.V., Krutova E.K., Predeina I.V.
Features of pea seed germination under the effect of an extract from the mycelium substrate for oyster mushroom cultivation 27

Tetyannikov N.V.
Adaptability, plasticity, and yield stability in hulless barley 38

Shelenga T.V., Solovyeva A.E., Sokolova D.V., Vasipov V.V., Smolenskaya A.E., Popov V.S.
Rapid assessment of biochemical indicators of agronomic value in amaranth seed accessions from the VIR collection using NIR spectroscopy 52

Shen G., Zhou L., Zheng F., Yu Z., Yang Y., Zhang W., Kon'kova N.G.
Study on seed quality testing of Russian dandelion 61

Shishova T.V.
Morphological characteristics of Chinese jujube leaves in connection with varietal identification 71

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

Burlyaeva M.O., Gurkina M.V., Krylova E.A., Ukhatova Yu.V.
Selection of source material and agricultural practices for cowpea cultivation in order to ensure uninterrupted production of vegetables for food processing enterprises 80

Vishnyakova M.A., Dzyubenko E.A., Kocherina N.V., Agakhanov M.M., Shaukharov R.A.
Phenotyping of guar accessions from the VIR collection under irrigation and artificial drought conditions in Volgograd Province 93

Semenova E.V., Novikova L.Yu., Boyko A.P., Vishnyakova M.A.
The effect of weather factors on seed productivity components in pea accessions from VIR during their reproduction at Adler Experiment Station 106

Kharchenko A.A., Novikova L.Yu.
Comparison of winter hardiness components in *Fragaria* L. accessions with different phenorhythmotypes in an artificial climate chamber 121

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Fesenko A.N., Fesenko I.N.
Ovaries with different heterozygosity levels of their genotypes have equal chances to reach maturity on a buckwheat plant: Is it the main condition for the start of the evolution toward selfing? 131

Demurin Ya.N., Chebanova Yu.V., Zemtseva T.A., Kirov I.V.
Inheritance of high stearic acid content in sunflower seed oil 139

Lyzhin A.S., Zhidekhina T.V.
Molecular screening of black currant cultivars and selected forms developed at the I.V. Michurin Federal Scientific Center for resistance to gall mite 148

Suprun I. I., Al-Nakib E.A., Stepanov I.V., Lobodina E.V., Shcheglov S.N.
Evaluation of the budbreak timing in walnut cultivars and breeding forms among the Kuban germplasm, and validation of the trait-related SSR-markers 158

Yakovleva O.V.
Genetic control of the aluminum resistance trait in barley hybrids 170

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

Manzali R., Touil S., Douaik A., Aoussar N., Bouksaim M., Saidi N.
Exploring extraction techniques for bioactive compounds, and investigating antioxidant properties in Moroccan oat lines 177

Shvachko N.A., Semilet T.V., Popov V.S., Blinova E.V., Loskutov I.G.
Studing polymorphism of the gene *CslF6* associated with *β*-D-glucan biosynthesis in diploid oat accessions of *Avena strigosa* Schreb. from the VIR collection 191

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Sherstobitov V.V., Kolesova M.A.
Resistance of cherry plum cultivars developed at Maikop Experiment Station of VIR to fungal diseases 202

SURVEYS

Barabanov I.V., Vasilieva M.V., Anisimova I.N., Rakhmangulov R.S.
Snapdragon (*Antirrhinum majus* L.): a retrospective review of contemporary breeding 210

Zhuravlev I.Yu., Menkov M.T., Markova E.N., Dobarkina N.A., Evlash A.Ya., Shipilina L.Yu., Rozanov A.S.
Current methods for hybrid plant identification: a case study of blackberry 224

Slobodkina A.A., Pavlov A.V., Porokhovinova E.A.
The *f3'5'h (d)* gene for pink coloring of flax flowers is a member of the CYP75 family within the CYP450 gene class: from class function to gene function 242

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 634.226
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-9-16

Оценка потребительских качеств плодов алычи

Р. Е. Богданов

Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, Мичуринск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Роман Евгеньевич Богданов, vniigispr3@yandex.ru

Актуальность. Алыча приобретает все большую популярность у садоводов-любителей. Растения данной культуры характеризуются такими положительными качествами, как раннее вступление в плодоношение, высокая потенциальная продуктивность, ежегодная закладка генеративных органов. Данная культура позволяет существенно разнообразить ассортимент свежих плодов.
Материал и методы. Целью исследований являлось изучение потребительских качеств 9 сортов алычи отечественной и зарубежной селекции. В качестве контроля использовали районированный в Центрально-Черноземном регионе сорт 'Кубанская Комета'. Взвешивание проводили на лабораторных весах AND EJ-6100. Для анализа накопления растворимых сухих веществ применяли полевой рефрактометр MT-032ATC. Статистическую обработку данных осуществляли с применением компьютерных программ Microsoft Excel 2007, Statistica 10.
Результаты и заключение. Выделены крупноплодные сорта 'Кубанская Комета', 'Злато Скифов', 'Сонейка', 'Принцесса' со средней массой более 26 г. Низкая массовая доля косточки в плоде (менее 5%) отмечена у сортов 'Кубанская Комета', 'Злато Скифов', 'Сонейка', 'Принцесса'. Отделяющейся косточкой характеризовался сорт 'Карминная Жукова'. Сильная сочность мякоти отмечена у сортов 'Сонейка', 'Злато Скифов', 'Принцесса', 'Солнечная', 'Ранняя Розовая'. Высокое накопление растворимых сухих веществ (более 14%) выявлено у сорта 'Сонейка'. Темную окраску и привлекательный внешний вид плодов сочетали сорта 'Принцесса', 'Карминная Жукова', 'Кубанская Комета'. Высокими вкусовыми качествами плодов (дегустационная оценка – 4,5 балла) характеризовались сорта 'Кубанская Комета', 'Сонейка'. В Центрально-Черноземном регионе сочетание высоких потребительских качеств плодов отмечено у сортов 'Кубанская Комета', 'Сонейка', 'Злато Скифов', 'Принцесса'.

Ключевые слова: генофонд, масса плода, сочность мякоти, растворимые сухие вещества, вкусовые качества

Благодарности: исследование выполнено в рамках государственного задания Федерального научного центра имени И.В. Мичурина по теме FGSU-2022-0001 «Провести скрининг генетических ресурсов культурных растений, диких видов и их производных с целью формирования исследовательско-селекционных коллекций садовых культур. Выявить вариабельность экономически важных и селекционно значимых признаков, выделить перспективные для дальнейшего использования генотипы».
Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Богданов Р.Е. Оценка потребительских качеств плодов алычи. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):9-16. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-9-16

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-9-16

Assessment of the consumer qualities in cherry plum fruits

Roman E. Bogdanov

I.V. Michurin Federal Scientific Center, Michurinsk, Russia

Corresponding author: Roman E. Bogdanov, vniigispr3@yandex.ru

Background. Cherry plum becomes increasingly popular among amateur gardeners. Plants of this fruit crop are characterized by such positive qualities as an early start of fruiting, high potential productivity, and annual formation of generative organs. This crop allows the users to significantly diversify the range of fresh fruits.
Material and methods. The objective was to analyze the properties and characteristics of nine cherry plum cultivars grown both in Russia and abroad. Cv. 'Kubanskaya Kometa' released in the Central Black Earth Region served as the control. Weighing was carried out on the AND EJ-6100 laboratory scales. Soluble dry substance (DS) accumulation was assessed on an MT-032 field refractometer. Statistical data processing was carried out using the Microsoft Excel 2007 and Statistica 10 software.
Results and conclusions. Large-fruited cvs. 'Kubanskaya Kometa', 'Zlato Skifov', 'Soneika' and 'Printsessa' were identified, with an average weight of more than 26 g. The stone content was the lowest in 'Kubanskaya Kometa', 'Zlato Skifov', 'Soneika' and 'Printsessa', with a percentage of less than 5%. 'Karminnaya Zhukova' was characterized by a detachable stone; 'Soneika', 'Zlato Skifov', 'Printsessa', 'Solnechnaya' and 'Alaya Rannyaya' showed high juiciness of fruits; 'Soneika' contained a high soluble DS amount (more than 14%). The fruits of 'Printsessa', 'Karminnaya Zhukova' and 'Kubanskaya Kometa' had dark color and attractive appearance. 'Kubanskaya Kometa' and 'Soneika' demonstrated high fruit taste qualities (scored 4.5 points). Cvs. 'Kubanskaya Kometa', 'Soneika', 'Zlato Skifov' and 'Printsessa' were identified for the combination of high consumer qualities in their fruits in the Central Black Earth Region.

Keywords: diversity, fruit weight, pulp juiciness, soluble dry substances, taste qualities

Acknowledgements: the research was carried out within the framework of the state task of the I.V. Michurin Federal Scientific Center, Topic FGSU-2022-0001 "To conduct screening among genetic resources of cultivated plants, wild species, and their derivatives in order to form collections of horticultural crops for research and breeding. To identify the variability of traits of economic importance and breeding value, and to identify genotypes promising for further utilization".
The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Bogdanov R.E. Assessment of the consumer qualities in cherry plum fruits. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):9-16. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-9-16

Введение

Фрукты являются незаменимым компонентом сбалансированного рациона человека. Они содержат комплекс важнейших биохимических соединений: углеводов, органических кислот, микроэлементов, биологически активных веществ, клетчатки. Учитывая возрастающую роль профилактического питания в сложившейся эпидемиологической обстановке, потребность в них будет оставаться высокой. В этой связи первостепенной задачей отрасли является обеспечение населения свежими плодами и в первую очередь – традиционно возделываемыми в стране культурами (Kulikov, Minakov, 2019).

В Российской Федерации эффективность культивирования плодовых культур, а также их породно-сортовой состав в значительной степени зависят от почвенно-климатических условий конкретного региона. В России под многолетними насаждениями занято 464,1 тыс. га, что составляет около 0,6% от общей посевной площади сельскохозяйственных культур (Results of the All-Russian…, 2018). В Центральном Черноземье наиболее распространенной в насаждениях культурой является яблоня домашняя (*Malus domestica* Borkh.). Под косточковыми культурами в садах региона занято 8254,9 га (13,49%). Следует отметить, что более 95% площади косточковых расположено в хозяйствах населения. В Центрально-Черноземном регионе традиционно выращиваются вишня обыкновенная (*Prunus cerasus* L.) и слива домашняя (*Prunus domestica* L.). В насаждениях также встречается и алыча (*Prunus cerasifera* Ehrh.). Однако она занимает площадь не более 243 га (Results of the All-Russian…, 2018). Существенно расширить ареал данной культуры возможно только при создании и активном внедрении перспективных сортов с высокими потребительскими качествами плодов.

Целью исследования являлась оценка потребительских качеств плодов алычи и выделение сортов как с комплексом признаков, так и с высоким проявлением отдельных признаков.

Материалы и методы

Проведено изучение потребительских качеств 9 сортов алычи отечественной и зарубежной селекции: ‘Алая Ранняя’, ‘Злато Скифов’, ‘Иволга’, ‘Карминная Жукова’, ‘Медовая’, ‘Принцесса’, ‘Ранняя Розовая’, ‘Солнечная’, ‘Сонейка’. Районированный в Центрально-Черноземном регионе сорт ‘Кубанская Комета’ использовали в качестве контроля. Происхождение исследованных сортов представлено в таблице 1.

Сорта оценивали в насаждениях первичного сортоизучения в 2019–2023 гг. Растения посажены в 2015 г. по схеме 6 × 3 м в количестве 20 растений каждого сорта. Повторность двукратная. Сад расположен на равнинном участке, окруженном по периметру лесозащитными полосами. Почва серая лесная, в механическом составе преобладает легкий суглинок. В междурядьях поддерживается черный пар.

Потребительские качества плодов оценивали по «Программе и методике сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (Sedov, Ogoltsova, 1999). Критериями являлись качественные признаки (внешний вид, форма, окраска, сочность мякоти), а также уровень проявления количественных признаков (средней массы, одномерности плода и косточки, массовой доли косточки) и дегустационная оценка. Взвешивание проводили на лабораторных весах AND EJ-6100. Для анализа накопления растворимых сухих веществ (РСВ) применяли полевой рефрактометр MT-032ATC. Статистическую обработку данных осуществляли с применением компьютерных программ Microsoft Excel 2007, Statistica 10.

Результаты и обсуждение

Алыча приобретает все бóльшую популярность у садоводов-любителей. Растения данной культуры характеризуются такими положительными качествами, как раннее вступление в плодоношение, высокая потенциальная продуктивность, ежегодная закладка генеративных

Таблица 1. Происхождение сортов алычи

Table 1. Origin of cherry plum cultivars

Сорт	Родительские формы	
	материнская	отцовская
‘Алая Ранняя’	‘Солнечная’	‘Красноплодная’
‘Злато Скифов’	Сеянец ‘Кубанской кометы’	
‘Иволга’	алыча № 161	‘Красноплодная’
‘Карминная Жукова’	‘Солнечная’	‘Красноплодная’
‘Кубанская Комета’ (контроль)	‘Скороплодная’	‘Пионерка’
‘Медовая’	‘Пионерка’	‘Солнечная’
‘Принцесса’	Сеянец ‘Аштаракской 1’	
‘Ранняя Розовая’	‘Солнечная’	*Prunus nigra* Ait.
‘Солнечная’	*Prunus cerasifera* Ehrh.	
‘Сонейка’	Мара	смесь пыльцы диплоидных сортов сливы

органов. В линейке сортов алычи существуют как раннеспелые формы, у которых созревание плодов совпадает с окончанием данной фенофазы у абрикоса, так и позднеспелые, достижение потребительской зрелости которых совпадает с началом плодоношения сливы домашней. Рациональный подбор сортов косточковых культур позволяет удовлетворить потребность в свежих плодах в течение длительного периода.

В результате планомерной селекционной работы отечественных и зарубежных селекционеров сортимент косточковых культур существенно расширился (Morozova, Simonov, 2019; Osipov et al., 2020; Safarov, Eremin, 2020; Borzykh et al., 2021). В условиях средней полосы России культивируются как местные, так и интродуцированные сорта. Ведется постоянная работа по совершенствованию существующего сортимента. Наряду с устойчивостью к абиотическим и биотическим стрессорам, большое внимание уделяется повышению качества плодов. Плоды изученных сортов алычи имели существенные различия по внешнему виду (табл. 2).

ния, с плавным сужением к верхушке. У контрольного сорта 'Кубанская Комета' форма плода овальная. Плод округлой формы отмечен у сортов 'Алая Ранняя', 'Иволга', 'Карминная Жукова', 'Медовая', 'Ранняя Розовая'. У сортов 'Алая Ранняя', 'Злато Скифов', 'Карминная Жукова', 'Кубанская Комета', 'Ранняя Розовая', 'Солнечная', 'Сонейка' косточка овальной формы (вид сбоку). Для сорта 'Принцесса' характерна косточка яйцевидной формы. У сортов 'Иволга' и 'Медовая' косточка округлой формы.

Хорошим внешним видом плодов (4,5 балла) характеризовались контрольный сорт 'Кубанская Комета' и сорт 'Принцесса'. Их плоды крупнее среднего размера, с интенсивной темной окраской по всей поверхности. Благодаря крупному размеру и ярко-желтой окраске внешний вид плодов у сортов 'Сонейка' и 'Злато Скифов' составил 4,3 балла. Сорт 'Карминная Жукова' сочетал однородную темную окраску и средний размер плодов (внешний вид – 4,2 балла). Плоды данного сорта, а также сортов 'Солнечная', 'Алая Ранняя', 'Ранняя Розовая', 'Иволга', 'Медовая' имели существенные отличия от контроля. У них отмечен удовлетворительный внешний вид (4,0 балла).

Таблица 2. Характеристика плодов новых сортов алычи (Мичуринск, 2019–2023 гг.)

Table 2. Fruit characteristics of new cherry plum cultivars (Michurinsk, 2019–2023)

Сорт	Окраска кожицы		Форма		Внешний вид, балл
	покровная	основная	плода	косточки (вид сбоку)	
'Принцесса '	темно-фиолетовая	красная	округло-овальная	яйцевидная	4,5
'Кубанская Комета' (контроль)	фиолетовая	красная	овальная	овальная	4,5
Сонейка	желтая	светло-желтая	округло-овальная	овальная	4,3
'Злато Скифов'	желтая	светло-желтая	округло-овальная	овальная	4,3
'Карминная Жукова'	темно-бордовая	красная	округлая	овальная	4,2
'Солнечная'	желтая	светло-желтая	округло-овальная	овальная	4,0
'Алая Ранняя'	светло-красная	желтая	округлая	овальная	4,0
'Ранняя Розовая'	красная	желтая	округлая	овальная	4,0
'Иволга'	желтая	зеленая	округлая	округлая	4,0
'Медовая'	желтая	светло-желтая	округлая	округлая	4,0
$НСР_{05}$					0,2

Для коммерческого сорта предпочтительна темная окраска, занимающая всю поверхность плода. Из изученных форм наиболее привлекательной темно-фиолетовой покровной окраской характеризовался сорт 'Принцесса' (рис. 1). Интенсивная темно-бордовая окраска плода характерна для сорта 'Карминная Жукова'. Контрольный сорт 'Кубанская Комета' также имел привлекательную фиолетовую окраску. У сортов 'Алая Ранняя' и 'Ранняя Розовая' покровная красная окраска занимала большую часть плода и гармонично сочеталась с основной желтой. Для остальных сортов характерна интенсивная желтая окраска плода (рис. 2).

Для сортов 'Злато Скифов', 'Принцесса', 'Солнечная', 'Сонейка' характерна округло-овальная форма плода (см. табл. 2). Наибольший диаметр плода находился у основа-

Наибольшей привлекательностью для потребителей пользуются плоды крупного размера. По массе плодов изученные сорта имели различия, что приведено в таблице 3.

Наибольшая масса плодов отмечена у контрольного сорта 'Кубанская Комета'. Ее величина составила в среднем 31,5 г. Данный показатель за годы исследований изменялся в средней степени, коэффициент вариации составил 17,36%. Крупным размером плодов (26,7–27,1 г) характеризовались сорта 'Принцесса', 'Злато Скифов', 'Сонейка'. Наибольшей стабильностью по годам обладали плоды сорта 'Принцесса' (Cv = 9,93%). У сортов 'Сонейка' и 'Злато Скифов' отмечено среднее значение коэффициента вариации, 11,56 и 19,89% соответственно.

Рис. 1. Плоды алычи сорта ‘Принцесса’, 2020 г. (фото В. В. Чивилева)
Fig. 1. Cherry plum fruits of cv. ‘Printsessa’, 2020 (photo by V. V. Chivilev)

Рис. 2. Плоды алычи сорта ‘Сонейка’, 2020 г. (фото Р. Е. Богданова)
Fig. 2. Cherry plum fruits of cv. ‘Soneika’, 2020 (photo by R. E. Bogdanov)

Таблица 3. Масса плода и косточки сортов алычи (Мичуринск, 2019–2023 гг.)
Table 3. Fruit and stone weight of cherry plum cultivars (Michurinsk, 2019–2023)

Сорт	Масса плода		Масса косточки, г		Массовая доля косточки, %
	M ± m, г	Cv, %	M ± m, г	Cv, %	
‘Кубанская Комета’ (контроль)	31,5 ± 1,73	17,36	1,4 ± 0,19	18,19	4,4
‘Злато Скифов’	27,1 ± 1,44	19,89	1,2 ± 0,11	25,23	4,4
‘Сонейка’	26,9 ± 0,94	11,56	1,2 ± 0,23	27,81	4,5
‘Принцесса’	26,7 ± 0,91	9,93	1,1 ± 0,15	18,23	4,1
‘Карминная Жукова’	20,1 ± 0,87	8,71	1,3 ± 0,21	26,38	6,5
‘Солнечная’	16,8 ± 1,10	18,69	1,2 ± 0,28	25,87	7,1
‘Иволга’	14,3 ± 0,71	15,24	1,1 ± 0,18	19,21	7,6
‘Медовая’	14,1 ± 0,83	16,83	1,1 ± 0,24	21,37	7,8
‘Ранняя Розовая’	12,7 ± 0,49	14,26	0,9 ± 0,17	19,67	7,1
‘Алая Ранняя’	10,6 ± 0,51	15,34	0,8 ± 0,13	18,01	7,5

Примечание: M – среднее арифметическое; m – ошибка среднего арифметического; Cv – коэффициент вариации
Note: M – arithmetic mean; m – error of the arithmetic mean; Cv – coefficient of variation

В группу со средним размером плодов вошли сорта ‘Солнечная’ и ‘Карминная Жукова’, у которых данный показатель составил 16,8 и 20,1 г соответственно. За годы исследований средняя масса плодов у сорта ‘Карминная Жукова’ изменялась незначительно (Cv = 8,71%). У сорта ‘Солнечная’ коэффициент вариации имел среднее значение (18,69%).

Сорта ‘Алая Ранняя’, ‘Ранняя Розовая’, ‘Медовая’ и ‘Иволга’ характеризовались мелкими плодами. Их размер варьировал от 10,6 до 14,3 г. Под воздействием погодных условий за годы исследования данный признак изменялся в средней степени. Коэффициент вариации в данной группе не превышал 20%.

Важной характеристикой при оценке плода является размер косточки и ее отношение к общей массе плода. Согласно данным, приведенным в таблице 2, наибольшей массой косточки характеризовался контрольный сорт ‘Кубанская Комета’. Наименьшие показатели данного признака отмечены у сортов ‘Алая Ранняя’ и ‘Ранняя Розовая’, у которых они составили 0,8 и 0,9 г соответственно. У остальных сортов масса косточки варьировала от 1,1 до 1,3 г.

За годы исследований масса косточки у контроля и сортов ‘Принцесса’, ‘Иволга’, ‘Ранняя Розовая’ и ‘Алая Ранняя’ варьировала в средней степени (Cv = 18,01–19,67). У сортов ‘Злато Скифов’, ‘Сонейка’, ‘Карминная Жукова’, ‘Солнечная’, ‘Медовая’ коэффициент вариации составил 21,37–27,81%. У сорта ‘Принцесса’ отмечено наименьшее соотношение массы косточки к массе плода (4,1%). У контроля ‘Кубанская комета’ и сортов ‘Злато Скифов’ и ‘Сонейка’ массовая доля косточки составила 4,4–4,5%. У остальных сортов данный показатель варьировал в пределах от 6,5% (‘Карминная Жукова’) до 7,8% (‘Медовая’). Следует отметить, что у сорта ‘Карминная Жукова’ косточка хорошо отделялась от мякоти. У контрольного сорта ‘Кубанская Комета’, а также у сортов ‘Сонейка’, ‘Злато Скифов’, ‘Принцесса’, ‘Солнечная’, ‘Иволга’, ‘Ранняя Розовая’, ‘Алая Ранняя’ косточка полуотделяющаяся. У сорта ‘Медовая’ косточка сросшаяся с мякотью.

Потребительские качества плодов также определяются сочетанием таких признаков, как окраска и сочность мякоти, вкус. Выраженность и количественная характеристика данных признаков представлена в таблице 4.

Для контрольного сорта ‘Кубанская Комета’, а также сортов ‘Сонейка’, ‘Злато Скифов’, ‘Принцесса’, ‘Карминная Жукова’ и ‘Ранняя Розовая’ характерна желтая окраска мякоти. У сортов ‘Медовая’ и ‘Солнечная’ мякоть плода имела светло-желтую окраску, а у ‘Алой ранней’ и ‘Иволги’ – янтарную.

Сильной сочностью мякоти выделялись сорта ‘Алая Ранняя’, ‘Сонейка’, ‘Злато Скифов’, ‘Принцесса’, ‘Солнечная’, ‘Ранняя Розовая’. У контрольного сорта ‘Кубанская Комета’, а также сортов ‘Иволга’, ‘Карминная Жукова’, ‘Медовая’ отмечена средняя сочность мякоти. Следует отметить, что все изученные формы характеризовались гармоничным, характерным для плодов алычи ароматом мякоти.

Содержание растворимых сухих веществ во многом определяет консистенцию мякоти. Наибольшей массовой долей РСВ (14,3%) характеризовались плоды сорта ‘Сонейка’. Контрольный сорт ‘Кубанская Комета’, а также ‘Иволга’, ‘Карминная Жукова’, ‘Медовая’ накапливали в плодах 12,1–12,7% РСВ. Для сортов ‘Злато Скифов’, ‘Принцесса’, ‘Солнечная’, ‘Ранняя Розовая’, ‘Алая Ранняя’ отмечена массовая доля РСВ в пределах 9,4–11,9%. Высокой стабильностью данного признака за годы исследова-

Таблица 4. Потребительские качества плодов, в среднем за 2019–2023 гг. (Мичуринск)

Table 4. Consumer qualities of fruits, average for 2019–2023 (Michurinsk)

Сорт	Мякоть		Массовая доля РСВ		Дегустационная оценка, балл
	Окраска	Сочность	M ± m, %	Cv, %	
‘Сонейка’	желтая	сильная	14,3 ± 6,1	6,9	4,5
‘Кубанская Комета’ (контроль)	желтая	средняя	12,1 ± 1,64	19,2	4,5
‘Злато Скифов’	желтая	сильная	9,4 ± 0,85	11,9	4,4
‘Принцесса’	желтая	сильная	9,8 ± 0,64	13,3	4,4
‘Солнечная’	светло-желтая	сильная	9,8 ± 0,73	16,8	4,3
‘Иволга’	янтарная	средняя	12,7 ± 0,78	11,0	4,1
‘Карминная Жукова’	желтая	средняя	12,3 ± 0,69	9,7	4,1
‘Медовая’	светло-желтая	средняя	12,1 ± 1,20	17,8	4,0
‘Алая Ранняя’	янтарная	сильная	11,9 ± 0,87	12,1	4,0
‘Ранняя Розовая’	желтая	сильная	10,8 ± 0,71	14,1	4,0
$НСР_{05}$					0,2

ний (Cv < 10%) характеризовались сорта ‘Сонейка’ и ‘Карминная Жукова’. У остальных сортов коэффициент вариации не превышал 20%.

Наивысшую органолептическую оценку имели плоды сортов ‘Кубанская Комета’ и ‘Сонейка’ (дегустационная оценка – 4,5 балла). Несущественные отклонения по данному признаку отмечены у сортов ‘Злато Скифов’, ‘Принцесса’, ‘Солнечная’. Для них характерен гармоничный вкус с дегустационной оценкой 4,3–4,4 балла. Хорошим вкусом (4,1 балла) характеризовались плоды сортов ‘Иволга’ и ‘Карминная Жукова’. У сортов ‘Алая Ранняя’, ‘Медовая’, ‘Ранняя Розовая’ оценка вкуса составила 4,0 балла.

Заключение

В результате проведенной работы выделены сорта с высоким проявлением отдельных потребительских качеств плодов:

– крупноплодность: ‘Кубанская Комета’, ‘Злато Скифов’, ‘Сонейка’, ‘Принцесса’ (средняя масса более 26 г);

– низкая массовая доля косточки в плоде (менее 5%): ‘Кубанская Комета’, ‘Злато Скифов’, ‘Сонейка’, ‘Принцесса’;

– отделяющаяся косточка: ‘Карминная Жукова’;

– сильная сочность мякоти: ‘Сонейка’, ‘Злато Скифов’, ‘Принцесса’, ‘Солнечная’, ‘Ранняя Розовая’;

– высокое накопление РСВ (более 14%): ‘Сонейка’;

– темная окраска и привлекательный внешний вид плодов: ‘Принцесса’, ‘Карминная Жукова’, ‘Кубанская Комета’;

– высокие вкусовые качества плодов (дегустационная оценка – 4,5 балла): сорта ‘Кубанская Комета’, ‘Сонейка.

Сочетание комплекса потребительских качеств плодов отмечено у сортов ‘Кубанская Комета’, ‘Сонейка’, ‘Злато Скифов’, ‘Принцесса’.

На основе комплексного анализа, суммарной оценки массы, окраски, формы, вкуса, сравнения с контролем выделены сорта: ‘Злато Скифов’, ‘Сонейка’, ‘Принцесса’, ‘Карминная Жукова’, ‘Солнечная’, имеющие столовое назначение в условиях Центрально-Черноземного региона. Их плоды характеризовались привлекательным внешним видом, гармоничным вкусом, крупным и средним размером. Учитывая мелкий размер и удовлетворительный вкус плодов, сорта ‘Алая Ранняя’, ‘Иволга’, ‘Медовая’, ‘Ранняя Розовая’ имеют техническое назначение.

References / Литература

Borzykh N.V., Bogdanov R.E., Yushkov A.N., Bogdanov O.E., Shchukin R.A., Zavoloka I.P. Suitability of plum varieties and forms selected by the Federal Research Center n.a. I.V. Michurin for the production of prunes. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. 2021;845(1):012009. DOI: 10.1088/1755-1315/845/1/012009

Kulikov I.M., Minakov I.A. Food security: problems and prospects in Russia. *Scientific Papers. Series: Management, Economic Engineering in Agriculture and Rural Development*. 2019;19(4):141-147.

Morozova N.G., Simonov V.S. New varieties stone fruits derived in FGBNU VSTISP. *Breeding and Variety Cultivation of Fruit and Berry Crops*. 2019;6(2):79-83. [in Russian] (Морозова Н.Г., Симонов В.С. Перспективные сорта косточковых культур для Центрального региона России. *Селекция и сорторазведение садовых культур*. 2019;6(2):79-83).

Osipov G.E., Osipova Z.A., Petrova N.V. Catalog of fruit crop cultivars bred at the Tatar Research Institute of Agriculture (Katalog sortov plodovykh kultur selektsii Tatarskogo NII selskogo khozyaystva). Kazan; 2020. [in Russian] (Оси-

пов Г.Е., Осипова З.А., Петрова Н.В. Каталог сортов плодовых культур селекции Татарского НИИ сельского хозяйства. Казань; 2020).

Results of the All-Russian Agricultural Census of 2016: In 8 volumes. Vol. 4. Arable areas under agricultural crops and areas under perennial plantations and berry crops. Book. 1. Areas under crops and perennial plantations (Itogi Vserossiyskoy selskokhozyaystvennoy perepisi 2016 goda: V 8 tomakh. T. 4. Posevnye ploshchadi selskokhozyaystvennykh kultur i ploshchadi mnogoletnikh nasazhdeniy i yagodnykh kultur. Kn. 1. Ploshchadi selskokhozyaystvennykh kultur i mnogoletnikh nasazhdeniy). Moscow: Statistika Rossii; 2018. [in Russian] (Итоги Всероссийской сельскохозяйственной переписи 2016 года: В 8 т. Т. 4. Посевные площади сельскохозяйственных культур и площади многолетних насаждений и ягодных культур. Кн. 1. Площади сельскохозяйственных культур и многолетних насаждений. Москва: Статистика России; 2018).

Safarov R.M., Eremin G.V. Selection of scion/stock combinations of Russian plum for intensive cultivation technologies. *Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2020;61:142-152. [in Russian] (Сафаров Р.М., Еремин Г.В. Подбор привойно-подвойных комбинаций сливы русской для интенсивных технологий возделывания. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2020;61:142-152). DOI: 10.31676/2073-4948-2020-61-142-152

Sedov E.N., Ogoltsova T.P. (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. [in Russian] (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999).

Информация об авторе

Роман Евгеньевич Богданов, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, 393774 Россия, Тамбовская область, Мичуринск, ул. Мичурина, 30, vniigispr3@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-4432-3245

Information about the author

Roman E. Bogdanov, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, I.V. Michurin Federal Scientific Center, 30 Michurina St., Michurinsk, Tambov Province 393774, Russia, vniigispr3@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-4432-3245

Статья поступила в редакцию 02.12.2024; одобрена после рецензирования 03.02.2025; принята к публикации 09.02.2025.
The article was submitted on 02.12.2024; approved after reviewing on 03.02.2025; accepted for publication on 09.02.2025.

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
UDC 633.82
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-17-26

Effect of zinc and copper on the growth characteristics, yield, essential oil composition, and antimicrobial properties of Thai basil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*) cultivated in Vietnam

Tong Van Giang[1], Tran Thi Huyen[1], Le Thi Thanh Huyen[1], Vu Ngoc Lan[2]

[1] Hong Duc University, Thanh Hoa, Vietnam

[2] Vietnam National University of Agriculture, Hanoi, Vietnam

Corresponding author: Tong Van Giang, tongvangiang@hdu.edu.vn

Thai basil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora* (L.) Benth.) (Lamiaceae) is widely used for its aromatic leaves and culinary value. This study investigated the effects of zinc (Zn; 0, 10, 20 mg/kg of soil) and copper (Cu; 0, 5, 10 mg/kg of soil), individually and combined, on the growth, yield, essential oil composition, and antimicrobial properties of Thai basil grown in Vietnam. The optimal plant responses, including increased height, lateral branches of the stem number, fresh and dry yield of green mass, and essential oil yield, were achieved at Zn 10 mg/kg and Cu 5 mg/kg. The major essential oil components were linalool (41.64–53.27%), and methyl chavicol (22.45–37.56%), with the highest concentrations recorded at Zn 10 mg/kg and Cu 5 mg/kg. Antimicrobial tests showed strong activity of essential oil against *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, and *Candida albicans*, with minimum inhibitory concentrations (MIC) between 25 and 100 µg/mL. However, higher levels of Zn and Cu negatively impacted growth, yield, and oil quality. The study highlights the importance of regulating Zn and Cu levels in soil to optimize the growth and essential oil properties of Thai basil. These findings offer valuable guidance for enhancing the agricultural production of Thai basil, balancing both quantity and quality.

Keywords: *Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*, microelements, growth characteristics, essential oil, antimicrobial activity

Acknowledgements: the authors would like to thank Hong Duc University (Vietnam) for their support and facilitation to complete this study.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Giang T.V., Huyen T.T., Huyen L.T.T., Lan V.N. Effect of zinc and copper on the growth characteristics, yield, essential oil composition, and antimicrobial properties of Thai basil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*) cultivated in Vietnam. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):17-26. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-17-26

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-17-26

Влияние цинка и меди на характеристики роста, урожайность, состав эфирного масла и антимикробные свойства тайского базилика (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*), выращиваемого во Вьетнаме

Т. В. Гианг[1], Ч. Т. Хуен[1], Л. Т. Т. Хуен[1], В. Н. Лан[2]

[1] Университет Хонг Дык, Тхань Хоа, Вьетнам

[2] Вьетнамский национальный сельскохозяйственный университет, Ханой, Вьетнам

Автор, ответственный за переписку: Тонг Ван Гианг, tongvangiang@hdu.edu.vn

Базилик тайский (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora* (L.) Benth.) (Lamiaceae) нашел широкое применение благодаря своему химическому составу в парфюмерии, медицине и кулинарии. В данном исследовании изучалось влияние цинка (Zn; 0, 10, 20 мг/кг почвы) и меди (Cu; 0, 5, 10 мг/кг почвы), как по отдельности, так и в комбинации, на рост, урожайность, состав эфирного масла и антимикробные свойства тайского базилика, выращенного во Вьетнаме. Оптимальные параметры растений: увеличение высоты, количества боковых побегов, урожая свежей и сухой зеленой массы, а также выход эфирного масла, были получены при концентрациях Zn 10 мг/кг и Cu 5 мг/кг. Основные компоненты эфирного масла – линалоол (41,64–53,27%) и метилхавикол (22,45–37,56%), максимальные концентрации которых были зафиксированы при тех же дозах цинка и меди. Антимикробные тесты показали высокую активность эфирного масла против *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli* и *Candida albicans*, с минимальными подавляющими концентрациями (MIC) от 25 до 100 мкг/мл. Однако более высокие уровни Zn и Cu отрицательно сказывались на росте, урожайности и качестве эфирного масла. Исследование подчеркивает важность контроля уровней цинка и меди в почве для оптимизации роста и свойств эфирного масла тайского базилика. Полученные результаты могут быть рекомендованы для повышения сельскохозяйственного производства тайского базилика с учетом повышения как урожайности зеленой массы, так и ее качества.

Ключевые слова: *Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*, микроэлементы, характеристики роста, эфирное масло, антимикробная активность

Благодарности: авторы выражают благодарность Университету Хонг Дык (Вьетнам) за поддержку и помощь в осуществлении настоящего исследования.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Гианг Т.В., Хуен Ч.Т., Хуен Л.Т.Т., Лан В.Н. Влияние цинка и меди на характеристики роста, урожайность, состав эфирного масла и антимикробные свойства тайского базилика (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*), выращиваемого во Вьетнаме. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):17-26. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-17-26

Introduction

Thai basil, scientifically known as *Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora* (L.) Benth., is a unique and aromatic herb that hails from the mint family, Lamiaceae (Sahu et al., 2022). Originating in Southeast Asia, particularly in Thailand, this basil variety is widely cultivated for its distinctive flavor and culinary applications (Sahu et al., 2022). Characterized by its vibrant green, slightly serrated leaves, and strong, sweet fragrance, Thai basil stands out among other basil varieties (Sahu et al., 2022). In cuisine, this basil variety is an essential ingredient, adding a delightful twist to various dishes. It is a key component in traditional curries, stir-fries, and noodle dishes, imparting a unique and aromatic flavor that is both spicy and slightly sweet. The leaves are often used as a garnish, contributing both visual appeal and a burst of fresh aroma to the presented dishes. Beyond its culinary uses, Thai basil is also valued for its potential health benefits. Like other basil varieties, it is rich in essential oils, antioxidants, and nutrients, which are believed to possess anti-inflammatory and antibacterial properties (Avetisyan et al., 2017; Łyczko et al., 2020; Sahu et al., 2022; Sahu et al., 2024). Additionally, the herb is appreciated for its role in traditional medicine, where it is used to address various ailments (Pripdeevech et al., 2010).

Mineral nutrients are pivotal for the growth and development of plants, playing essential roles as key elements in diverse physiological and biochemical processes (Hänsch, Mendel, 2009). Two standout contributors to overall crop health and productivity are zinc (Zn) and copper (Cu) (Mousavi et al., 2013; Kumar et al., 2021). It is important to understand the initial composition of the soil to ensure that plants would receive an adequate supply of these essential nutrients. As an indispensable micronutrient, Zn actively participates in numerous enzymatic reactions crucial for plant metabolism (Mousavi et al., 2013). It plays a central role in nucleic acid and protein synthesis, facilitating cell division and elongation. Additionally, Zn is essential for activating enzymes in photosynthesis, thereby influencing the overall energy conversion efficiency in plants (Mousavi et al., 2013; Prasad et al., 2016). Moreover, it supports the development of a robust root system, enhancing the plant's capacity to absorb water and nutrients from the soil (Mousavi et al., 2013). Cu, another vital micronutrient, is integral to various biochemical processes within plants (Kumar et al., 2021). It acts as a cofactor for numerous enzymes engaged in redox reactions and electron transport chains. Cu's participation in photosynthesis and respiration makes it indispensable for energy metabolism (Kumar et al., 2021). Furthermore, Cu contributes to cell wall lignification, providing structural support to plants and bolstering their resistance to diseases (Adrees et al., 2015; Kumar et al., 2021). Inadequate levels of Zn or Cu can result in diverse growth disorders, adversely affecting plant yield and quality (Adrees et al., 2015; Prasad et al., 2016). Thus, ensuring that plants receive a balanced and sufficient supply of these minerals is crucial for optimal performance.

In recent years, the cultivation of Thai basil has significantly increased in Vietnam, with farmers drawn to its adaptability to various soil types and climates, making it suitable for both lowland and upland areas. Despite its popularity, there is a scarcity of research on the micronutrient requirements of this plant, particularly concerning Zn and Cu. This lack of research underscores the necessity for comprehensive studies to fill this knowledge gap. Hence, the present study investigates the effects of Zn and Cu, individually and in combination, on the growth, yield, essential oil composition, and antimicrobial properties of Thai basil grown in Vietnam.

Materials and methods

Plant materials

The Thai basil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*) seeds were procured from the Vietnam High-tech Plant Seed Center and subsequently cultivated within the net house at Hong Duc University, Thanh Hoa (19°46'16"N, 105°46'47"E), Vietnam. The sowing process commenced in February 2022, during which the ambient temperature averaged 26 ± 2°C, and the relative humidity was maintained at 65 ± 2%. Plastic germination trays served as the chosen containers, and the growth medium employed was a peat-based substrate. During the initial 2-week post-sowing period, the plants underwent a daily watering procedure, which was subsequently adjusted to a weekly schedule. Following a growth duration of 5 weeks, the seedlings underwent transplantation into plastic pots that had been treated with Zn and Cu.

Experimental design and treatments

Plastic pots, measuring 14 cm in diameter and 12 cm in height, were employed in this investigation and filled with soil. The soil samples were obtained from the surface down to a depth of 25 cm at the research farm of Hong Duc University, Thanh Hoa, Vietnam. The trace element composition of the soil was analyzed using atomic absorption spectroscopy (AAS). The physicochemical properties of the soil were determined, with the following results: soil texture – sandy loam; electrical conductivity (EC) – 3.85 dS/m; potential of hydrogen (pH) – 7.23; organic carbon – 0.61%; total nitrogen (N) – 0.08%; phosphorus (P) – 7.54 mg/kg; potassium (K) – 167 mg/kg; iron (Fe) – 11.32 mg/kg; manganese (Mn) – 8.49 mg/kg; copper (Cu) – 0.72 mg/kg, and zinc (Zn) – 0.80 mg/kg.

The experimental design comprised three levels of Zn (0, 10, 20 mg/kg of soil) and three levels of Cu (0, 5, 10 mg/kg soil), administered as $ZnSO_4.2H_2O$ and $CuSO_4.5H_2O$, respectively. A total of nine treatments were implemented, encompassing all possible combinations: (Zn_0Cu_0), (Zn_0Cu_5), (Zn_0Cu_{10}), ($Zn_{10}Cu_0$), ($Zn_{10}Cu_5$), ($Zn_{10}Cu_{10}$), ($Zn_{20}Cu_0$), ($Zn_{20}Cu_5$), and ($Zn_{20}Cu_{10}$), with Zn_0Cu_0 serving as the control. Application of these treatments involved dissolving specified metal salt amounts in 200 mL of distilled water, and uniformly spraying them over the soil surface of each pot to ensure even distribution. Following the treatment application, a two-month incubation period ensued to establish Zn and Cu equilibrium in the pot soil. Subsequently, the seedlings, prepared as described above, were planted in pots treated with Zn and Cu.

The experiments were conducted utilizing a randomized block design with three replications in the net house of Hong Duc University, Thanh Hoa, Vietnam. The plots were irrigated immediately after transplanting and throughout the growing seasons as needed. No pesticides were employed during the experiment, and weed control was carried out manually. Fertilization with essential nutrient elements (N–P–K, urea, triple superphosphate, and potassium sulfate) was applied on the basis of on soil test results to optimize conditions for plant growth. After 12 weeks, Thai basil plants were harvested by cutting them at 5 cm above the soil surface.

Measurement of some morphophysiological traits

Various parameters relevant to plant growth, such as plant height and the number of lateral branches on the stems per plant, were observed. Plant height was measured using a ruler and expressed in cm. The study also investigated factors affecting yield, including both fresh and dry produce, and examined pigment content (SPAD). Total fresh yield was doc-

umented and presented in g/plant, and the total dry yield of green mass was measured and reported in g/plant after storing harvested material for 72 h in an oven set at 72°C. Additionally, assimilatory pigment content was evaluated using a non-destructive portable chlorophyll content meter (SPAD 502, Minolta, Japan), which measured the optical absorbance of chlorophyll, with readings recorded in SPAD units.

Essential oil extraction

A total of 200 g of dried aerial parts of Thai basil underwent hydrodistillation for 4 h utilizing a Clevenger-type apparatus, following established procedures (Giang et al., 2023). The essential oil extraction process was reiterated three times to ensure reproducibility. Subsequently, the collected essential oil underwent drying over anhydrous sulfate and was stored at 4°C in preparation for analysis. The essential oil yield was calculated and expressed as a percentage (v/w).

Essential oil analysis

The chemical compositions of the essential oil extracted from Thai basil were analyzed using gas chromatography–flame ionization detection (GC–FID) and gas chromatography–mass spectrometry (GC–MS), following established protocols (Giang et al., 2023). The GC–FID analyses were conducted on an Agilent Technologies HP 7890A Plus gas chromatograph, equipped with a flame ionization detector and an HP-5MS column (30 m × 0.25 mm i. d., film thickness 0.25 μm). The initial oven temperature was set at 60°C for 2 min, followed by an increase to 220°C at a rate of 4°C/min. The injector and detector temperatures were maintained at 250°C and 260°C, respectively. Helium served as the carrier gas with a flow rate of 1 mL/min.

For GC–MS analyses, an Agilent Technologies HP 7890A Plus gas chromatograph, coupled with an HP 5973 MSD mass spectrometer, was employed. The same capillary column and chromatographic conditions from the GC–FID analyses were applied. Mass spectra were collected within the 35–350 amu range at a rate of 1 scan/s, utilizing ionizing electron energy of 70 eV and an emission current of 40 mA. Helium gas served as the carrier gas at a flow rate of 1 mL/min, and the transfer line temperature was set at 260°C.

The identification of essential oil components relied on GC retention time, compared with known compounds, and a comparison of mass spectra with those in the computer database and published spectra (Adams, 2007; NIST, 2018). The percentage composition of components was determined by normalizing the peak area without applying correction factors.

Antimicrobial assay

To evaluate the antimicrobial effectiveness of Thai basil essential oil, three strains of microorganisms were subjected to testing, encompassing one Gram-positive bacteria strain (*Staphylococcus aureus* ATCC 25923), one Gram-negative bacteria strain (*Escherichia coli* ATCC 25922), and one yeast strain (*Candida albicans* ATCC 10231). The minimum inhibitory concentration (MIC) was determined using the previously established broth microdilution susceptibility method (Giang et al., 2023). Gram-positive bacteria were cultured in Mueller-Hinton broth (MHB), while yeast strains were cultivated in Sabouraud broth (SB). The essential oil was dissolved in 1% dimethylsulfoxide (DMSO) and serially diluted in a 96-well microtiter plate. Overnight cultures of each strain were prepared, with a final concentration adjusted to 5×10^5 CFU/mL for bacteria and 1×10^3 CFU/mL for yeast in each well. The microorganisms were then incubated for 24 h at 37°C and 30°C for bacteria and yeast, respectively. Gentamicin and nystatin served as standards for bacteria and yeast, respectively. The MIC was defined as the lowest concentration of essential oil that inhibited visible growth of the microorganism.

Statistical analysis

The results were expressed as means and standard errors. The statistical analysis to ascertain significant differences among treatments included the comparison of means through an analysis of variance (ANOVA). Those analyses were performed using the SPSS™ software on a personal computer (SPSS Inc., IL, USA). Subsequent comparisons of treatment means were executed using the least significant difference test, with a significance level set at $p < 0.05$.

Results and discussion

Growth and morphophysiological characteristics

The concentrations of trace elements, such as Zn and Cu, in soils play a crucial role in promoting healthy plant growth and development (Hänsch, Mendel, 2009). Plants require a well-balanced combination of essential nutrients to ensure normal growth and achieve optimal yields. The impact of various treatments involving Zn, Cu, and their combinations on the growth and morphophysiological parameters of Thai basil is detailed in Table 1.

The study revealed that the applied treatments significantly ($p < 0.05$) influenced several key parameters, including plant height, number of lateral branches on the stems per plant, fresh yield, dry yield of green mass, and SPAD, compared to the control treatment. It was noted that plants treated with different concentrations of Zn and Cu exhibited enhanced growth and morphophysiological parameters compared to the control (Ghorbanpour et al., 2016; Lajayer et al., 2017). However, as the concentrations of Zn and Cu increased in various treatments, the vegetative growth parameters gradually declined (see Table 1). The most favorable results in terms of growth and morphophysiological parameters in Thai basil plants were observed with the $Zn_{10}Cu_5$ treatment. Similar positive effects of low Zn and Cu levels have been reported in other plant species, such as *Mentha pulegium* (Lajayer et al., 2017), *Matricaria chamomilla* (Grejtovský et al., 2006), and *Ocimum basilicum* (Ghorbanpour et al., 2016). The application of Zn and Cu at low doses is believed to enhance plant growth by meeting nutritional requirements, improving the efficiency of macro- and microelement absorption, activating enzymes, and facilitating elongation and cell proliferation (Hänsch, Mendel, 2009; Adrees et al., 2015; Prasad et al., 2016).

In this study, the lowest values for growth and morphophysiological parameters in Thai basil plants were recorded when the highest concentrations of Zn and Cu ($Zn_{20}Cu_{10}$) were applied (see Table 1). These values were significantly lower ($p < 0.05$) than those of the control treatment. The decrease in the mentioned growth parameters can be attributed to the accumulation of toxic levels of Cu and Zn in plant tissues, disrupting essential nutrient uptake and transport (Mir et al., 2021; Kaur, Garg, 2021). This interference subsequently affects the mineral nutrition composition of plants, chlorophyll content, photosynthetic rate, and root growth.

Essential oil yield

The essential oil yield of Thai basil, subjected to varying concentrations of Zn and Cu, is illustrated in Figure 1. Our

Table 1. The effect of zinc (Zn) and copper (Cu) on morphological and physiological characteristics of Thai basil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*)[a]

Таблица 1. Влияние цинка (Zn) и меди (Cu) на морфологические и физиологические характеристики тайского базилика (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*)[a]

Treatments	Plant height (cm)	Lateral branches of the stems (number per plant)	Fresh yield (g/plant)	Dry yield (g/plant)	SPAD
Zn_0Cu_0	53.03 ± 1.05 c	15.19 ± 0.74 c	62.24 ± 1.01 c	11.04 ± 0.33 c	34.87 ± 0.39 c
Zn_0Cu_5	53.14 ± 1.14 c	14.92 ± 0.57 c	60.75 ± 1.48 c	10.57 ± 0.36 c	34.62 ± 0.41 c
Zn_0Cu_{10}	51.69 ± 1.54 c	14.4 5± 0.63 c	60.22 ± 1.07 c	10.42 ± 0.40 c	34.31 ± 0.45 c
$Zn_{10}Cu_0$	63.95 ± 1.41 a	20.15 ± 0.66 ab	75.81 ± 1.64 ab	13.45 ± 0.28 ab	43.18 ± 0.43 ab
$Zn_{10}Cu_5$	64.47 ± 1.22 a	22.27 ± 0.83 a	79.26 ± 1.41 a	14.28 ± 0.42 a	45.26 ± 0.27 a
$Zn_{10}Cu_{10}$	58.04 ± 0.86 b	18.46 ± 0.70 b	71.84 ± 1.50 b	12.82 ± 0.37 b	40.39 ± 0.31 b
$Zn_{20}Cu_0$	50.89 ± 1.61 c	14.31 ± 0.75 c	58.37 ± 1.04 c	10.27 ± 0.51 c	35.08 ± 0.44 c
$Zn_{20}Cu_5$	52.26 ± 1.64 c	15.48 ± 0.87 c	61.28 ± 1.27 c	10.95 ± 0.29 c	35.21 ± 0.58 c
$Zn_{20}Cu_{10}$	45.27 ± 1.01 d	11.24 ± 0.62 d	51.31 ± 1.17 d	8.30 ± 0.33 d	30.15 ± 0.27 d

Note: [a] – results are means of three measurements ± standard errors. Within each column, means with the same lower-case letters are not statistically different at $p < 0.05$ according to Tukey's test

Примечание: [a] – результаты представлены как средние значения трех измерений ± стандартные ошибки. В пределах каждого столбца средние значения, обозначенные одинаковыми строчными буквами, статистически не различаются при p < 0,05 по критерию Тьюки

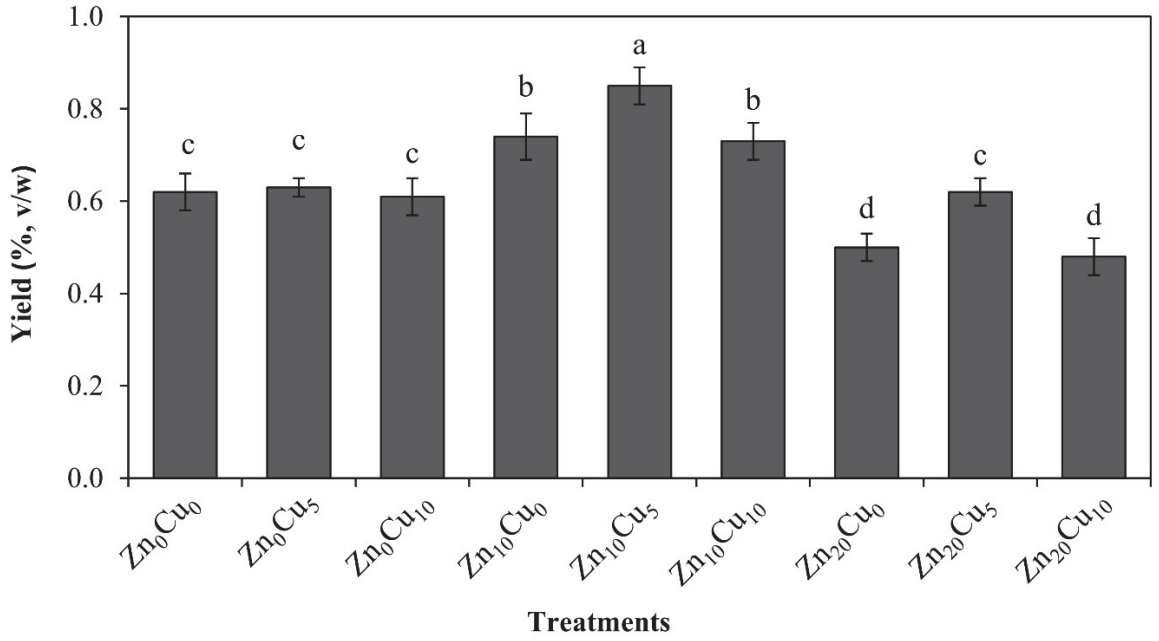


Fig. 1. The effect of zinc (Zn) and copper (Cu) on essential oil yield (%, v/w) of Thai basil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*). Results are means of three measurements ± standard errors. Means with the same lower-case letters are not statistically different at $p < 0.05$ according to Tukey's test

Рис. 1. Влияние цинка (Zn) и меди (Cu) на выход эфирного масла (%, v/w) тайского базилика (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*). Результаты представлены как средние значения трех измерений ± стандартные ошибки. Средние значения, обозначенные одинаковыми строчными буквами, статистически не различаются при p < 0,05 по критерию Тьюки

findings revealed a significant impact ($p < 0.05$) of Zn and Cu treatments on the essential oil yield of Thai basil. Remarkably, the $Zn_{10}Cu_5$ treatment yielded the highest essential oil, showcasing its efficacy in enhancing aromatic compound production. Conversely, Thai basil treated with high concentrations of Zn and Cu ($Zn_{20}Cu_0$ and $Zn_{20}Cu_{10}$) exhibited the lowest essential oil yields, even falling below those of the control group. This pattern aligns with previous studies on herbs like *Ocimum basilicum* (Ghorbanpour et al., 2016) and *Matricaria recutita* (Jeshni et al., 2017), indicating a consistent response to Zn and Cu treatments across different plant species. The observed outcomes can be attributed to the indirect influence of Zn on terpenoid biosynthesis, primarily by augmenting photosynthesis. Furthermore, the potential stimulation of auxin biosynthesis and increased cell division due to Zn application may contribute to the expansion of leaf area and enhanced plant photosynthesis (Mousavi et al., 2013). Similarly, Cu plays a crucial role in enzymatic activities associated with the synthesis of secondary metabolites (Kumar et al., 2021; Kumar et al., 2022). Optimal levels of Cu support the proper functioning of enzymes involved in essential oil formation. However, it is crucial to note that while Zn and Cu are necessary, an excess of Zn and Cu can have adverse effects on plant health, leading to oxidative stress and a decrease in essential oil production (Mir et al., 2021; Kaur, Garg, 2021).

Chemical compositions of the essential oil

The data concerning the chemical profile of Thai basil essential oil under various treatments are presented in Table 2. A total of 25 essential oil constituents were identified, representing 95.01%–97.44% of all constituents in the essential oil. The analysis revealed that Thai basil essential oil primarily consisted of oxygenated monoterpenes (74.20%–93.21%), followed by sesquiterpenes hydrocarbons (3.40%–17.65%), monoterpene hydrocarbons (0.44%–3.36%), and oxygenated sesquiterpenes (0.20%–0.68%). The principal volatile components identified in Thai basil in this study were linalool and methyl chavicol. Our findings align with the research conducted by A. Avetisyan et al. (2017), where linalool and methyl chavicol were identified as major compounds in Thai basil essential oil from Armenia. Similar results were reported by Ma Xiaojing et al. (2022) and J. Łyczko et al. (2020), who identified oxygenated monoterpenes as major compounds in Thai basil essential oil. Additionally, linalool was reported as a major compound in Thai basil essential oil grown in Egypt, according to literature (Said-Al Ahl et al., 2015). R. Sishu et al. (2010) also reported linalool (42.44%) as the main compound in Thai basil essential oil from Ethiopia.

In this study, linalool ranged from 41.64% to 53.27%, and methyl chavicol varied from 22.45% to 37.56% under different treatments (Fig. 2). The contents of linalool and methyl chavicol in Thai basil essential oil significantly increased in plants treated with $Zn_{10}Cu_0$, $Zn_{10}Cu_5$, and $Zn_{10}Cu_{10}$. A similar beneficial effect of micronutrients on essential oil composition was previously reported in *Mentha spicata* (Pande et al., 2011), *Mentha pulegium* (Lajayer et al., 2017), *Ocimum basilicum* (Ghorbanpour et al., 2016), and *Matricaria chamomilla* (Grejtovský et al., 2006). However, other treatments had no significant effect on linalool and methyl chavicol content. Additionally, the content of linalool and methyl chavicol significantly decreased with the application of high Zn and Cu levels, consistent with previous studies that demonstrated adverse effects of excess Zn and Cu on essential oil composition (Ghorbanpour et al., 2016; Lajayer et al., 2017; Kumar et al., 2022). Other essential oil constituents were altered by the applied treatments without a clear trend.

The composition of essential oils is influenced by a multitude of factors, encompassing genetic traits, evolutionary characteristics, climatic fluctuations, photoperiod, temperature, light exposure, and agronomic considerations such as soil amendments, nutrients, and trace elements (Figueiredo et al., 2008; Barra, 2009; Moghaddam, Mehdizadeh, 2017; Kumar et al., 2022). Numerous research studies have underscored the impact of micronutrients like Zn and Cu on essential oil composition (Ghorbanpour et al., 2016; Jeshni et al., 2017; Moghimipour et al., 2017; Lajayer et al., 2017; Kumar et al., 2022). Optimal levels of Zn and Cu play pivotal roles in plant physiology, participating in crucial processes such as metabolism, photosynthesis, the respiratory electron transport chain, chlorophyll and protein synthesis, auxin synthesis, cell division, and serving as essential components of various enzymes (Hänsch, Mendel, 2009; Adrees et al., 2015; Prasad et al., 2016). Additionally, these micronutrients function as regulatory cofactors and contribute to saccharide metabolism (Hänsch, Mendel, 2009). It is well-established that low-level applications of Zn and Cu can enhance essential plant functions, including photosynthesis, CO_2 fixation, and glucose production (Adrees et al., 2015; Prasad et al., 2016). These processes are particularly noteworthy as they serve as precursors for terpenoid biosynthesis (Kumar et al., 2022). Therefore, maintaining optimal levels of Zn and Cu becomes crucial, as they not only play essential roles in enzymatic activity and metabolic processes related to the terpene biosynthesis pathway but also have the potential to influence essential oil quality positively.

Antimicrobial activity of the essential oil

The antimicrobial effectiveness of Thai basil essential oil under different treatments was assessed against three microorganisms using the broth microdilution method. Table 3 displays the MIC values for the Thai basil essential oil. Results indicate inhibitory activity against *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, and *Candida albicans*, with MIC values ranging from 25 to 100 μg/mL under different treatments. These variations in MIC values may be attributed to differences in the chemical composition content of the essential oils. Previous literature supports the notion that alterations in the chemical composition directly influence the antimicrobial activity of essential oils (Chouhan et al., 2017; Angane et al., 2022). Our findings align with previous studies exploring the antimicrobial properties of essential oils derived from various basil varieties globally (Hussain et al., 2008; Avetisyan et al., 2017). Past research has established that essential oils exhibit potent antimicrobial effects when MIC values are below 100 μg/mL (Oliveira et al., 2022). Notably, the essential oil from Thai basil under various treatments in our study demonstrated robust antimicrobial activity based on this criterion.

The antimicrobial effectiveness of Thai basil essential oil against *S. aureus*, *E. coli*, and *C. albicans* can be attributed to its chemical constituents, primarily linalool and methyl chavicol (Moghaddam et al., 2014; Herman et al., 2016). These compounds, alongside minor components, such as 1,8-cineole, ***β***-elemene, ***α***-humulene, and germacrene D, collectively contribute to the oil's antimicrobial properties (De Lacerda Leite et al., 2021; Mączka et al., 2021). Linalool, a monoterpene alcohol, is renowned for its antimicrobial effects, disrupting microbial cell membranes and interfering with metabolic processes, ultimately leading to cell death against various bacteria and fungi (Herman et al., 2016). Methyl chavicol, or estragole, is another essential compound in Thai basil oil with proven antimicrobial properties, exerting antibacterial and antifungal effects by disrupting cell membranes and in-

Table 2. The effect of zinc (Zn) and copper (Cu) on essential oil composition of Thai basil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*), %

Таблица 2. Влияние цинка (Zn) и меди (Cu) на состав эфирного масла тайского базилика (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*), %

Compound[a]	RI_{Exp}[b]	RI_{Lit}[c]	Treatments								
			Zn_0Cu_0	Zn_0Cu_5	Zn_0Cu_{10}	$Zn_{10}Cu_0$	$Zn_{10}Cu_5$	$Zn_{10}Cu_{10}$	$Zn_{20}Cu_0$	$Zn_{20}Cu_5$	$Zn_{20}Cu_{10}$
β-Pinene	984	974	0.27	0.12	0.15	0.15	0.11	0.34	0.22	0.48	0.47
Myrcene	992	988	–	0.27	0.18	–	–	0.41	0.19	0.27	0.34
Limonene	1027	1024	0.41	0.30	0.42	0.11	0.15	0.29	0.38	0.35	0.28
1,8-Cineole	1029	1026	4.42	3.16	4.61	1.07	1.26	1.07	2.97	3.84	4.59
(*E*)-*β*-Ocimene	1048	1044	–	0.15	–	–	0.10	–	0.51	0.29	0.37
Terpinolene	1094	1086	1.72	1.08	0.92	0.18	0.25	1.24	1.67	1.97	1.28
Linalool	1097	1095	46.49	47.17	45.85	52.41	53.27	52.52	46.77	47.31	41.64
Camphor	1144	1141	1.27	0.96	1.18	0.45	0.39	0.82	1.28	0.86	1.79
Borneol	1164	1165	0.68	0.87	0.77	0.22	0.16	0.39	0.94	0.71	0.84
Terpinen-4-ol	1178	1174	0.94	0.74	0.40	0.18	0.13	0.25	0.86	0.93	0.79
α-Terpineol	1188	1186	0.78	0.58	0.60	0.13	0.19	0.21	0.61	0.84	0.91
Methyl chavicol	1201	1195	26.38	26.94	27.17	36.64	37.56	32.05	27.08	22.45	23.26
Geraniol	1252	1249	0.67	0.82	0.95	0.15	0.25	0.37	0.70	0.87	0.38
β-Bourbonene	1384	1387	0.21	–	0.37	0.29	0.37	0.14	–	0.77	–
β-Elemene	1389	1389	3.68	4.19	4.82	1.38	1.20	2.33	1.74	2.83	4.52
α-Guaiene	1439	1437	0.38	0.41	0.26	0.12	0.24	0.27	0.68	0.52	0.83
α-Humulene	1448	1452	0.57	1.67	1.29	0.11	0.18	0.16	2.51	1.59	2.95
Germacrene D	1486	1484	1.46	1.59	4.72	1.13	0.16	0.29	0.84	2.35	3.56
Bicyclogermacrene	1497	1500	1.22	0.11	0.54	0.24	0.10	0.10	1.73	0.54	1.27
(*Z*)-*α*-Bisabolene	1504	1506	0.86	0.74	–	0.16	–	0.34	–	0.88	–
α-Bulnesene	1506	1509	3.17	3.52	0.11	0.97	0.83	0.51	2.89	3.79	3.58
γ-Cadinene	1511	1513	0.13	0.15	0.38	0.25	0.17	0.38	0.68	0.52	0.69
δ-Cadinene	1521	1522	0.29	0.34	0.41	0.12	0.15	0.16	0.53	0.38	0.25
(*E*)-Nerolidol	1564	1561	0.52	0.20	0.36	0.17	0.10	0.24	0.27	0.49	0.31
Spathulenol	1585	1577	–	–	0.25	0.19	0.12	0.13	0.29	–	0.37
Total identified (%)			96.52	96.08	96.71	96.82	97.44	95.01	96.34	95.83	95.27
Monoterpene hydrocarbons			2.40	1.92	1.67	0.44	0.61	2.28	2.97	3.36	2.74
Oxygenated monoterpenes			81.63	81.24	81.53	91.25	93.21	87.68	81.21	77.81	74.20
Sesquiterpene hydrocarbons			11.97	12.72	12.90	4.77	3.40	4.68	11.60	14.17	17.65
Oxygenated sesquiterpenes			0.52	0.20	0.61	0.36	0.22	0.37	0.56	0.49	0.68

Note: [a] – elution order on HP-5MS column; [b] – retention indices on HP-5MS column; [c] – literature retention indices; (–) not identified

Примечание: [a] – порядок элюции на колонке HP-5MS; [b] – индексы удерживания на колонке HP-5MS; [c] – литературные индексы удерживания; (–) не идентифицировано

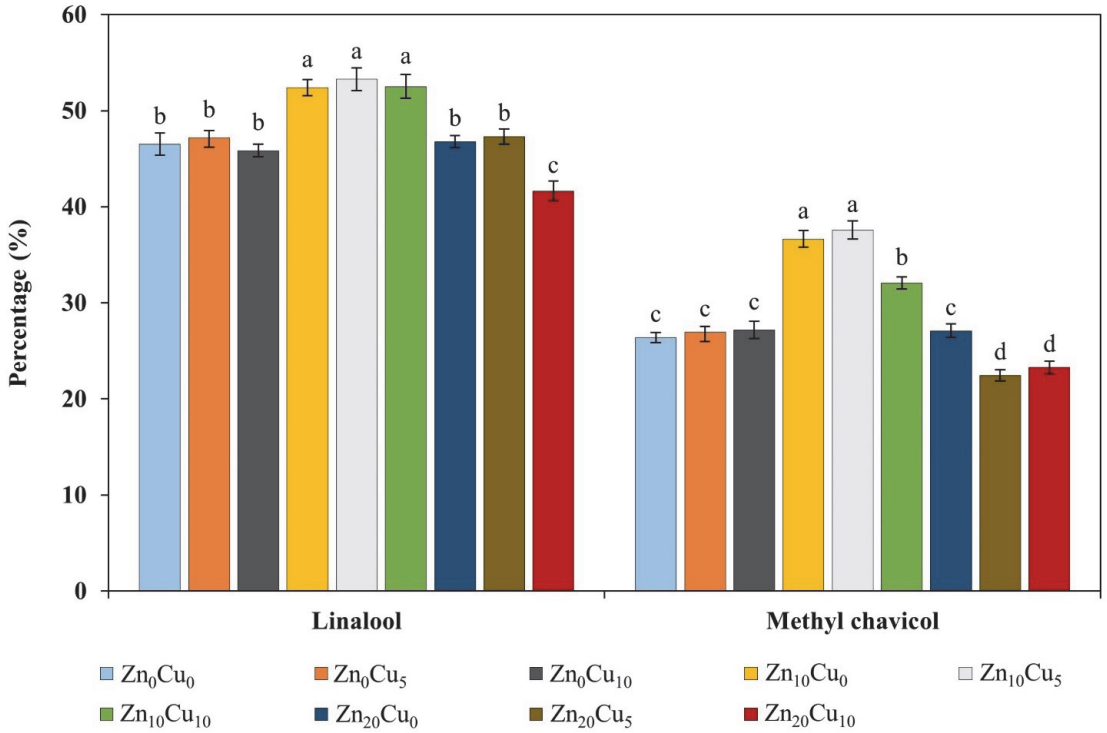


Fig. 2. The effect of zinc (Zn) and copper (Cu) on the content of main compounds (% of the total oil) in Thai basil essential oil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*). Results are means of three measurements ± standard errors. Means with the same lower-case letters are not statistically different at $p < 0.05$ according to Tukey's test

Рис. 2. Влияние цинка (Zn) и меди (Cu) на содержание основных компонентов (% от общего масла) в эфирном масле тайского базилика (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*). Результаты представлены как средние значения трех измерений ± стандартные ошибки. Средние значения, обозначенные одинаковыми строчными буквами, статистически не различаются при p < 0,05 по критерию Тьюки

Table 3. Antimicrobial activity of Thai basil essential oil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*) under different zinc (Zn) and copper (Cu) levels, MIC: µg/mL

Таблица 3. Антимикробная активность эфирного масла тайского базилика (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*) при различных уровнях цинка (Zn) и меди (Cu), MIC: мкг/мл

Microorganisms	Treatments								
	Zn_0Cu_0	Zn_0Cu_5	Zn_0Cu_{10}	$Zn_{10}Cu_0$	$Zn_{10}Cu_5$	$Zn_{10}Cu_{10}$	$Zn_{20}Cu_0$	$Zn_{20}Cu_5$	$Zn_{20}Cu_{10}$
Staphylococcus aureus	25	100	50	50	25	50	100	50	50
Escherichia coli	50	50	25	25	50	25	50	50	100
Candida albicans	100	50	100	100	50	50	100	50	100

hibiting enzymatic activities (Herman et al., 2016). The minor components, such as 1,8-cineole, *β*-elemene, *α*-humulene, and germacrene D, collectively contribute to the oil's antimicrobial activity by employing various mechanisms, including the disruption of microbial membranes and interference with cellular processes (Angane et al., 2022). The combined action of these chemical constituents results in a broad-spectrum antimicrobial effect against *S. aureus*, *E. coli*, and *C. albicans*. The richness and diversity of compounds in Thai basil essential oil offer a multifaceted approach, providing valuable insights into its potential therapeutic applications as a natural and effective antimicrobial agent.

Conclusions

In conclusion, the results of this study underscore the significance of Zn and Cu concentrations in influencing the characteristics of Thai basil and its essential oil properties. Optimal plant height, lateral branch number, as well as fresh and dry yields, along with essential oil yield, were achieved when Thai basil was exposed to Zn and Cu concentrations of 10 and 5 mg/kg, respectively. The main chemical constituents in the essential oil of Thai basil are linalool (41.64–53.27%) and methyl chavicol (22.45–37.56%). The antimicrobial investigation highlighted the potent activity of Thai basil essential oil against *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli*, and *Candida albicans*, with MIC ranging from 25 to 100 µg/mL across all treatments. Nevertheless, elevated concentrations of Zn and Cu resulted in growth inhibition, reduced productivity, and a decline in the quality of Thai basil essential oil. This emphasizes the crucial role of managing soil metal concentrations to optimize the growth and bioactive properties of Thai basil. In general, this study provides valuable insights for cultivating Thai basil to enhance both its quantity and quality.

References / Литература

Adams R.P. Identification of essential oil components by gas chromatography/quadrupole mass spectrometry. 4th ed. Carol Stream, IL: Allured Publishing Corporation; 2007.

Adrees M., Ali S., Rizwan M., Ibrahim M., Abbas F., Farid M. et al. The effect of excess copper on growth and physiology of important food crops: a review. *Environmental Science and Pollution Research International*. 2015;22(11):8148-8162. DOI: 10.1007/s11356-015-4496-5

Angane M., Swift S., Huang K., Butts C.A., Quek S.Y. Essential oils and their major components: an updated review on antimicrobial activities, mechanism of action and their potential application in the food industry, *Foods*. 2022;11(3):464. DOI: 10.3390/foods11030464

Avetisyan A., Markosian A., Petrosyan M., Sahakyan N., Babayan A., Aloyan S. et al. Chemical composition and some biological activities of the essential oils from basil *Ocimum* different cultivars. *BMC Complementary and Alternative Medicine*. 2017;17(1):60. DOI: 10.1186/s12906-017-1587-5

Barra A. Factors affecting chemical variability of essential oils: a review of recent developments. *Natural Product Communications*. 2009;4(8):1147-1154. DOI: 10.1177/1934578X0900400827

Chouhan S., Sharma K., Guleria S. Antimicrobial activity of some essential oils – present status and future perspectives. *Medicines (Basel)*. 2017;4(3):58. DOI: 10.3390/medicines4030058

De Lacerda Leite G.M., de Oliveira Barbosa M., Lopes M.J.P., de Araújo Delmondes G., Bezerra D.S., Araújo I.M. et al. Pharmacological and toxicological activities of *α*-humulene and its isomers: A systematic review. *Trends in Food Science and Technology*. 2021;115:255-274. DOI: 10.1016/j.tifs.2021.06.049

Figueiredo A.C., Barroso J.G., Pedro L.G., Scheffer J.J.C. Factors affecting secondary metabolite production in plants: volatile components and essential oils. *Flavour and Fragrance Journal*. 2008;23(4):213-226. DOI: 10.1002/ffj.1875

Ghorbanpour M., Asgari Lajayer H., Hadian J. Influence of copper and zinc on growth, metal accumulation and chemical composition of essential oils in sweet basil (*Ocimum basilicum* L.). *Journal of Medicinal Plants*. 2016;15(59):132-144.

Giang T.V., Chac L.D., Chinh H.V., Thinh B.B. Essential oil from the stems of *Croton kongensis* Gagnep.: chemical composition, antimicrobial and anti-inflammatory activities. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*. 2023;26(4):1018-1031. DOI: 10.1080/0972060X.2023.2256791

Grejtovský A., Markušová K., Eliašová A. The response of chamomile (*Matricaria chamomilla* L.) plants to soil zinc supply. *Plant, Soil and Environment*. 2006;52(1):1-7. DOI: 10.17221/3339-PSE

Hänsch R., Mendel R.R. Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Current Opinion in Plant Biology*. 2009;12(3):259-266. DOI: 10.1016/j.pbi.2009.05.006

Herman A., Tambor K., Herman A. Linalool affects the antimicrobial efficacy of essential oils. *Current Microbiology*. 2016;72(2):165-172. DOI: 10.1007/s00284-015-0933-4

Hussain A.I., Anwar F., Sherazi S.T.H., Przybylski R. Chemical composition, antioxidant and antimicrobial activities of basil (*Ocimum basilicum*) essential oils depends on seasonal variations. *Food Chemistry*. 2008;108(3):986-995. DOI: 10.1016/j.foodchem.2007.12.010

Jeshni M.G., Mousavinik M., Khammari I., Rahimi M. The changes of yield and essential oil components of German chamomile (*Matricaria recutita* L.) under application of phosphorus and zinc fertilizers and drought stress conditions. *Journal of the Saudi Society of Agricultural Sciences*. 2017;16(1):60-65. DOI: 10.1016/j.jssas.2015.02.003

Kaur H., Garg N. Zinc toxicity in plants: a review. *Planta*. 2021;253(6):129. DOI: 10.1007/s00425-021-03642-z

Kumar D., Punetha A., Verma P.P.S., Padalia R.C. Micronutrient based approach to increase yield and quality of essential oil in aromatic crops. *Journal of Applied Research on Medicinal and Aromatic Plants*. 2022;26:100361. DOI: 10.1016/j.jarmap.2021.100361

Kumar V., Pandita S., Sidhu G.P.S., Sharma A., Khanna K., Kaur P. et al. Copper bioavailability, uptake, toxicity and tolerance in plants: A comprehensive review. *Chemosphere*. 2021;262:127810. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2020.127810

Lajayer H.A., Savaghebi G., Hadian J., Hatami M., Pezhmanmehr M. Comparison of copper and zinc effects on growth, micro- and macronutrients status and essential oil constituents in pennyroyal (*Mentha pulegium* L.). *Brazilian Journal of Botany*. 2017;40(2):379-388. DOI: 10.1007/s40415-016-0353-0

Łyczko J., Masztalerz K., Lipan L., Lech K., Carbonell-Barrachina Á.A., Szumny A. Chemical determinants of dried Thai basil (*O. basilicum* var. *thyrsiflora*) aroma quality. *Industrial Crops and Products*. 2020;155:112769. DOI: 10.1016/j.indcrop.2020.112769

Ma X., Han J., Wang T., Jiang R., Wang H., Wang X. et al. Extraction process optimization, composition analysis and sensory evaluation of volatile oil from Thai basil (*Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*). *Modern Food Science and Technology*. 2022;38(12):309-317. DOI: 10.13982/j.mfst.1673-9078.2022.12.0088

Mączka W., Duda-Madej A., Górny A., Grabarczyk M., Wińska K. Can eucalyptol replace antibiotics?. *Molecules*. 2021;26(16):4933. DOI: 10.3390/molecules26164933

Mir A.R., Pichtel J., Hayat S. Copper: uptake, toxicity and tolerance in plants and management of Cu-contaminated soil. *Biometals*. 2021;34(4):737-759. DOI: 10.1007/s10534-021-00306-z

Moghaddam M., Alymanesh M.R., Mehdizadeh L., Mirzaei H., Pirbalouti A.G. Chemical composition and antibacterial activity of essential oil of *Ocimum ciliatum*, as a new source of methyl chavicol, against ten phytopathogens. *Industrial Crops and Products*. 2014;59:144-148. DOI: 10.1016/j.indcrop.2014.05.006

Moghaddam M., Mehdizadeh L. Chemistry of essential oils and factors influencing their constituents. In: A.M. Grumezescu, A.M. Holban (eds). *Handbook of Food Bioengineering. Vol. 3. Soft Chemistry and Food Fermentation*. Amsterdam: Elsevier; 2017. p.379-419. DOI: 10.1016/B978-0-12-811412-4.00013-8

Moghimipour Z., Sourestani M.M., Ansari N.A., Ramezani Z. The effect of foliar application of zinc on essential oil content and composition of holy basil [*Ocimum sanctum*] at first and second harvests. *Journal of Essential Oil Bearing Plants*. 2017;20(2):449-458. DOI: 10.1080/0972060X.2017.1284609

Mousavi S.R., Galavi M., Rezaei M. Zinc (Zn) importance for crop production – a review. *International Journal of Agronomy and Plant Production*. 2013;4(1):64-68.

NIST. Mass Spectral Library (NIST/EPA/NIH). Gaithersburg, MD: National Institute of Standards and Technology; 2018.

Oliveira T.A.S., Santiago M.B., Santos V.H.P., Silva E.O., Martins C.H.G., Crotti A.E.M. Antibacterial activity of essential oils against oral pathogens. *Chemistry and Biodiversity*. 2022;19(4):e202200097. DOI: 10.1002/cbdv.202200097

Pande P., Chand S., Pandey A., Patra D.D. Effect of sole and conjoint application of iron and manganese on herb yield, nutrient uptake, oil quality vis-a-vis their optimal level in spearmint (*Mentha spicata* Linn. emend. Nathh. cv. 'Arka'). *Indian Journal of Natural Products and Resources*. 2011;2(2):242-249.

Prasad R., Shivay Y.S., Kumar D. Interactions of zinc with other nutrients in soils and plants – A review. *Indian Journal of Fertilisers*. 2016;12(5):16-26.

Pripdeevech P., Chumpolsri W., Suttiarporn P., Wongpornchai S. The chemical composition and antioxidant activities of basil from Thailand using retention indices and comprehensive two-dimensional gas chromatography. *Journal of the Serbian Chemical Society*. 2010;75(11):1503-1513. DOI: 10.2298/JSC100203125P

Sahu A., Nayak G., Bhuyan S.K., Bhuyan R., Kar D., Kuanar A. A comprehensive review on nutritive value, phytochemicals, and pharmacological activities of *Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora*. *Journal of Herbmed Pharmacology*. 2022;12(1):1-12. DOI: 10.34172/jhp.2023.01

Sahu A., Nayak G., Bhuyan S.K., Bhuyan R., Kar D., Kuanar A. Antioxidant and antimicrobial activities of *Ocimum basilicum* var. *thyrsiflora* against some oral microbes. *Multidisciplinary Science Journal*. 2024;6(3):e2024026. DOI: 10.31893/multiscience.2024026

Said-Al Ahl H.A.H., Meawad A.A., Abou-Zeid E.N., Ali M.S. Evaluation of volatile oil and its chemical constituents of some basil varieties in Egypt. *International Journal of Plant Science and Ecology*. 2015;1(3):103-106.

Sishu R., Taddesse S., Bucar F., Asres K. Chemical composition and antioxidant activity of the essential oils of *Ocimum americanum* and *Ocimum basillicum* var. *thyrsiflorum*. *The International Journal of Essential Oil Therapeutics*. 2010;4(1-2):64-68.

Information about the authors

Tong Van Giang, Dr. Sci. (Agriculture), Lecturer at the Faculty of Agriculture Forestry and Fisheries, Hong Duc University, 565 Quang Trung St., Thanh Hoa 40130, Vietnam, tongvangiang@hdu.edu.vn, https://orcid.org/0009-0000-8097-0717

Tran Thi Huyen, Dr. Sci. (Agriculture), Lecturer at the Faculty of Agriculture Forestry and Fisheries, Hong Duc University, 565 Quang Trung St., Thanh Hoa 40130, Vietnam, tranthuhuyen@hdu.edu.vn, https://orcid.org/0009-0006-3880-9544

Le Thi Thanh Huyen, Dr. Sci. (Agriculture), Lecturer at the Faculty of Agriculture Forestry and Fisheries, Hong Duc University, 565 Quang Trung St., Thanh Hoa 40130, Vietnam, lethithanhhuyen@hdu.edu.vn, https://orcid.org/0009-0007-7283-3908

Vu Ngoc Lan, Dr. Sci. (Agriculture), Lecturer at the Faculty of Agronomy, Vietnam National University of Agriculture, Trau Quy Township, Gia Lam District, Hanoi 12400, Vietnam, vnlan@vnua.edu.vn, https://orcid.org/0009-0008-5994-0159

Информация об авторах

Тонг Ван Гианг, доктор сельскохозяйственных наук, преподаватель факультета сельского хозяйства, лесного хозяйства и рыболовства, Университет Хонг Дык, 40130 Вьетнам, Тхань Хоа, ул. Куанг Чунг, 565, tongvangiang@hdu.edu.vn, https://orcid.org/0009-0000-8097-0717

Чан Тхи Хуен, доктор сельскохозяйственных наук, преподаватель факультета сельского хозяйства, лесного хозяйства и рыболовства, Университет Хонг Дык, 40130 Вьетнам, Тхань Хоа, ул. Куанг Чунг, 565, tranthuhuyen@hdu.edu.vn, https://orcid.org/0009-0006-3880-9544

Ле Тхи Тхань Хуен, доктор сельскохозяйственных наук, преподаватель факультета сельского хозяйства, лесного хозяйства и рыболовства, Университет Хонг Дык, 40130 Вьетнам, Тхань Хоа, ул. Куанг Чунг, 565, lethithanhhuyen@hdu.edu.vn, https://orcid.org/0009-0007-7283-3908

Ву Нгок Лан, доктор сельскохозяйственных наук, преподаватель факультета агрономии, Вьетнамский национальный сельскохозяйственный университет, 12400 Вьетнам, Ханой, район Джиа Лам, пос. Трау Куи, vnlan@vnua.edu.vn, https://orcid.org/0009-0008-5994-0159

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

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

The article was submitted on 19.10.2024; approved after reviewing on 11.12.2024; accepted for publication on 19.02.2025.
Статья поступила в редакцию 19.10.2024; одобрена после рецензирования 11.12.2024; принята к публикации 19.02.2025.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 58.04:581.142:577.15+633.358
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-27-37

Особенности прорастания семян гороха под действием мицелиально-субстратного экстракта вешенки

С. С. Тарасов[1], Е. В. Михалев[1], Е. К. Крутова[1], И. В. Предеина[2]

[1] Нижегородский государственный агротехнологический университет имени Л.Я. Флорентьева, Нижний Новгород, Россия

[2] Приволжский исследовательский медицинский университет, Нижний Новгород, Россия

Автор, ответственный за переписку: Сергей Сергеевич Тарасов, Tarasov_ss@mail.ru

Актуальность. В работе отражены исследования, показывающие способность водного экстракта из отработанного соломенного субстрата вешенки (далее – «экстракт») регулировать рост и развитие гороха.
Материалы и методы. Опытные семена гороха сорта 'Альбумен' замочили в 10- и 100-процентном экстракте, а далее культивировали в течение восьми суток на гидропонной среде в соответствующих растворах экстракта и в почве (серая лесная). Контролем служили растения, которые замачивали в водопроводной воде, культивировали на ней (гидропоника) и поливали водой (почва). Эффективность действия экстракта оценивали по ростовым показателям, содержанию фотосинтетических пигментов, экспрессии одного из генов, кодирующих активазу рибулозобисфосфат-карбоксилазы/оксигеназы (*RCA*), и двух генов, кодирующих изоамилазу (*ISA-1*, *ISA-2*).
Результаты. Показано ингибирование прорастания семян в первые сутки под действием 10- и 100-процентного экстракта. В суточных опытных прорастающих семенах отмечалось большее содержание сухого вещества и снижение экспрессии всех генов *ISA*, что свидетельствует о замедлении инициации прорастания семян. Установлено снижение скорости прорастания у семян, культивируемых с применением 100-процентного экстракта, а у семян, проращиваемых с применением 10-процентного экстракта, данный показатель не отличался от контрольного. Содержание фотосинтетических пигментов в опытных группах растений (100-процентная концентрация экстракта), выращенных на гидропонике, было ниже, а у растений, выращенных в почве, выше, чем у контрольных образцов.
Заключение. Экстракт в обоих дозах подавлял прорастание семян гороха и тормозил рост и развитие проростков при культивировании на гидропонной среде, состоящей из экстракта. Однако было выявлено усиление ростовых процессов и экспрессии исследуемых генов при поливе гороха экстрактом в почвенной среде.

Ключевые слова: регуляторы роста и развития растений, элиситоры, грибные экстракты, прорастание семян, фотосинтетические пигменты, экспрессия генов *RCA*, *ISA-1*, *ISA-2*

Благодарности: авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Тарасов С.С., Михалев Е.В., Крутова Е.К., Предеина И.В. Особенности прорастания семян гороха под действием мицелиально-субстратного экстракта вешенки. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):27-37. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-27-37

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-27-37

Features of pea seed germination under the effect of an extract from the mycelium substrate for oyster mushroom cultivation

Sergey S. Tarasov[1], Evgeniy V. Mikhalev[1], Elena K. Krutova[1], Irina V. Predeina[2]

[1] Nizhny Novgorod State Agrotechnological University, Nizhny Novgorod, Russia

[2] Privolzhsky Research Medical University, Nizhny Novgorod, Russia

Corresponding author: Sergey S. Tarasov, Tarasov_ss@mail.ru

Background. The presented study demonstrates the ability of an aqueous extract from the used straw substrate for oyster mushrooms (hereinafter referred to as "the extract") to regulate pea plant growth and development.
Materials and methods. Experimental seeds of the pea cultivar 'Albumen' were soaked in 10% and 100% extracts and then cultivated for eight days on a hydroponic medium in the respective extract solutions and on soil (gray forest). The control plants were soaked in tap water, cultivated in it (hydroponics), and watered (soil). The extract's effectiveness was assessed according to growth indicators, the content of photosynthetic pigments, and the expression of one of the genes encoding ribulose bisphosphate carboxylase/oxygenase activase (*RCA*) and two genes encoding isoamylase (*ISA-1* and *ISA-2*).
Results. Inhibition of seed germination on the first day under the effect of 10% and 100% extracts was shown. Higher dry matter content and a decrease in the expression of all *ISA* genes were observed in the day-old germinating experimental seeds, indicating a slowdown in the initiation of seed germination. A decrease in the germination rate was recorded in the seeds cultivated with the 100% extract, while for those germinated with the 10% extract, this indicator did not differ from the control. The content of photosynthetic pigments in the experimental plant groups (100% concentration of the extract) grown in hydroponics was lower, and in those grown on soil, it was higher than in the control samples.
Conclusion. The extract in both doses suppressed the germination of pea seeds and inhibited the growth and development of seedlings when cultivated on a hydroponic medium consisting of the extract. However, enhanced growth processes and increased expression of the studied genes were observed when pea plants were watered with the extract in a soil environment.

Keywords: plant growth and development regulators, elicitors, fungal extracts, seed germination, photosynthetic pigments, *RCA*, *ISA-1*, *ISA-2* gene expression

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

For citation: Tarasov S.S., Mikhalev E.V., Krutova E.K., Predeina I.V. Features of pea seed germination under the effect of an extract from the mycelium substrate for oyster mushroom cultivation. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):27-37. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-27-37

Введение

Прорастание – этап жизненного цикла, начинающийся с поглощения воды семенем и заканчивающийся формированием проростка, способного к фотосинтезу (Obrucheva, Antipova 1997). В онтогенезе растений прорастание считается преювенильным этапом, включающим два периода: а) период «раннего прорастания» – от начала набухания до наклевывания корня; б) период формирования проростка – от проклевывания корня до завершения формирования автотрофного проростка (образования листьев и корневой системы) (Obrucheva, Antipova, 1997). Переход из состояния покоя к прорастанию включает гидратацию тканей, мобилизацию запасных питательных веществ и активацию метаболизма (Smolikova, Medvedev, 2022).

На каждом этапе прорастания семян происходят как уникальные физиолого-биохимические и молекулярно-генетические процессы, так и универсальные, характерные для всех этапов роста и развития растений (Smolikova, Medvedev, 2022).

Одними из факторов среды, воздействующих на процесс прорастания семян, являются регуляторы роста и развития растений (РРР), в том числе используемые в сельском хозяйстве. Они способны как активировать прорастание семян, так и ингибировать ростовые процессы. В качестве сырья для получения РРР могут выступать различные компоненты растительного, животного, грибного происхождения, а также микроорганизмы (Tarasov et al., 2023). Одним из перспективных сырьевых ресурсов выступают грибы: они действуют за счет содержащихся в них регуляторных молекул (сахара, аминокислоты, пептидогликаны, хитозан, аллелопаты и другие компоненты), ряд из которых обладает элиситорным и эффекторным действием (Tarasov et al., 2023). Особую роль в сельском хозяйстве играют высшие базидиальные грибы как источник РРР, в том числе вешенка (*Pleurotus ostreatus*). Это обусловлено, в первую очередь, высокой доступностью и низкой стоимостью сырья – отработанного соломенного субстрата. Его водные экстракты, с одной стороны, могут быть перспективными РРР, способствуя улучшению процессов прорастания, повышения жизнеспособности семян и увеличению площади листьев растений (Keypour et al., 2022), а с другой стороны, данные экстракты могут быть основой для создания перспективных биологических препаратов для защиты растений от патогенной инфекции (Elsakhawy et al., 2020).

В связи с этим *целью данной работы* явилось исследование регуляторного воздействия экстракта из отработанного соломенного субстрата вешенки (далее – «экстракт») на процессы прорастания семян и развития проростков гороха (*Pisum sativum* L.).

Материалы и методы.

Для получения маточного экстракта отработанный соломенный субстрат высушивали в сухожаровом шкафу при температуре 105°С в течение 1 часа, после чего 10 г сухого вещества субстрата заливали 200 мл воды и экстрагировали в течение 6 часов при комнатной температуре, постоянно перемешивая на шейкере. Содержимое колб фильтровали, твердую фракцию удаляли. Дальнейшие работы проводили с жидким компонентом.

В качестве объекта исследования влияния экстракта на растения использовали семена гороха посевного (*Pisum sativum* L.) сорта 'Альбумен'. Опытные семена замачивали в растворах экстракта с концентрацией 10% и 100%, а контрольные – в воде. За 100-процентный экстракт принимали полученный маточный раствор после его приготовления, а 10-процентный готовили путем добавления к одному объему маточного раствора девяти объемов воды. Далее часть растений культивировали на гидропонных средах в соответствующих растворах экстракта, в качестве контроля использовали водопроводную воду. Другую часть выращивали в условиях почвы (серая лесная), где опытные образцы поливали экстрактом с концентрацией 10% и 100%, а контроль – водопроводной водой.

Регулирующее действие экстракта на показатели прорастания семян гороха оценивали путем определения ростовых (скорость прорастания, энергия прорастания, лабораторная всхожесть семян, изменение массовой доли сухого вещества в семенах и проростках) и морфометрических (масса проростка, длина корней и побегов) параметров, содержания фотосинтетических пигментов, экспрессии одного из генов, кодирующих активазу рибулозобисфосфаткарбоксилазы/оксигеназы (*RCA*), и двух генов, кодирующих изоамилазу (*ISA-1*, *ISA-2*).

Скорость прорастания (СП) оценивали по методике, основанной на количестве проросших семян за единицу времени по отношению к общему количеству семян (Ling et al., 2022), с авторской модификацией. СП определяли по количеству проросших семян ежесуточно, начиная со вторых и заканчивая четвертыми сутками (соответствующих энергии прорастания для гороха). Расчет скорости прорастания осуществляли по формуле:

$$СП = (n_1/D_1 + n_2/D_2 + n_3/D_3)/N,$$

где N – общее количество семян в партии; $D_{1,2,3}$ – число суток, прошедших после начала эксперимента, через которые фиксируется количество взошедших семян; $n_{1,2,3}$ – количество взошедших семян через соответствующие сутки от начала эксперимента. Энергию прорастания и лабораторную всхожесть определяли по ГОСТ 12038-84 (GOST 12038-84…, 1986). Сухое вещество прорастающих семян и проростков измеряли ежесуточно в течение восьми суток с использованием ГОСТ 12041-82 (GOST 12041…, 1982). Морфометрические показатели определяли общепринятыми методами, как описано в опубликованных работах (Ling et al., 2022). Содержание фотосинтетических пигментов фиксировали спектрофотометрически по Д. Арнону (Arnon, 1949).

Экспрессию генов *RCA*, *ISA-1*, *ISA-2* в зародышевой ткани прорастающих семян (зародышевый стебелек, почечка и корешок) и листьях проростков определяли с помощью полимеразной цепной реакции в реальном времени (ОТ ПЦР РВ) (Rebrikov, 2009). Пробоподготовку биоматериала проводили в соответствии с ранее описанной методикой (Tarasov, Krutova, 2023). Подбор праймеров осуществляли с использованием программы Primer-BLAST по кодирующим участкам генов (https://www.ncbi.nlm.nih.gov/tools/primer-blast) (табл. 1).

Эксперимент проводили в трех биологических повторностях, а каждый образец анализировали в трех аналитических повторностях. Результаты обрабатывали статистически, рассчитывая среднее арифметическое (M) и стандартные отклонения (σ) с использованием программы Microsoft Excel 2010. Достоверность различий оценивалось по t-критерию Стьюдента с поправкой Бонферрони и H-критерию Крускала – Уоллиса; уровень значимости достоверности – 95% (Glanz, 1999).

Таблица 1. **Нуклеотидная последовательность праймеров для изучения уровня экспрессии генов: *Ps RCA*, *Ps ISA-1* и *Ps ISA-2***

Table 1. **Nucleotide sequence of primers for studying the level of gene expression: *Ps RCA*, *Ps ISA-1*, and *Ps ISA-2***

Ген / Gene	Тип праймера / Primer type	Последовательность 5'–3' / Sequence 5'–3'	Номер NCBI / NCBI number	Температура отжига, °C / Annealing temperature, °C	Размер ампликона, пн / Amplicon size, bp
Ps Aktin	L	AACCGGAATGGTTAAGGCTG	U81047.1	60,00	292
	R	AAGCGGAGCTTCAGTGAGAA		60,00	
Ps RCA	F	TGGAGCTGTCAAAACTCCTATG	KY996489.1	56,00	290
	R	AGCATTTTGTGGAGCCTGGA		58,00	
Ps ISA-1	L	TGTGGCTTTTACCCTGGTGG	DQ092413.1	58,00	111
	R	CCCATCTGTATCCTGGACGC		58,00	
Ps ISA-2	L	CTTTGTGGGAGCGGAGACAT	DQ092414.1	58,00	276
	R	GAGTGGCCACACTCATCTCC		58,00	

Результаты и обсуждение

Ростовые показатели являются наиболее типичными и легко изучаемыми реакциями растений на действие комплексных РРР, исследование которых является базой для понимания более глубоких физиологических, биохимических и молекулярно-генетических реакций растений. В данной работе в качестве комплексного РРР использовался экстракт. Выявлено существенное подавление скорости прорастания (рис. 1) и энергии прорастания (табл. 2) под действием 100-процентного экстракта, при этом достоверного действия 10-процентного экстракта на данные показатели не выявлено. Влияние экстракта в обеих концентрациях на лабораторную всхожесть исследуемых семян установлено не было (см. табл. 2).

Исследование динамики соотношений массовой доли сухого вещества и влаги в прорастающих семенах и проростках у исследуемых растений выявило существенную зависимость от дозы экстракта. Так, у гороха наблюдалось большее содержание сухого вещества в прорастающих семенах, культивируемых с применением 100-процентного экстракта, на протяжении всего эксперимента ($p \leq 0,05$) по сравнению с контролем. (рис. 2).

Проведенный морфометрический анализ выявил ряд отличий в опытных группах. В опытных группах (Г10 и Г100) проростков гороха, выращенных на гидропонике, наблюдалось уменьшение длины корней и побегов, коэффициент «побеги / корни» был ниже, чем у контрольных образцов ($p \leq 0,05$). Однако масса сырого и сухого вещества достоверно не отличалась как в опытных, так и контрольных группах ($p \geq 0,05$) (табл. 3).

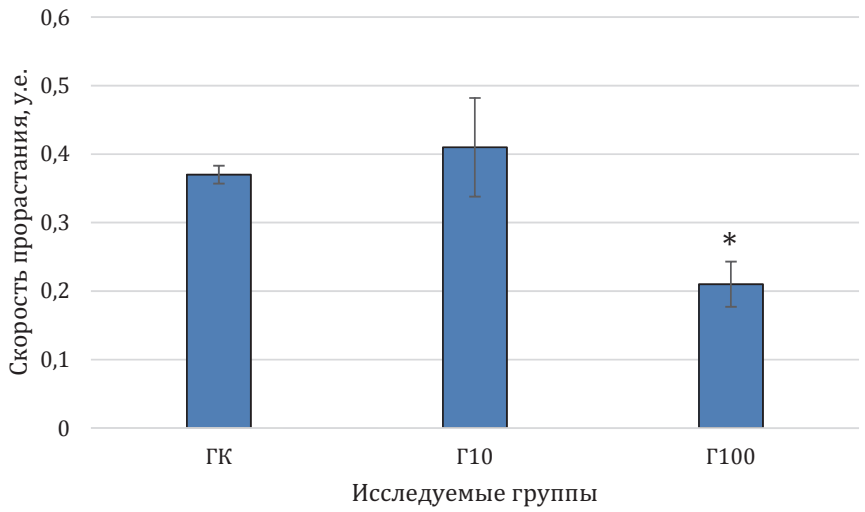


Рис. 1. **Скорость прорастания семян гороха в зависимости от дозы экстракта**
(ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; *$p \leq 0,05$ относительно контроля по t-критерию Стьюдента)

Fig. 1. **Pea seed germination rates depending on the extract's dose**
(ГК is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; *$p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test)

Таблица 2. **Всхожесть и энергия прорастания семян гороха в зависимости от дозы экстракта**

Table 2. **Germination rate and germination energy of pea seeds depending on the extract's dose**

Вариант / Option	Всхожесть через 4 суток, % (энергия прорастания) / Germination rate after 4 days, % (germination energy)	Всхожесть через 8 суток, % (лабораторная всхожесть) / Germination rate after 8 days, % (laboratory germination rate)
ГК	79,8 ± 2,1	87,6 ± 1,8
Г10	71,2 ± 2,4	89,0 ± 1,6
Г100	*59,2 ± 2,6	87,0 ± 1,0

Примечание: ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; *p ≤ 0,05 относительно контроля по t-критерию Стьюдента

Note: ГК is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; *$p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test

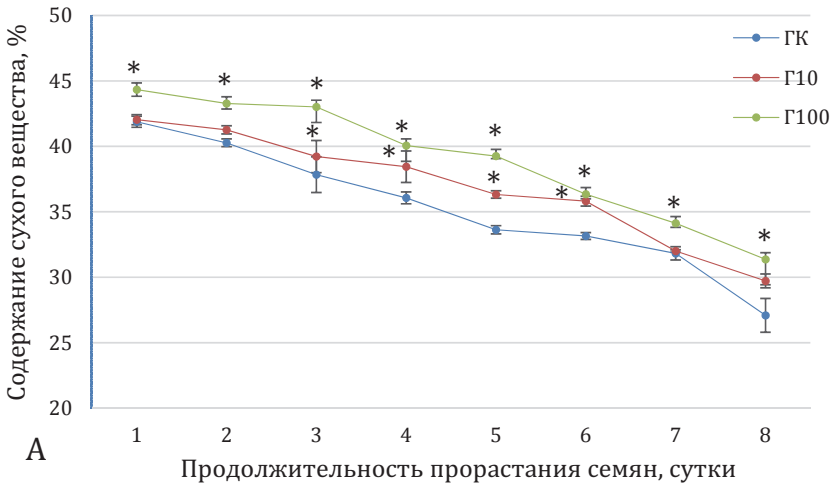


Рис. 2. **Динамика содержания доли сухого вещества в прорастающих семенах гороха в зависимости от дозы экстракта**

(ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; *p ≤ 0,05 относительно контроля по t-критерию Стьюдента)

Fig. 2. **Dry matter fraction content dynamics in germinating pea seeds depending on the extract's dose**

(ГК is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; *$p \leq 0.05$ versus the control according to *t*-Student's test)

При культивировании растений в почве с применением 100-процентного экстракта наблюдали увеличение средней массы проростка и уменьшение коэффициента «побеги / корни» (p ≤ 0,05). В остальных случаях достоверных отличий опытных образцов выявлено не было (p ≥ 0,05) (см. табл. 3).

Оценка содержания фотосинтетических пигментов показала, что концентрация хлорофиллов была ниже в образцах, культивируемых в условиях гидропоники на 100-процентном экстракте (p ≤ 0,05), а количество каротиноидов не отличалась от контрольных растений (p ≥ 0,05). В листьях гороха, выращенного в почве с применением 100-процентного экстракта, содержание фотосинтетических пигментов было выше, чем у контрольных растений. Доля пигментов в листьях проростков, культивируемых с применением 10-процентного экстракта как в условиях гидропоники, так и в условиях почвы, достоверно не имела отличий от контрольных образцов (p ≥ 0,05) (табл. 4).

Фотосинтетические пигменты являются важнейшими структурно-функциональными компонентами световой фазы фотосинтеза, результатом работы которой является образование АТФ и НАДФ*Н. Все конечные продукты световой фазы фотосинтеза используются хлоропластами для синтеза глюкозы в темновой фазе, ключевым процессом которой является цикл Кальвина, а одной из наиболее значимых реакций данного процесса считается карбоксилирование рибулозо-1,5-бисфосфата под действием рибулозобисфосфаткарбоксилазы. Данный фермент активируется рибулозобисфосфаткарбоксилазой/оксигеназой активазой, которая кодируется геном *RCA*, уровень экспрессии которых может свидетельствовать об интенсивности карбоксилирования в цикле Кальвина.

В результате эксперимента выявлено, что транскрипты гена *RCA* начинают накапливаться в зародышевой ткани уже через сутки после начала прорастания семян гороха. Количество транскриптов данного гена в тканях зародыша опытных образцов было существенно ниже по сравнению с необработанными семенами. В листьях всех опытных 8-суточных проростков гороха, культивированных на гидропонике, уровень экспрессии гена *RCA* достоверно не отличался от контрольных растений (p ≥ 0,05), а у опытных растений, культивируемых в почве, содержание иРНК гена *RCA* было выше, чем в контрольных образцах (рис. 3).

Таблица 3. Морфометрические показатели проростков гороха в зависимости от дозы экстракта (обозначения см. рис. 1)

Table 3. Morphometric parameters of pea seedlings depending on the extract's dose (for symbols, see Fig. 1)

Вариант / Option		Средняя масса проростка, г / Average seedling weight, g	Средняя длина корня, см / Average root length, cm	Средняя длина побега, см / Average shoot length, cm	Коэффициент «побег / корень» / Shoot/root ratio	Массовая доля сухого вещества в побегах, % / Dry matter mass fraction in shoots, %
Гидропоника / Hydroponics	ГК	0,51 ± 0,02	3,57 ± 0,06	1,34 ± 0,08	0,37 ± 0,028	8,16 ± 0,13
	Г10	0,52 ± 0,02	**2,81 ± 0,31	*0,74 ± 0,02	*0,26 ± 0,023	8,15 ± 0,18
	Г100	0,49 ± 0,04	*2,38 ± 0,21	*0,43 ± 0,04	*0,18 ± 0,001	7,68 ± 0,30
Почва / Soil	ГК	0,55 ± 0,02	3,72 ± 0,07	1,13 ± 0,09	0,30 ± 0,03	8,45 ± 0,23
	Г10	0,62 ± 0,01	3,83 ± 0,32	1,22 ± 0,03	0,32 ± 0,03	8,29 ± 0,27
	Г100	*0,68 ± 0,03	3,94 ± 0,45	1,10 ± 0,10	**0,27 ± 0,03	8,28 ± 0,30

Примечание: ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; *p ≤ 0,05 относительно контроля по t-критерию Стьюдента; **p ≤ 0,05 относительно контроля по H-критерию Крускала – Уоллиса

Note: ГК is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; *$p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test; **$p \leq 0,05$ versus the control according to the Kruskal–Wallis H-test

Таблица 4. Содержание фотосинтетических пигментов в листьях проростков гороха, культивируемых в условиях гидропоники и почвы, в зависимости от дозы экстракта

Table 4. Photosynthetic pigment content in pea seedlings cultivated under hydroponics and soil conditions depending on the extract's dose

Вариант / Option		Chl *a*, мг/г сыр. веса / Chl *a*, mg/g wet weight	Chl *b*, мг/г сыр. веса / Chl *b*, mg/g wet weight	Chl *a* + Chl *b*, мг/г сыр. веса / Chl *a* + Chl *b*, mg/g wet weight	Каротиноиды, мг/г сыр. веса / Carotenoids, mg/g wet weight	Соотношение Chl/Car / Chl/Car ratio
Гидропоника / Hydroponics	ГК	0,12 ± 0,01	0,05 ± 0,02	0,17 ± 0,024	0,07 ± 0,02	2,54 ± 0,21
	Г10	0,12 ± 0,01	0,05 ± 0,01	0,17 ± 0,012	0,06 ± 0,02	2,60 ± 0,21
	Г100	*0,09 ± 0,02	0,04 ± 0,01	*0,13 ± 0,02	0,07 ± 0,03	2,19 ± 0,24
Почва / Soil	ГК	0,22 ± 0,02	0,06 ± 0,02	0,28 ± 0,03	0,09 ± 0,02	3,22 ± 0,37
	Г10	0,24 ± 0,02	0,06 ± 0,01	0,31 ± 0,02	0,10 ± 0,03	2,96 ± 0,38
	Г100	*0,37 ± 0,02	*0,09 ± 0,01	*0,46 ± 0,02	*0,12 ± 0,03	3,85 ± 0,28

Примечание: ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; *p ≤ 0,05 относительно контроля по t-критерию Стьюдента; мг/г сыр. веса – миллиграммов на 1 грамм сырого веса листьев; Chl *a* – хлорофилл *a*; Chl *b* – хлорофилл *b*; Car – каротиноиды

Note: ГК is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; *$p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test; mg/g wet weight – milligrams per 1 gram of the leaf wet weight; **Chl *a*** – chlorophyll *a*; **Chl** *b* – chlorophyll *b*; Car – carotenoids

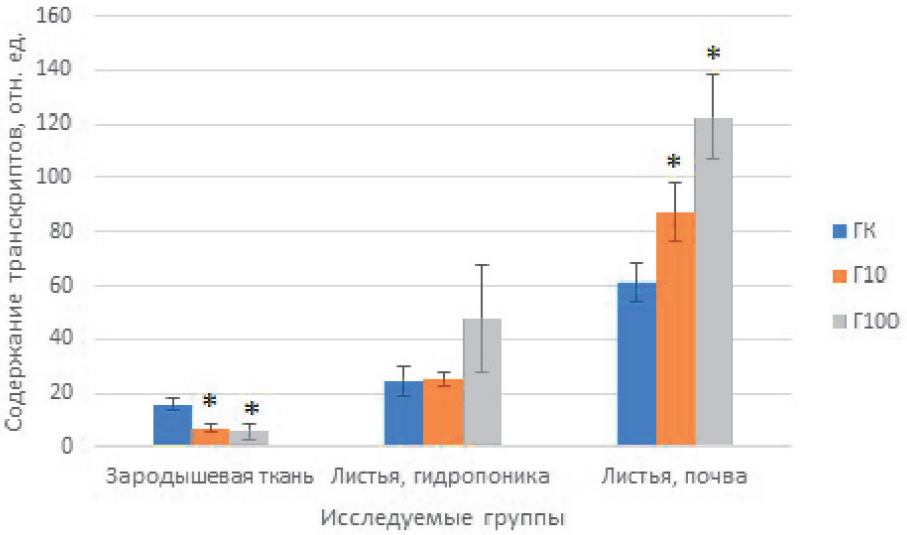


Рис. 3. Содержание транскриптов гена *RCA* в зародышевой ткани суточных прорастающих семян и листьях 8-суточных проростков гороха в зависимости от дозы экстракта

(ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; *p ≤ 0,05 относительно контроля по t-критерию Стьюдента)

Fig. 3. Content of the *RCA* gene mRNA transcripts in the embryonic tissue of one-day-old germinating seeds and the leaves of 8-day-old pea seedlings depending on the extract's dose

(ГК is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; *$p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test)

Прорастание семян растений сопряжено с гетеротрофным питанием, при котором происходит расщепление питательных веществ запасных тканей семян. Важнейшим запасным полимером растений является крахмал, а его гидролиз связан с работой ряда ферментов, в том числе изоамилаз. Именно данные ферменты расщепляют амилопектин, являющийся наряду с амилозой компонентом крахмала. Изоамилазы кодируются генами *ISA*, по уровню экспрессии которых можно судить об интенсивности образования новых молекул фермента.

В результате данной работы изучалась экспрессия генов *ISA-1* и *ISA-2* как в зародышевой ткани прорастающих семян, так и в листьях проростков. Установлено, что экстракт в обеих концентрациях существенно подавлял экспрессию как гена *ISA-1*, так и гена *ISA-2* в тканях зародыша суточных проростков семян (рис. 4). В листьях проростков, культивируемых на гидропонике как с применением 10-, так и 100-процентного экстракта, демонстрировалось существенное увеличение накопления и РНК гена *ISA-1* (см. рис. 4, А), но при этом показано падение экспрессии гена *ISA-2* (см. рис. 4, Б). В листьях гороха, выращенного в почве с применением 10-процентного экстракта, содержание всех иРНК генов *ISA* достоверно не отличалась от контрольных образцов (p ≥ 0,05), а в проростках, выращенных с применением 100-процентного экстракта, оно было выше, чем в контроле (см. рис. 4).

Замедление процессов прорастания семян гороха под действием 100-процентного экстракта на ранних этапах подтверждается данными по скорости прорастания (см. рис. 1), энергии прорастания (см. табл. 2), динамике содержания сухого вещества (см. рис. 2), снижению уровня экспрессии гена *RCA* (см. рис. 3) и генов *ISA-1* и *ISA-2* в зародышевой ткани (см. рис. 4). Действие 10-процентного экстракта ингибировало экспрессию генов *RCA* (см. рис. 3), *ISA-1* и *ISA-2* (см. рис. 4) и увеличивало массовую долю сухого вещества по сравнению с контролем (см. рис. 2), что также свидетельствует о замедлении процессов прорастания. Но данная концентрация не влияла на скорость (см. рис. 1) и энергию (см. табл. 2) прорастания семян гороха. Полученные результаты, по-видимому, обусловлены высокими дозами некоторых компонентов экстракта. В частности, на прорастание, возможно, оказали влияние относительно высокие концентрации простых сахаров (To et al., 2002), элиситоров (в том числе хитозана и β-глюкана) (Song et al., 2021), гуминовых веществ (ГВ) (Kulikova et al., 1997). Элиситоры в составе экстракта, по-видимому, могли связываться с рецептором MAP-киназного пути (Faugeron-Girard et al., 2020), который запускал каскад реакций, усиливая экспрессию генов биосинтеза АБК (Song et al., 2021), что в свою очередь тормозило прорастание семян гороха.

Снижение коэффициента «побеги / корни», то есть увеличение длины корней относительно побегов, во всех опытных образцах (см. табл. 3), вероятно, обусловлено стимулирующим действием компонентов экстракта на процессы корнеобразования. В частности, ГВ способны стимулировать рост корневых волосков и усиливать процессы растяжения клеток, что способствует росту длины корней (Pishchik et al., 2019). Считается, что ГВ обладают ауксиноподобным действием (Nardi et al., 2002), однако сами по себе ГВ не имеют гормоноподобных свойств, а их работа, возможно, связана с действием на микрофлору ризосферы или образованием сигнальных молекул самих клеток растений (Pishchik et al., 2019).

Снижение содержания фотосинтетических пигментов в проростках гороха, культивируемых на 100-процентном экстракте в условиях гидропоники, вероятно, обусловлено высокими дозами ГВ, что демонстрировалось в работах Н. А. Куликовой с соавторами (Kulikova et al., 1997), где было показано, что водная вытяжка ГВ из торфа оказывает стимулирующее действие на фотосинтез растений в области низких концентраций (< 0,3 г/л), а в области больших (> 0.3 г/л) отмечено угнетение процесса фотосинтеза. Таким образом, действие препарата

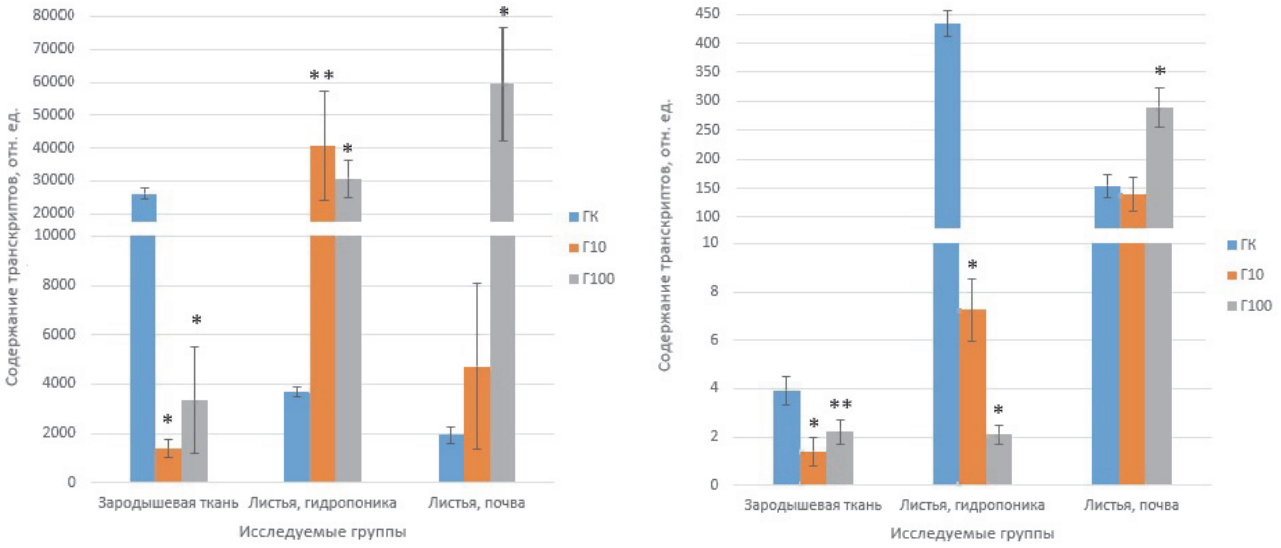


Рис. 4. Содержание транскриптов генов *ISA-1*(А) и *ISA-2* (Б) в зародышевой ткани суточных прорастающих семян и листьях 8-суточных проростков гороха в зависимости от дозы экстракта
(ГК – контроль; Г10, Г100 – прорастающие семена в 10- и 100-процентных растворах экстракта отработанного соломенного субстрата вешенки; *p ≤ 0,05 относительно контроля по t-критерию Стьюдента; **p ≤ 0,05 относительно контроля по H-критерию Крускала – Уоллиса)

Fig. 4. Content of the *ISA-1* (A) and *ISA-2* (Б) gene mRNA transcripts in the embryonic tissue of one-day-old germinating seeds and the leaves of 8-day-old pea seedlings depending on the extract's dose
(ГК is the control; Г10 and Г100 denote seeds germinating in the 10% and 100% solutions of the extract from the used straw substrate for oyster mushrooms; *$p \leq 0.05$ versus the control according to Student's *t*-test; **$p \leq 0,05$ versus the control according to the Kruskal–Wallis H-test)

ГВ аналогично действию 100-процентного экстракта. При этом культивирование растений с применением 10-процентного экстракта в олиготрофных условиях гидропоники не оказывало существенного воздействия на содержание фотосинтетических пигментов, что, возможно, связано с недостаточностью минерального азота в среде (Smythers et al., 2020). Отсутствие влияния 10-процентного экстракта на содержание фотосинтетических пигментов у растений, культивируемых в эвтрофных условиях почвы, вероятнее всего, связано с существенным уменьшением концентрации ГВ.

Причиной увеличения концентрации фотосинтетических пигментов в листьях гороха, культивируемого с применением 100-процентного экстракта в условиях почвы, возможно, было обусловлено оптимальными концентрациями ГВ при данной технологии выращивания (Sakr et al., 2017). ГВ, в свою очередь, способствовали усилению процессов поглощения элементов минерального питания за счет усиления H^+-АТФазной активности клеток корней, изменения механических свойств почвы и структуры ризосферы (Olaetxea et al., 2019).

Изменение уровня экспрессии генов *RCA*, *ISA-1*, *ISA-2*, вероятно, было обусловлено как прямым действием компонентов экстракта, так и опосредованно через гормональные и иные сигнальные пути. Снижение уровня экспрессии генов *RCA*, *ISA-1* и *ISA-2* в зародышевых тканях прорастающих семян (Г10 и Г100), а также гена *ISA-2* в листьях всех опытных групп проростков гороха, выращенных на гидропонике, видимо, связано с общим механизмом торможения процессов прорастания за счет высоких концентраций, содержащихся в экстракте простых сахаров (To et al., 2002), элиситоров (в том числе хитозана и β-глюкана) (Song et al., 2021), ГВ (Kulikova et al., 1997), сигнальный механизм которых еще предстоит изучить. Усиление экспрессии генов *RCA* в листьях всех опытных групп гороха, культивируемых в почве, *ISA-1* в листьях всех опытных групп гороха, выращенных на гидропонике, а также в условиях почвы с применением 100-процентного экстракта и *ISA-2* в группе Г100, выращенных в почве, возможно, обусловлено не только внешними сигналами, но и внутритканевыми индуктивными процессами. Так, при увеличении концентрации фотосинтетических пигментов ускоряется процесс образования АТФ в хлоропластах, что в свою очередь требует активации ферментов темновой фазы. Это, по-видимому, дает сигнал клетке о необходимости усиления экспрессии генов, кодирующих ферменты цикла Кальвина, в том числе и *RCA*, изучаемый в данной работе. Повышение уровня синтеза глюкозы приводит к ее полимеризации, то есть к образованию крахмала, который накапливается в хлоропластах, но для нормального фотосинтеза должен быть перемещен в аттрагирующие ткани или использован для метаболизма. Это требует активации его амилолиза, в том числе и за счет усиления экспрессии генов, кодирующих амилолитические ферменты, такие как изоамилазы. Таким образом, усиление уровня экспрессии генов *ISA* в листьях опытных растений обусловлено необходимостью расщеплять накопившийся в хлоропластах крахмал.

Ростостимулирующий эффект 100-процентного экстракта на проростки гороха, культивируемого в условиях почвы, вероятно, обусловлен положительным влиянием компонентов, содержащихся в экстракте в определенных дозах. Вероятное стимулирование процессов прорастания могло быть вызвано элиситорным воздействием компонентов экстракта, например за счет влияния хито-

зана и β-глюканов (типичные элиситоры) (Faugeron-Girard et al., 2020). Стимулирующие действие элиситоров на прорастание семян демонстрировалось в различных исследованиях (Gong et al., 2018; De Britto et al., 2021). Несмотря на то что первично элиситоры оказывают ингибирующие влияние на прорастание семян (Song et al., 2021), что также продемонстрировано в данной работе, в последующем они, по-видимому, запускают механизмы гормезиса, что приводит к усилению процессов прорастания и роста растений. Установлено, что взаимодействие элиситора с рецептором усиливает экспрессию *PR*-генов (Faugeron-Girard et al., 2020), кодирующих различные гидролитические белки, расщепляющие биополимеры фитопатогенов. Возможно, что транскрипционные факторы, активирующиеся каскадом реакций сигнальных систем после связывания их рецептора с элиситором, также способны активировать и экспрессию генов гидролаз, участвующих в прорастании семян, что в свою очередь могло приводить к активации процессов биосинтеза ростостимулирующих фитогормонов, в том числе индолил-3-уксусной кислоты (ИУК), и снижать активность оксидазы ИУК (Li, 2019). Это способствовало увеличению массы проростков (Colman et al., 2019) и усилению экспрессии генов *RCA*, *ISA-1*, *ISA-2*. Однако данный ответ имел определенный временной лаг, молекулярный механизм которого еще предстоит изучить.

Возможно, ростостимулирующий эффект на опытные растения, культивируемые в почве, обусловлен действием ГВ (Izosimov, 2016; Olaetxea et al., 2018), которые содержались в экстракте. Считается, что действие ГВ связано с их влиянием на механические свойства почвы, ризосферу корней и взаимодействие микроорганизмов с растениями, а также с усилением H^+-АТФазной активности клеток корней. Это приводило к повышению концентрации цитокинов в побегах и усиливало АБК-опосредованное увеличение гидравлической проводимости (Olaetxea et al., 2019). Демонстрировалось влияние гуминового препарата на усиление энергии прорастания, процессов корнеобразования, улучшение структуры и качества урожая (увеличение количество колосьев, семян в колосе, массы 1000 семян, клейковины в зерне), увеличение доступности элементов минерального питания (азот, фосфор, калий) пшеницы (Izosimov, 2016). По-видимому, ростостимулирующий эффект связан с активацией синтеза ауксинов и гиббереллинов (Izosimov, 2016). До конца не ясен механизм физиологического действия ГВ, так как ряд авторов считает, что они способны проникать в клетки (Popov, 2007), но только в виде фульвокислот и других низкомолекулярных форм (Pishchik et al., 2019). При этом действие ГВ на растение, по-видимому, обусловлено, в первую очередь, мембранотропным действием, активирующим обменные процессы, ростовые процессы, иммунитет и повышающим устойчивость к стресс-факторам (Izosimov, 2016; Pishchik et al., 2019).

Выводы

1. Экстракт с дозой 10% не оказывал достоверного влияния на скорость, энергию прорастания, лабораторную всхожесть семян гороха и незначительно замедлял расщепление запанного вещества (4–6-е сутки прорастания). Воздействие 100-процентного экстракта снижало скорость и энергию прорастания семян и замедляло деградацию сухого вещества, но не оказывало достоверного воздействия на лабораторную всхожесть семян гороха.

2. Показано уменьшение длины корней и побегов у проростков, культивированных с применением всех доз экстракта, выращенных в условиях гидропоники, а у растений, культивируемых в почве, выявлено увеличение массы проростков. По остальным морфометрическим показателем изменений не зафиксировано.

3. Выявлено как ингибирующее, так и стимулирующее действие высоких доз экстракта на содержание фотосинтетических пигментов, зависящее от среды культивирования. Так, у растений, выращенных с применением 100-процентного экстракта в условиях гидропоники, содержание фотосинтетических пигментов было ниже, а у растений, произраставших в почве, напротив, их содержание было выше. В опытных группах с применением 10-процентного экстракта, как в условиях гидропоники, так и в условиях почвы, достоверных изменений выявлено не было.

4. Экспрессия генов *RCA*, *ISA-1* и *ISA-2* в зародышевой ткани всех опытных суточных прорастающих семян была существенно ниже, чем в контроле. Содержание иРНК гена *RCA* в листьях опытных гидропонных растений достоверно не отличалось от контроля, а у растений, культивируемых в почве с применением как 10-процентного, так и 100-процентного экстракта, оно было выше, чем в контроле. Выявлено усиление накопления транскриптов гена *ISA-1* в листьях всех опытных гидропонных растений и выращенных в почве с применением 100-процентного экстракта, но не с использованием 10-процентного экстракта. Накопление иРНК гена *ISA-2* в листьях опытных гидропонных растений было ниже, а у гороха, выращенного в почве при поливе 10-процентным экстрактом, не отличалось от контроля и увеличивалось при использовании 100-процентного экстракта.

5. Экстракт в высоких дозах (100-процентный маточный раствор) на начальных этапах прорастания ингибирует рост и развитие семян гороха. В дальнейшем, при культивировании растений в почве, он способен активировать ростовые процессы, в том числе усиливая корнеобразование, ускоряя экспрессию генов фотосинтеза, дыхания и оборота питательных веществ, увеличивая концентрацию фотосинтетических пигментов и общей биомассы, что делает его перспективным регулятором роста и развития. В свою очередь, 100-процентный маточный раствор может стать перспективным сырьем для получения высококонцентрированных суспензий с последующим их нанесением на семена в виде пленок, что позволит применять данный препарат в промышленных масштабах.

References / Литература

Arnon D.I. Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*. 1949;24(1):1-15. DOI: 10.1104/pp.24.1.1

Colman S.L., Salcedo M.F., Mansilla A.Y., Iglesias M.J., Fiol D.F., Martín-Saldaña S. et al. Chitosan microparticles improve tomato seedling biomass and modulate hormonal, redox and defense pathways. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2019;143:203-211. DOI: 10.1016/j.plaphy.2019.09.002

De Britto S., Joshi S.M., Jogaiah S. Trehalose: A mycogenic cell wall elicitor elicit resistance against leaf spot disease of broccoli and acts as a plant growth regulator. *Biotechnology Reports*. 2021;32:e00690. DOI: 10.1016/j.btre.2021.e00690

Elsakhawy T., AlKahtani M.D.F., Sharshar A.A.H., Attia K.A., Hafez Y.M., Abdelaal K.A.A. Efficacy of mushroom metabo-

lites (*Pleurotus ostreatus*) as a natural product for the suppression of broomrape growth (*Orobanche crenata* Forsk) in faba bean. *Plants (Basel)*. 2020;9(10):1265. DOI: 10.3390/plants9101265

Faugeron-Girard C., Gloaguen V., Koçi R., Célérier J., Raynaud A., Moine C. Use of a *Pleurotus ostreatus* complex cell wall extract as elicitor of plant defenses: from greenhouse to field trial. *Molecules*. 2020;25(5):1094. DOI: 10.3390/molecules25051094

Glanz S.A. Primer of Biostatistics. Moscow: Praktika; 1999. [in Russian] (Гланц С. Медико-биологическая статистика. Москва: Практика; 1999). URL: https://medstatistic.ru/articles/glantz.pdf [дата обращения: 12.02.2014].

Gong M., Guan Q., Lin T., Lan J., Liu S. Effects of fungal elicitors on seed germination and tissue culture of *Cymbidium goeringii*. *AIP Conference Proceedings*. 2018;1956:020045. DOI: 10.1063/1.5034297

GOST 12038-84. Interstate standard. Agricultural seeds. Methods for determination of germination. Moscow: Standartinform; 1986. [in Russian] (ГОСТ 12038-84. Межгосударственный стандарт. Семена сельскохозяйственных культур. Методы определения всхожести. Москва: Стандартинформ; 1986). URL: http://docs.cntd.ru/document/gost-12038-84 [дата обращения: 22.05.2024].

GOST 12041-82. Interstate standard. Seed of farm crops. Method for determination of moisture content. Moscow: Standartinform; 1982. [in Russian] (ГОСТ 12041-82. Межгосударственный стандарт. Семена сельскохозяйственных культур. Метод определения влажности. Москва: Стандартинформ; 1982). URL: http://docs.cntd.ru/document/gost-12041-82 [дата обращения: 22.05.2024].

Izosimov A.A. Physico-chemical properties, biological activity and detoxifying ability of humic preparations differing in the genesis of organic raw materials (Fisiko-khimicheskiye svoystva, biologicheskaya aktivnost i detoksitsiruyushchaya sposobnost guminovykh preparatov, otlichayushchikhsya genezisom organicheskogo syrya) [dissertation]. Moscow: Moscow State University; 2016. [in Russian] (Изосимов А.А. Физико-химические свойства, биологическая активность и детоксицирующая способность гуминовых препаратов, отличающихся генезисом органического сырья: дис. … канд. биол. наук. Москва: Московский государственный университет; 2016).

Keypour S., Hassani S.B., Motevalli S., Irankhahi P. Aqueous extracts of medicinal mushrooms *Ganoderma lucidum* and *Pleurotus eryngii* (Agaricomycetes) can affect seed germination and seedling survival. *International Journal of Medicinal Mushrooms*. 2022;24(4):75-81. DOI: 10.1615/intjmedmushrooms.2022043470

Kulikova N.A., Perminova I.V., Lebedeva G.F., Matorin D.N. The influence of organic matter in aqueous and alkaline peat extracts on plant photosynthesis (Vliyaniye organicheskogo veshchestva vodnoy i shchelochnoy vytyazhek torfa na fotosintez rasteniy). *Moscow University Bulletin. Series 16, Biology*. 1997;(2):36-41. [in Russian] (Куликова Н.А., Перминова И.В., Лебедева Г.Ф., Маторин Д.Н. Влияние органического вещества водной и щелочной вытяжек торфа на фотосинтез растений. *Вестник Московского университета. Серия 16, Биология*. 1997;(2):36-41).

Li R., He J., Xie H., Wang W., Bose S.K., Sun Y. et al. Effects of chitosan nanoparticles on seed germination and seedling growth of wheat (*Triticum aestivum* L.). *International Journal of Biological Macromolecules*. 2019;126:91-100. DOI: 10.1016/j.ijbiomac.2018.12.118

Ling Y., Zhao Y., Cheng B., Tan M., Zhang Y., Li Z. Seed priming with chitosan improves germination characteristics associated with alterations in antioxidant defense and dehydration-responsive pathway in white clover under water stress. *Plants (Basel)*. 2022:11(15):2015. DOI: 10.3390/plants11152015

Nardi S., Pizzeghello D., Muscolo A., Vianello A. Physiological effects of humic substances on higher plants. *Soil Biology and Biochemistry*. 2002;34(11):1527-1536. DOI: 10.1016/S0038-0717(02)00174-8

Obrucheva N.V., Antipova O.V. Morphology and physiology of seed germination (Morfologiya i fiziologiya prorastaniya semyan). In: T.B. Batygina (ed.). *Embryology of Flowering Plants. Terminology and Concepts: In 3 Volumes. Vol. 2*. St. Petersburg: Mir i Semya; 1997. p.667-681. [in Russian] (Обручева Н.В., Антипова О.В. Морфология и физиология прорастания семян. В кн.: *Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: в 3-х томах. Т. 2* / под ред. Т.Б. Батыгиной. Санкт-Петербург: Мир и семья; 1997. С.667-681).

Olaetxea M., De Hita D., Garcia C.A., Fuentes M., Baigorri R., Mora V. et al. Hypothetical framework integrating the main mechanisms involved in the promoting action of rhizospheric humic substances on plant root- and shoot- growth. *Applied Soil Ecology*. 2018;123:521-537. DOI: 10.1016/j.apsoil.2017.06.007

Olaetxea M., Mora V., Bacaicoa E., Baigorri R., Garnica M., Fuentes M. et al. Root ABA and H^+-ATPase are key players in the root and shoot growth-promoting action of humic acids. *Plant Direct*. 2019;3(10):e00175. DOI: 10.1002/pld3.175

Pishchik V.N., Boytsova L.V., Vorob'ev N.I. Effect of humic substances on plants and rhizosphere microorganisms in plant–microbial systems. *Agricultural Chemistry*. 2019;(3):85-95. [in Russian] (Пищик В.Н., Бойцова Л.В., Воробьев Н.И. Влияние гуминовых веществ на растения и ризосферные микроорганизмы в растительно-микробных системах. *Агрохимия*. 2019;(3):85-95). DOI: 10.1134/S0002188119030116

Popov A.I. Possible mechanisms of the effect of humic substances when they enter plants (Vozmozhnye mekhanizmy deystviya guminovykh veshchestv pri ikh popadanii v rasteniya). In: *Humic Substances in the Biosphere. Proceedings of the 4th All-Russian Scientific Conference; December 19–21, 2007; Moscow*. Moscow; 2007. p.509-514. [in Russian] (Попов А.И. Возможные механизмы действия гуминовых веществ при их попадании в растения. В кн.: *Гуминовые вещества в биосфере. Труды IV Всероссийской научной конференции; 19–21 декабря 2007 г.; г. Москва*. Москва; 2007. С.509-514).

Rebrikov D.V. (ed.). Real-time PCR (PTsR v realnom vremeni). 2nd ed. Moscow: Laboratoriya Znaniy; 2009. [in Russian] (ПЦР в реальном времени / под ред. Д.В. Ребрикова. 2-е изд. Москва: Лаборатория знаний; 2009).

Sakr M.T., El-Sarkassy N.M., Fuller M.P. Exogenously applied antioxidants and biostimulants counteract the adverse effect of biotic stress in wheat plant. *Agricultural Research and Technology*. 2017;12(4):555853. DOI: 10.19080/artoaj.2017.12.555853

Smolikova G., Medvedev S. Seed-to-seedling transition: novel aspects. *Plants (Basel)*. 2022;11(15):1988. DOI: 10.3390/plants11151988

Smythers A.L., McConnell E.W., Lewis H.C., Mubarek S.N., Hicks L.M. Photosynthetic metabolism and nitrogen reshuffling are regulated by reversible cysteine thiol oxidation following nitrogen deprivation in *Chlamydomonas. Plants (Basel)*. 2020;9(6):784. DOI: 10.3390/plants9060784

Song J., Shang L., Wang X., Xing Y., Xu W., Zhang Y. et al. MAPK11 regulates seed germination and ABA signaling in tomato by phosphorylating SnRKs. *Journal of Experimental Botany*. 2021:72(5):1677-1690. DOI: 10.1093/jxb/eraa564

Tarasov S.S., Krutova E.K. Oxidative homeostasis in germinating pea seeds (*Pisum sativum* L.) depending on ultrasonic exposure duration. *Biophysics*. 2023;68:435-442. DOI: 10.1134/S0006350923030211

Tarasov S.S., Mikhalev E.V., Rechkin A.V., Krutova E.K. Plant growth and development regulators: classification, nature and mechanism of action. *Agricultural Chemistry*. 2023;(9):65-80 [in Russian] (Тарасов С.С., Михалёв Е.В., Речкин А.В., Крутова Е.К. Регуляторы роста и развития растений: классификация, природа и механизм действия. *Агрохимия*. 2023;(9):65-80). DOI: 10.31857/S0002188123090120

To J.P.C., Reiter W.D., Gibson S.I. Mobilization of seed storage lipid by *Arabidopsis* seedlings is retarded in the presence of exogenous sugars. *BMC Plant Biology*. 2002;2:4. DOI: 10.1186/1471-2229-2-4

Информация об авторах

Сергей Сергеевич Тарасов, старший преподаватель, Нижегородский государственный агротехнологический университет имени Л.Я. Флорентьева, 603107 Россия, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97, Tarasov_ss@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7774-6968

Евгений Васильевич Михалев, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, Нижегородский государственный агротехнологический университет имени Л.Я. Флорентьева, 603107 Россия, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97, zajakyn1898@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-4320-8410

Елена Константиновна Крутова, кандидат биологических наук, доцент, заведующая кафедрой, Нижегородский государственный агротехнологический университет имени Л.Я. Флорентьева, 603107 Россия, Нижний Новгород, пр. Гагарина, 97, elena.krutova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-0456-7923

Ирина Викторовна Предеина, ассистент, Приволжский исследовательский медицинский университет, 603104 Россия, Нижний Новгород, ул. Гагарина, 70, job.piv@gmail.com, https://orcid.org/0009-0008-9023-7592

Information about the authors

Sergey S. Tarasov, Senior Lecturer, Nizhny Novgorod State Agrotechnological University, 97 Gagarina Ave., Nizhny Novgorod 603107, Russia, Tarasov_ss@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7774-6968

Evgeniy V. Mikhalev, Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Nizhny Novgorod State Agrotechnological University, 97 Gagarina Ave., Nizhny Novgorod 603107, Russia, zajakyn1898@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-4320-8410

Elena K. Krutova, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Head of a Department, Nizhny Novgorod State Agrotechnological University, 97 Gagarina Ave., Nizhny Novgorod 603107, Russia, elena.krutova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-0456-7923

Irina V. Predeina, Assistant, Privolzhsky Research Medical University, 70 Gagarina Ave., Nizhny Novgorod 603104, Russia, job.piv@gmail.com, https://orcid.org/0009-0008-9023-7592

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

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

Статья поступила в редакцию 09.04.2024; одобрена после рецензирования 12.11.2024; принята к публикации 09.02.2025.
The article was submitted on 09.04.2024; approved after reviewing on 12.11.2024; accepted for publication on 09.02.2025.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 633.16:631.527
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-38-51

Адаптивность, пластичность и стабильность урожайности голозерного ячменя

Н. В. Тетянников

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

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

Актуальность. Голозерные формы ячменя представляют практический интерес не только с селекционной точки зрения, но и с производственной. Их зерно характеризуется большей питательной ценностью в сравнении с пленчатыми и меньшей экономической затратностью при послеуборочной обработке. При комплексном изучении исходного материала по важным хозяйственно ценным признакам особая роль отводится анализу не только адаптивности растений, но и их стабильной урожайности.
Материалы и методы. Объектом исследования послужили 60 образцов голозерного ячменя, относящиеся к 15 внутривидовым разновидностям. Изучение проведено в 2020–2022 гг. в полевых условиях Московской области в соответствии с методическими указаниями ВИР и методикой полевого опыта в изложении Б. А. Доспехова. Для оценки адаптивности и стабильности изучаемых генотипов применялись различные статистические методы: КА, ИС, b_i, S^2d_i, θ_i, $\theta_{(i)}$, W_i^2, σ_i^2, CV, $S^{(1)}$, $S^{(2)}$, $S^{(3)}$, $S^{(6)}$, $NP^{(1-4)}$, KR.
Результаты и заключение. Среди многорядных образцов относительно высокую урожайность продемонстрировали Местный (к-17948), (к-18071), N167 (к-11070), ‘Омский Голозерный 2’ (2539*) (245,0–308,8 г/м^2), среди двурядных образцов – Линия-1289 (к-29336), Ц-99-2837 (к-30796), ‘Омский Голозерный 1’ (2538*) (177,9–269,5 г/м^2). Наиболее тесная связь урожайности отмечена с массой зерна с колоса (r = 0,64) и массой зерна с растения (r = 0,58). Достоверная корреляция выявлена между массой 1000 зерен и продуктивной кустистостью (r = 0,67), а также между массой зерна с колоса и массой зерна с растения (r = 0,70). Высокоурожайные образцы голозерного ячменя не отличались высокой стабильностью по годам. Сильная корреляция урожайности отмечена с КА, ИС, и b_i; (r = 0,85–0,93), что позволяет их использовать для отбора генотипов с более равномерным сочетанием урожайности и стабильности. Относительно высокой урожайностью и стабильностью обладали образцы Местный (к-17948) и N167 (к-11070), а также двурядный сорт ‘Омский Голозерный 1’ (2538*).

Ключевые слова: биоразнообразие, генотип, *Hordeum vulgare* L., продуктивность, разновидность

Благодарности: исследование проведено в рамках реализации государственного задания Федерального научного селекционно-технологического центра садоводства и питомниководства № 0432-2021-0003 «Сохранить, пополнить, изучить генетические коллекции сельскохозяйственных растений и создать репозитории плодовых и ягодных культур, заложенные свободными от вредоносных вирусов растениями».
Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку данной работы.

Для цитирования: Тетянников Н.В. Адаптивность, пластичность и стабильность урожайности голозерного ячменя. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):38-51. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-38-51

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-38-51

Adaptability, plasticity, and yield stability in hulless barley

Nikolay V. Tetyannikov

Federal Horticultural Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, Moscow, Russia

Corresponding author: Nikolay V. Tetyannikov, tetyannikovnv@ya.ru

Background. Hulless barley is of practical interest not only for plant breeders but also for crop producers. The nutritional value of its grain is higher and economic costs of post-harvest processing are less than those of hulled barley. Analyzing both plant adaptability and yield stability is a key factor in a comprehensive study of source materials for important agronomic traits.
Materials and methods. Sixty hulless barley accessions belonging to 15 intraspecific varieties served as the material for the study conducted in 2020–2022 in the fields of Moscow Province according to the guidelines of VIR and the methodology of field trial by B. A. Dospekhov. Adaptability and stability were assessed in the studied genotypes using various statistical indicators: CA, IS, b_i, S^2d_i, θ_i, $\theta_{(i)}$, W_i^2, σ_i^2, CV, $S^{(1)}$, $S^{(2)}$, $S^{(3)}$, $S^{(6)}$, $NP^{(1-4)}$, and KR.
Results and conclusion. High-yielding among the six-row accessions were Local (k-17948), (k-18071), N167 (k-11070) and 'Omsky Golozerny 2' (2539*) (245.0–308.8 g/m^2), and among the two-row ones, Line-1289 (k-29336), C-99-2837 (k-30796) and 'Omsky Golozerny 1' (2538*) (177.9–269.5 g/m^2). The grain weight per ear (r = 0.64) and grain weight per plant (r = 0.58) were found to have the closest relationship to yield. Significant correlations were found between 1000-grain weight and productive bushiness (r = 0.67), as well as between grain weight per ear and grain weight per plant (r = 0.70). High-yielding hulless accessions failed to demonstrate high stability across all growing seasons. Yield had strong correlations with CA, IS, and b_i (r = 0.85–0.93), so they can be used to select genotypes with a more balanced combination of yield and stability. Relatively high yields and stability were observed in the six-row genotypes Local (k-17948) and N167 (k-11070), as well as in the two-row cultivar 'Omsky Golozerny 1' (2538*).

Keywords: biodiversity, genotype, *Hordeum vulgare* L., productivity, variety

Acknowledgements: the research was carried out within the framework of the state task assigned to the Federal Horticultural Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, No. 0432-2021-0003 "Preserve, replenish, and study genetic collections of agricultural plants and establish repositories of fruit and berry crops planted free of viruses".
The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Tetyannikov N.V. Adaptability, plasticity, and yield stability in hulless barley. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):38-51. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-38-51

Введение

В Российской Федерации основные сельскохозяйственные угодья традиционно заняты пшеницей и ячменем, значимость которых как продовольственных и стратегически важных культур сложно переоценить. По данным Федеральной службы государственной статистики (https://rosstat.gov.ru/), в России посевные площади ярового ячменя в хозяйствах всех категорий за 2023 г. составили порядка 7247,1 тыс. га, при мировой занимаемой площади около 47 млн га. Из-за меньшей требовательности данной культуры к условиям окружающей среды ее возделывают в различных географических регионах с умеренным, континентальным и субтропическим климатом (Verstegen et al., 2014).

Прежде всего, ячмень (*Hordeum vulgare* L.) является кормовой культурой, и его основные производственные объемы используются для кормления животных. Вегетативные части и зерно используются в качестве фуража, в виде комбикормов для крупного и мелкого рогатого скота, свиней, домашней птицы. Второе значимое направление использования ячменя – это солодоращение, что является важным этапом при производстве алкогольных напитков. Также в научной литературе неоднократно упоминается, что благодаря своему химическому составу ячмень может выступать в качестве сырья для производства здоровых и функциональных продуктов питания, что определяет третье производственное направление (Geng et al., 2022). В сухом веществе зерновки ячменя содержится достаточно высокое количество белка, углеводов, клетчатки, а именно: бета-глюканов, липидов, минералов, фитохимических веществ, включая фенольные кислоты, флавоноиды, лигнаны, токолы, фитостеролы и фолаты (Raj et al., 2023), что может способствовать снижению уровня холестерина, уменьшению риска сердечных заболеваний, регулированию уровня сахара в крови.

В этом ключе отечественные и зарубежные исследователи указывают на большой практический интерес и производственную привлекательность использования голозерного ячменя не только в качестве фуражной культуры, но и как перспективный продукт питания для человека. В то же время получение зерна, свободного от цветочных чешуй, способствует снижению затрат на послеуборочную обработку (Sidorenko et al., 2016). Считается, что основными признаками, по которым шла доместикация ячменя, были ломкость колоса, рядность колоса, а также голая зерновка (Salamini et al., 2002; Pourkheirandish, Komatsuda, 2007). Для голозерного ячменя характерна голая зерновка, легко отделяемая от пленки, что принято связывать с отсутствием склеивающего липидного слоя между эпидермисом околоплодника зерновки и цветковыми чешуями (Lukina et al., 2022). Известно, что пленчатость является доминантным признаком, а голозерность – рецессивным, контролирующимся транскрипционным фактором гена *nud* (*nudum*), расположенным на хромосомном плече 7HL (Zang et al., 2022).

Широкое распространение голозерный ячмень имеет в странах Центральной, Северо-Восточной и Юго-Восточной Азии и остается одной из важнейших продовольственных культур в Китае, в частности на высокогорной территории Цинхай-Тибетского Плато (Zeng et al., 2016). Зерно голозерных форм, как правило, характеризуется повышенным содержанием химических веществ, в сравнении с пленчатыми сортами, что, несомненно, повышает общую питательную ценность и кормовые достоинства такого зерна (Lyu et al., 2022). В то же время голозерный ячмень имеет ряд факторов, ограничивающих его распространение. К ним можно отнести невысокую и нестабильную урожайность и адаптивную способность, низкую устойчивость к полеганию и ряду грибных заболеваний, излишнее травмирование семян при обмолоте (Zhelesnov et al., 2013).

В культуре ячменя преобладают пленчатые разновидности, и основная селекционная работа на повышение урожайности и устойчивости к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды ведется именно по ним. К настоящему времени в нашей стране в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, включено 8 сортов голозерного ячменя, что составляет около 3% от общего числа сортов (State Register…, 2023). По принадлежности к разновидностям данные сорта относятся к подвиду двурядного ячменя (subsp. *distichon* (L.) Körn.): var. *nudum* L. – ‘Дева’, ‘Нудум 95’, ‘Омский Голозерный 1’, ‘Оскар’; var. *viride* Vav. et Orl. – ‘Ручей’; и многорядного (subsp. *vulgare*): var. *coeleste* L. – ‘Ергенинский Голозерный’, ‘Омский Голозерный 2’, ‘Омский Голозерный 4’.

Тем не менее результаты целенаправленной работы селекционеров на повышение адаптивного и продуктивного потенциала голозерного ячменя свидетельствуют о возможности создания конкурентоспособных сортов, сочетающих устойчивость растений к биотическим и абиотическим факторам окружающей среды и высокую урожайность, не уступающих пленчатым сортам. Безусловно, в этой связи важная роль отводится оценке исходного материала и последующему вовлечению его в селекционный процесс, что способствует совершенствованию сортимента сельскохозяйственных культур. Особое внимание уделяется источникам ценных признаков, обладающим высокой и стабильной урожайностью, а также характеризующимся широкой адаптивностью к климатическим изменениям окружающей среды.

Цель настоящего исследования – оценка адаптивности и стабильности формирования урожайности голозерного ячменя в различные вегетационные периоды с использованием параметрических и непараметрических методов статистики.

Материалы и методы

Объект исследования

Исследование проведено в период 2020–2022 гг. на опытном поле Федерального научного селекционно-технологического центра садоводства и питомниководства (ФНЦ Садоводства, Московская обл.) в полевом севообороте. Почва участка дерново-подзолистая, среднесуглинистая. В качестве объекта исследования взяли 57 образцов из мировой коллекции Федерального исследовательского центра Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР), а также 3 сорта, полученные из Омского аграрного научного центра (Омский АНЦ). Образцы представлены подвидом двурядного ячменя subsp. *distichon* (L) Körn. (21 шт.), и подвидом многорядного ячменя subsp. *vulgare* (39 шт.), в том числе 15 разновидностями. В качестве стандартов использовались сорта пленчатого двурядного ячменя ‘Зазерский 85’, ‘Яромир’ (табл. 1). По результатам многолетней оценки лучшим стандартом был сорт ‘Яромир’.

Посев проведен селекционной сеялкой «Клен-1.5» в первую декаду мая; площадь учетной делянки – 2м^2, норма высева – 500 шт./м^2. Закладка полевого опыта,

Таблица 1. **Образцы голозерного ячменя, взятые в качестве объекта исследования**

Table 1. **Hulless barley genotypes taken as the materials for the study**

Код / Code	№ по каталогу / Catalogue No.	Образец, происхождение, разновидность / Accession, origin, variety	Код / Code	№ по каталогу / Catalogue No.	Образец, происхождение, разновидность / Accession, origin, variety
G1	к-4276	Местный, Россия, var. *nudum*	G31	к-30624	C. I. 10975, Перу, var. *coeleste*
G2	к-4306	Местный, Россия, var. *coeleste*	G32	к-30664	C. I. 11074, Перу, var. *trifurcatum*
G3	к-4526	Местный, Россия, var. *nudum*	G33	к-25666	C. I. 2253, США, var. *revelatum*
G4	к-6360	Местный, Россия, var. *nudum*	G34	к-24656	Nepal b14-7, США, var. *trifurcatum*
G5	к-9425	Местный, Россия, var. *coeleste*	G35	к-21985	Athiopien-AB. 1105, Германия, var. *nigrinudum*
G6	к-9537	Местный сд-2, Россия, var. *coeleste*	G36	к-22306	H.3949 Sulo Coll. v. gruber, Германия, var. *cornutiforme*
G7	к-10199	–, Россия, var. *coeleste*	G37	к-25788	Schwarze Nackte Kraftborn, Германия, var. *violaceum*
G8	к-10604	Местный, Латвия, var. *coeleste*	G38	к-25804	Abyssinian 1139, Германия, var. *duplinigrum*
G9	к-11076	Местный, Россия, var. *nudum*	G39	к-25529	Nackte aus Erytrea, Эфиопия, var. *colonicum*
G10	к-11082	–, Россия, var. *nudum*	G40	к-26595	Местный, Эфиопия, var. *neogenes*
G11	к-16448	Колхозный 7, Россия, var. *nudum*	G41	к-23444	H. 3786 Jimma7, Эфиопия, var. *acachicum*
G12	к-16885	Гаринский, Россия, var. *coeleste*	G42	к-22308	H.2198 Ubamer Baco, Эфиопия, var. *griseinudiinerme*
G13	к-17493	Вышневолоцкий, Россия, var. *coeleste*	G43	к-23450	De printermpe, Франция, var. *nudum*
G14	к-17568	Walpersi, Великобритания, var. *coeleste*	G44	к-23491	H.2866 Coll.Halle EP80, Эфиопия, var. *griseinudiinerme*
G15	к-17844	–, Россия, var. *coeleste*	G45	к-25855	Ra 6, Франция, var. *nigrinudum*
G16	к-17948	Местный, Россия, var. *coeleste*	G46	к-24817	H-3869 Gidole, Ботсвана, var. *tibetanum*
G17	к-18031	Кабамаруми, Россия, var. *coeleste*	G47	к-18071	–, Россия, var. *coeleste*
G18	к-18683	Caspian C.I.5644, Канада, var. *cornutum*	G48	к-11069	N166, Россия, var. *nudum*
G19	к-18700	Himalaya C.I.2448, Канада, var. *himalayense*, *coeleste*	G49	к-18118	Пайтовский голозерный, Россия, var. *coeleste*

Таблица 1. **Окончание**

Table 1. **The end**

Код / Code	№ по каталогу / Catalogue No.	Образец, происхождение, разновидность / Accession, origin, variety	Код / Code	№ по каталогу / Catalogue No.	Образец, происхождение, разновидность / Accession, origin, variety
G20	к-18727	Ranando C.I.5170, КНДР, var. *coeleste*	G50	к-4826	Местный, Россия, var. *coeleste*, *revelatum*
G21	к-31286	C-105, Россия, var. *coeleste*	G51	к-16623	24, Россия, var. *coeleste*
G22	к-22784	Abyssinian 1102, Швеция, var. *nigrinudum*	G52	к-9647	Местный, Россия, var. *himalayense*, *coeleste*
G23	к-25008	Местный, Эфиопия, var. *dupliatrum*	G53	к-11070	N167, Россия, var. *coeleste*
G24	к-25796	Uamto [AHOR 350/70], Германия, var. *coeleste*	G54	к-15549	Himalayen, Канада, var. *himalayense*
G25	к-26391	62-lr24 Manchuria × C.I.2286, Швеция, var. *coeleste*	G55	к-30173	Buck CDC, Канада, var. *coeleste*
G26	к-29189	Tupper, Канада, var. *coeleste*	G56	к-21694	Голозерный 1, Россия, var. *nudum*
G27	к-29336	Линия-1289, Россия, var. *neogenes*	G57	к-6380	Местный, Россия, var. *coeleste*
G28	к-30440	23007, Дания, var. *nudum*	G58	2539*	Омский Голозерный 2, Россия, var. *coeleste*
G29	к-30796	Ц-99-2837, Россия, var. *nudum*	G59	2538*	Омский Голозерный 1, Россия, var. *nudum*
G30	к-30663	C. I. 11073, Перу, var. *himalaeynse*	G60	2540*	Омский Голозерный 4, Россия, var. *coeleste*

Примечание: к-… – номер по каталогу ВИР; …* – номер по каталогу ФНЦ Садоводства

Note: к-… – VIR catalogue No.; …* – ARHCBAN catalogue No.

учеты за растениями и структурный анализ выполнены в соответствии с «Методическими указаниями по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса» (Loskutov et al., 2012), и «Методикой полевого опыта» (Dospekhov, 2011).

Статистический анализ

Статистическая обработка экспериментальных данных проведена методами описательной статистики и корреляционного анализа. Достоверность различий средних величин ($p < 0,05$) определена при помощи t-критерия Стьюдента. Оценка адаптивной способности образцов ячменя рассчитана при помощи коэффициента адаптивности (КА) (Zhivotkov et al., 1994) и индекса стабильности (ИС) (Udachin, Golovchenko, 1990). Для оценки стабильности урожайности голозерного ячменя применялись как параметрические методы, такие как коэффициент регрессии (b_i) (Finlay, Wilkinson, 1963), отклонение от регрессии (S^2d_i) (Eberhart, Russell, 1963), средний компонент дисперсии (θ_i) (Plaisted, Peterson, 1959), компонент дисперсии GE ($\theta_{(ij)}$) (Plaisted, 1960), экологическая валентность (W_i^2) (Wricke, 1962), варианса стабильности (σ_i^2) (Shukla, 1972), коэффициент вариации (CV) (Francis, Kannenberg, 1978), так и непараметрические методы статистики – ранговые статистики ($S^{(1)}$, $S^{(2)}$, $S^{(3)}$, $S^{(6)}$) (Nassar, Hühn, 1987; Hühn, 1990), непараметрическая статистика стабильности ($NP^{(1-4)}$) (Thennarasu, 1995), ранговая сумма (KR) (Kang, 1988). Расчет данных показателей выполнен с использованием программы STABILITYSOFT (Pour-Aboughadareh et al., 2019).

Метеорологические условия вегетационных периодов

Для сравнения условий возделывания образцов голозерного ячменя рассчитывались индекс условий среды (I_j) (Eberhart, Russell, 1966) и гидротермический коэффициент (ГТК) по методике, предложенной Г. Т. Селяниновым (Selyaninov, 1930). При расчете индекса условий среды (Ij) установлено, что вегетационные периоды 2020 и 2021 г. были менее благоприятны для роста и формирования урожая ячменя, о чем говорят полученные отрицательные значения $Ij = -5,69$ и $Ij = -11,87$ соответственно. Оптимальные условия для развития растений отмечались в 2022 г. ($Ij = 17,56$). При этом по показателю гидротермического коэффициента (ГТК) вегетационный период 2020 г. характеризовался избыточным увлажнением (ГТК = 1,5), 2021 г. – достаточным увлажнением (ГТК = 1,2), а 2022 г. был засушливым (ГТК = 0,8) (табл. 2).

Таблица 2. Погодные условия в годы проведения исследований (п. Михнево, Московская обл.)

Table 2. Weather conditions in the years of research (Mikhnevo, Moscow Province)

Месяц / Month	n (1968–2022)		2020 г.		2021 г.		2022 г.	
	$\bar{x}$ (°C)	∑ (mm)	$\bar{x}$ (°C)	∑ (mm)	$\bar{x}$ (°C)	∑ (mm)	$\bar{x}$ (°C)	∑ (mm)
май	13,2	42,2	11,4	135,4	13,6	90,4	10,2	62,5
июнь	17,2	60,8	18,3	159,7	19,7	85,5	18,2	28,7
июль	19,2	70,1	18,6	106,8	21,6	51,0	20,3	48,6
август	17,4	57,1	16,9	23,8	19,5	66,0	21,3	15,9
$\bar{x}$ (°C)	16,8	–	16,3	–	18,6	–	17,5	–
∑ (mm)	–	230,2	–	425,7	–	292,9	–	155,7
Ij			–5,69		–11,87		17,56	
ГТК			1,5		1,2		0,8	

Примечание: n – среднемноголетние значения (по данным государственных фондов Гидрометеоцентра); $\bar{x}$ – среднесуточная температура воздуха; ∑ – сумма осадков

Note: n – long-term mean across the years (according to official databases of the Hydrometeorological Center); $\bar{x}$ – mean daily temperature; ∑ – precipitation amount

Результаты исследования и их обсуждение

В оценке исходного материала зерновых культур одними из важных признаков являются высота растений и их устойчивость к полеганию. В работах как отечественных, так и зарубежных исследователей подтверждается тот факт, что, несмотря на селекционные достижения в данном направлении, многие современные сорта по-прежнему подвержены полеганию (Surin, Kovrigina, 2010; Bai et al., 2019; Zaytseva, Shchennikova, 2020) вследствие действия неблагоприятных условий окружающей среды, нарушения технологии выращивания и анатомических особенностей растений. Исследуемые растения в 2020 и 2022 г. по морфотипу относились к среднерослым, с высотой 77,3 ± 1,1 см (CV = 11,15%) и 82,4 ± 1,1 см (CV = 10,78%) соответственно. Во второй год исследования высота растений была ниже и составила 60,6 см (CV = 12,54). Как правило, растения многорядного ячменя в большей степени подвержены стеблевому полеганию за счет более высокой массы колоса. В нашем исследовании существенных различий между двурядными и многорядными образцами не выявлено, большинство образцов характеризовались высокой устойчивостью к полеганию, получив 7–9 баллов. Стабильно высокую устойчивость имели многорядные образцы G20, G26, G27, G33, G38, G60 и двурядные G29, G35, G44, G56, G59 (табл. 3). Достоверное превышение стандарта по высоте растений отмечено у двурядного образца G22 (84,4 ± 6,0 см) с относительно высокой устойчивостью к полеганию (7,7 балла).

Таблица 3. Результаты комплексной оценки коллекционных образцов голозерного ячменя (2020–2022 гг., п. Михнево, Московская обл.)

Table 3. Results of an integrated assessment of hulless barley accessions (average for 2020–2022, Mikhnevo, Moscow Province)

Код / Code	ВР, см / PH, cm	ПК, шт. / TP, pcs.	МР, г / WP, g	МК, г / WS, g	МТЗ, г / TGW, g	УР, г/м² / GY, g/m²	Код / Code	ВР, см / PH, cm	ПК, шт. / GT, pcs.	МР, г / WP, g	МК, г / WS, g	МТЗ, г / TGW, g	УР, г/м² / GY, g/m²
подвид двурядного ячменя – *Hordeum vulgare* L. subsp. *distichon* L.													
G1	71,8 ± 0,6	3,6 ± 0,5	2,9± 0,6	0,8 ± 0,1	50,2 ± 4,2	107,3 ± 46,2	G35	65,9 ± 5,9	3,9 ± 0,5	1,4 ± 0,3*	0,4 ± 0,1*	41,6 ± 3,6	24,3 ± 8,0*
G3	64,0 ± 7,2	4,3 ± 0,5	2,8 ± 0,6	0,6 ± 0,1	47,7 ± 1,6	114,5 ± 84,6	G39	73,5 ± 6,1	3,9 ± 0,7	2,3 ± 0,9	0,6 ± 0,2	41,3 ± 5,4	75,8 ± 70,4
G4	73,3 ± 7,7	3,6 ± 0,2	2,6 ± 0,4	0,7 ± 0,1	45,6 ±4,0	129,3 ± 60,3	G40	67,3 ± 3,8	4,3 ± 0,9	2,2 ± 1,0	0,5 ± 0,1	37,4 ± 4,7	40,6 ± 28,8
G9	68, 4±7 ,3	4,1 ± 1,0	3,0 ± 1,1	0,8 ± 0,1	47,0 ± 5,1	105,7 ± 27,0	G42	77,1 ± 6,5	3,3 ± 0,5	2,0 ± 0,6	0,6 ± 0,1	36,9 ± 1,8*	74,8 ± 35,5
G10	67,3 ± 6,1	4,0 ± 1,0	3,1 ± 1,3	0,7 ± 0,1	46,7 ± 5,0	129,6 ± 49,0	G43	78,3 ± 6,5	4,7 ± 0,6	3,6 ± 1,6	0,6 ± 0,1	39,9 ± 4,2	93,3 ± 42,5
G11	68,5 ± 6,8	3,9 ± 0,4	2,9 ± 0,6	0,7 ± 0,1	48,7 ± 3,8	74,7 ± 40,4	G44	75,1 ± 6,9	4,6 ± 1,1	3,3 ± 0,8	0,8 ± 0,2	41,5 ± 2,1	143,3 ± 79,5
G22	84,4 ± 6,0*	3,3 ± 0,5	1,6 ± 0,5*	0,5 ± 0,1*	38,2 ± 4,1	115,0 ± 46,6	G45	77,0 ± 6,2	4,7 ± 0,8	2,5 ± 1,0	0,5 ± 0,2	39,6 ± 3,8	131,6 ± 75,2
G23	66,8 ± 9,8	2,4± 0,1*	1,4 ± 0,1*	0,6 ± 0,1	32,3 ± 0,2*	92,2 ± 58,9	G48	70,1 ± 7,3	4,9 ± 1,1	3,8 ± 1,2	0,7 ± 0,1	47,3 ± 5,7	139,6 ± 81,2
G27	72,3 ± 2,8	4,5 ± 0,5	3,9 ± 1,1	0,8 ± 0,2	41,3 ± 3,9	180,6 ± 133,9	G56	76,7 ± 9,9	3,1 ± 0,5	2,6 ± 1,0	0,8± 0,2	40,8 ± 3,3	164,9 ± 142,9
G28	71,2 ± 5,3	3,7 ±0,6	3,1 ± 1,0	0,7 ± 0,1	38,7 ± 4,7	118,3 ± 86,2	G59	68,3 ± 6,1	4,3 ± 0,6	3,1 ± 0,9	0,7 ± 0,1	43,4± 2,1	269,5 ± 161,5
G29	65,8 ± 5,8	3,8 ± 0,7	3,0 ± 1,1	0,8 ± 0,1	40,6 ± 3,4	178,0 ± 152,8	St2	67,7 ± 5,5	3,7 ± 0,3	3,2 ± 0,6	0,8 ± 0,1	44,0 ± 1,4	243,3 ± 100,4
подвид шестирядного ячменя – *Hordeum vulgare* L. subsp. *vulgare*													
G2	76,7 ± 7,0	2,5 ± 0,4*	3,0 ± 0,9	1,2 ± 0,2	32,6 ± 1,0*	208,7 ± 138,1	G32	66,6 ± 8,5	3,1 ± 0,4	2,8 ± 1,5	0,8 ± 0,3	36,7 ± 6,7	91,7 ±79,4
G5	77,5 ± 5,9	3,1 ± 0,4	2,7 ± 0,8	0,8 ± 0,2	33,1 ± 1,1*	210,0 ± 108,4	G33	59,4 ± 5,5	3,4 ± 0,3	1,8± 0,7	0,5 ± 0,2	31,7 ± 1,3*	108,5 ± 89,2
G6	79,2 ± 7,1	2,3 ± 0,1*	2,7 ± 0,6	1,2 ± 0,2	32,0 ± 2,1*	232,4 ± 133,3	G34	71,2 ± 5,5	3,6 ± 0,6	3,5 ± 1,8	0,9 ± 0,3	37,9 ± 4,7	83,5 ± 75,5
G7	75,1 ± 5,7	2,6± 0,0*	2,6 ± 0,5	1,1 ± 0,1	33,5±2,2*	179,2 ± 136,6	G36	74,7 ± 12,4	2,8 ± 0,0*	2,1 ± 0,5	0,7 ± 0,2	28,8 ± 0,0*	113,2 ± 104,9
G8	74,7 ± 6,4	2,5 ± 0,1*	3,1 ± 0,4	1,2 ± 0,1*	33,1 ± 0,9*	197,7 ± 139,9	G37	81,7 ± 7,3	3,3 ± 0,1	2,4 ± 0,3	0,7 ± 0,1	36,7± 0,4*	172,8 ± 119,3
G12	77,3 ± 6,4	3,1 ± 0,4	2,9 ± 0,6	0,9 ± 0,1	32,2 ± 3,1*	110,6 ± 85,0	G38	71,8 ± 8,4	3,3 ± 0,5	2,8 ± 1,7	0,7 ± 0,3	37,4 ± 4,3	120,8 ± 60,1
G13	80,2 ± 6,5	2,7 ± 0,3*	3,2 ± 0,6	1,1 ± 0,1	34,3 ± 2,0*	170,5 ± 93,8	G41	69,5 ± 7,0	3,5 ± 0,3	2,7 ± 1,0	0,8 ± 0,2	35,4 ± 1,9*	37,6 ± 19,4*
G14	70,3 ± 15,6	3,1 ± 0,3	4,0 ± 2,5	1,2 ± 0,7	33,2 ±0 ,6*	122,8 ± 73,0	G46	70,9 ± 7,6	3,3 ± 0,4	2,4 ± 0,6	0,7 ± 0,1	33,7 ± 2,1*	119,9 ± 59,2
G15	85,5 ± 10,7	2,5 ± 0,2*	3,1 ± 0,5	1,3 ± 0,2*	33,1 ± 1,8*	224,4 ± 138,5	G47	80,7 ± 13,7	3,2 ± 0,5	4,5 ± 1,3	1,4 ± 0,2*	33,8 ± 2,0*	308,8 ± 137,9
G16	75,4 ± 9,8	2,8 ± 0,2*	3,5 ± 0,3	1,3 ± 0,1*	32,3 ± 1,7*	291,6 ± 140,0	G49	74,1 ± 7,9	3,1 ± 0,5	3,9 ± 0,9	1,2 ± 0,1*	32,3 ± 2,6*	224,8 ± 138,8

Таблица 3. Окончание

Table 3. The end

Код / Code	ВР, см / PH, cm	ПК, шт. / TP, pcs.	МР, г / WP, g	МК, г / WS, g	МТЗ, г / TGW, g	УР, г/м² / GY, g/m²	Код / Code	ВР, см / PH, cm	ПК, шт. / GT, pcs.	МР, г / WP, g	МК, г / WS, g	МТЗ, г / TGW, g	УР, г/м² / GY, g/m²
G17	67,7 ± 11,7	3,4 ± 0,4	2,5 ± 0,5	0,7 ± 0,1	32,2 ± 1,3*	182,0 ± 106,7	G50	77,1 ± 6,1	2,9 ± 0,5	3,9± 1,0	1,3 ± 0,1*	36,0 ± 3,6*	213,5 ± 136,6
G18	73,8± 4,7	2,7 ± 0,1*	1,8 ± 0,4	0,7 ± 0,1	32,7 ± 3,1*	53,2 ± 34,2	G51	75,8 ± 4,9	2,7 ± 0,1*	2,7 ± 0,2	1,0 ± 0,1	33,8 ± 1,7*	183,6 ± 122,7
G19	78,4 ± 7,4	3,1 ± 0,4	2,8 ± 0,9	0,8 ± 0,2	40,2 ± 5,0	153,0 ± 83,5	G52	78,4 ± 4,5	3,7 ± 0,4	3,8 ± 0,7	1,0 ± 0,1	32,7 ± 3,2*	196,0 ± 130,5
G20	65,3 ± 8,8	3,2 ± 0,2	2,0 ± 1,1	0,6 ± 0,3	28,6 ± 0,3*	186,8 ± 108,2	G53	80,1 ± 7,5	3,3 ± 0,4	3,6 ± 0,9	1,0 ± 0,1	36,4 ± 1,0*	245,0 ± 139,6
G21	73,2 ± 9,5	2,9 ± 0,7	3,2 ± 0,5	1,2 ± 0,3	39,5 ± 2,1	138,3 ± 61,8	G54	75,6 ± 9,3	3,1 ± 0,8	3,3 ± 1,5	1,0 ± 0,2	38,9 ± 4,0	176,8 ± 102,2
G24	80,9 ± 9,1	2,7 ± 2,7	3,8 ± 0,4	1,4 ± 0,1*	32,1 ± 2,6*	166,0 ± 113,6	G55	81,6 ± 7,3	3,0 ± 0,5	2,7 ± 0,7	0,8 ± 0,1	32,5 ± 3,0*	165,0 ± 104,8
G25	74,3 ± 8,0	2,3 ±0 ,2*	1,8 ± 0,1*	0,8 ± 0,1	31,3 ± 0,0*	105,9 ± 77,5	G57	76,5 ± 8,6	3,1 ± 0,8	3,0 ± 1,6	0,8 ± 0,3	32,2 ± 1,6*	135,1 ± 114,8
G26	72,4 ± 10,6	2,9 ± 0,5	3,6 ± 1,3	1,2 ± 0,2	37,2 ± 3,1	177,9 ± 110,6	G58	78,8 ± 8,9	3,4 ± 0,3	3,3 ± 0,7	0,9 ± 0,1	36,5 ± 1,0*	260,7 ± 176,7
G30	68,2 ± 5,9	2,9 ± 0,2	2,3 ± 0,6	0,8 ± 0,2	35,6 ± 0,5*	87,4 ± 83,0	G60	76,1 ± 10,7	3,5 ± 0,4	3,4 ± 0,9	1,0 ± 0,2	35,3 ± 2,3*	235,2 ± 153,4
G31	58,0 ± 6,8	2,7 ± 0,2*	1,8 ± 0,8	0,7 ± 0,3	37,7 ± 5,4	80,1 ± 48,2	St2	67,7 ± 5,5	3,7 ± 0,3	3,2 ± 0,6	0,8 ± 0,1	44,0 ± 1,4	243,3 ± 100,4

Примечание: * – достоверно при $p < 0,05$; ВР – высота растений; ПК – продуктивная кустистость; МР – масса зерна с растения; МК – масса зерна с колоса; МТЗ – масса 1000 зерен; УР – урожайность

Note: * – statistically significant at $p < 0.05$; PH – plant height; GT – number of generative tillers per plant; WP – grain weight per plant; WS – grain weight per ear; TGW – 1000-grain weight; GY – grain yield

Продуктивная кустистость, или же количество продуктивных стеблей, образованное одним растением, является ценным селекционным признаком, оказывающим влияние на густоту стеблестоя, эффективность фотосинтеза растений и конечную урожайность (Aniskov, Garis, 2008). Степень развития кущения ячменя связывают с генетическими и экологическими факторами, приводящими к высокой фенотипической пластичности растений в ответ на различные условия окружающей среды; при этом к числу генов, способных так или иначе оказывать влияние на количество стеблей, относят *cul2*, *Int1*, *als1*, *Inc-c* (Zhou et al., 2018). За три года исследований более высокой продуктивной кустистостью обладали образцы, относящиеся к подвиду двурядного ячменя (3,9 ± 0,1 шт.), с максимальным значением 4,9 шт. (G48). У многорядных образцов способность формировать продуктивные стебли была ниже и в среднем составила 3,0 ± 0,1 шт., при максимуме (3,7 шт.) у образца G57. В зависимости от вегетационного периода изменчивость данного признака была в пределе CV = 21,22–28,50%.

Масса зерна с растения, а также масса зерна с колоса как одни из показателей продуктивности способны оказывать значительное влияние на формирование конечной урожайности (Singh et al., 2024). Рассматривая среднее популяционное значение, наблюдалось снижение массы зерна с растения в 2021 г. до 1,9 ± 0,1 г (CV = 39,14%), в то время как в условиях вегетационных периодов 2020 и 2022 г. оно было выше – 2,4 ± 0,2 (CV = 48,03%) и 4,2 ± 0,2 г (CV = 29,67%) соответственно. Среди голозерных образцов, относящихся к подвиду двурядного ячменя, масса зерна (2020–2022 гг.) изменялась в пределе от 1,4 г (G23) до 3,9 г (G27), при среднем значении 2,7 ± 0,2 г. Многорядные образцы за годы исследования варьировали от 1,8 (G33) до 4,5 г (G47), среднее значение составило 3,0 ± 0,1 г. Масса зерна с растения у большинства голозерных образцов была ниже или на уровне пленчатого стандарта, превышение над стандартом отмечено у G14, G16, G24, G27, G34, G43, G45, G47, G48, G49, G50, G52, G53, G54, G58, G60, однако статистически достоверных различий между стандартом и данными образцами не выявлено.

Схожая тенденция наблюдалась при анализе массы зерна с колоса. Более высокими значениями характеризовались многорядные образцы (1,0 ± 0,04 г) в сравнении с двурядными (0,6 ± 0,03 г), при этом наибольшую массу с колоса голозерные образцы формировали в 2022 г. – 1,1 ± 0,04 г. Относительно высокими значениями в сравнении со стандартом по данном признаку характеризовались многорядные образцы G2, G6, G7, G8, G12, G13, G14, G15, G16, G21, G24, G26, G47, G49, G50, G51, G52, G53, G54, G58, G60 (0,9–1,4 г), среди двурядных образцов выделились G1, G27, G29, G44, G56 (см. табл. 3).

Масса 1000 зерен является важным элементом продуктивности, тесно связанным с крупностью зерновки. Данный показатель характеризуется более высокой наследуемостью среди генотипов, чем урожайность. К числу генов кандидатов, участвующих в формировании массы 1000 зерен и оказывающих влияние на длину зерновки, относят *HvDEP1*, при этом у современных сортов частота встречаемости аллелей с более крупным зерном выше, что может быть связано с ведением селекционных программ на повышение урожайности (Watt et al., 2020). В нашем исследовании масса 1000 зерен большинства голозерных образцов была ниже пленчатых стандартов ‘Зазерский 85’ (40,7–46,3 г) и ‘Яромир’ (41,3–45,8 г) во все годы исследования и в среднем составила в 2020 г. – 39,1 г, в 2021 г. – 33,8 г, в 2022 г. – 39,1 г. Среди двурядных образцов в среднем за годы исследования данный показатель варьировал в пределе от 21,5 до 50,2 г, в то время как среди многорядных образцов размах варьирования наблюдался в меньшем пределе – 28,6–40,2 г. Относительно высокими значениями на уровне лучшего стандарта или превышающими его отличились образцы, относящиеся к подвиду двурядного ячменя: G1, G3, G4, G10, G11, G48.

Как известно, урожайность – это комплексный признак, определяющийся сложным взаимодействием между генотипом и окружающей средой. К числу причин невысокой урожайности голозерных сортов называются отсутствие пленки при учете урожайности, меньшее число продуктивных колосьев на единицу площади, а также меньшее число зерен в колосе (Thomason et al., 2009). Частично решить эту проблему можно за счет привлечения в селекционную работу перспективного исходного материала и новых источников ценных признаков. В годы исследования изменчивость массы зерна среди голозерных образцов была высокой (CV = 44,29–165,93%); наибольшим потенциалом урожайности характеризовались многорядные образцы, при среднем значении 165,7 г/м^2 (CV = 38,02%); у двурядных образцов данное значение составило 119,2 г/м^2 (CV = 44,42%). Урожайностью, превышающей стандартные сорта до 24,9%, отличились многорядные образцы G53 (245,0 г/м^2), G58 (260,7 г/м^2), G16 (291,6 г/м^2), G47 (308,8 г/м^2). Наибольший потенциал урожайности отмечен в 2022 г., при этом максимальная урожайность среди многорядных образцов составила 612,7 г/м^2 (G58), среди двурядных – 588,7 г/м^2 (G59). У большинства двурядных образцов, как в среднем, так и отдельно по годам, урожайность была ниже или на уровне стандарта. Относительно высокую урожайность среди двурядных образцов продемонстрировали G27, G29, максимальное значение отмечено у G59 – 269,5 г/м^2 (см. табл. 3).

Проведенный корреляционный анализ изучаемых образцов голозерного ячменя позволил установить связь между урожайностью и ее компонентами (табл. 4). Наиболее тесная сопряженность отмечена между урожайностью и массой зерна с колоса (r = 0,64), массой зерна с растения (r = 0,58), высотой растений (r = 0,40). Также достоверная взаимосвязь выявлена между массой зерна с колоса и массой зерна с растения (r = 0,70) и высотой растений (r = 0,46); массой 1000 зерен и продуктивной кустистостью (r = 0,67); высотой растений и массой зерна с растения (r = 0,32). Отрицательная корреляция наблюдалась между массой зерна с колоса и продуктивной кустистостью (r = –0,53); высотой растений и устойчивостью к полеганию (r = –0,35), продуктивной кустистостью (r = –0,27), массой 1000 зерен (r = –0,30); массой зерна с растения и устойчивостью к полеганию (r = –0,26).

Как правило, высокоурожайные сорта не всегда способны формировать стабильную по годам урожайность. Для более объективной оценки исследуемого материала по отношению к изменяющимся погодным условиям и последующего целенаправленного отбора наиболее перспективных форм существует множество статистических методов определения адаптивности, пластичности и стабильности.

Коэффициент адаптивности (КА) позволяет проанализировать изменчивость признака у изучаемых генотипов по отношению к общей популяционной адаптивной реакции растений в различные вегетационные периоды (Zhivotkov et al., 1994). Так, в годы исследования образцы голозерного ячменя характеризовались достаточно ши-

Таблица 4. **Корреляционная матрица между урожайностью голозерного ячменя и ее компонентами, 2020–2022 гг.**

Table 4. **Correlation matrix between the grain yield and yield components in hulless barley, 2020–2022**

Признак / Character	ВР / PH	УП / LR	ПК / TP	МР / WP	МК / WS	МТЗ / TGW
УП / LR	–0,35*					
ПК / TP	–0,27*	–0,07				
МР / WP	0,32*	–0,26*	0,18			
МК / WS	0,46*	–0,15	–0,53*	0,70*		
МТЗ / TGW	–0,30*	–0,11	0,67*	0,11	–0,35*	
УР / GY	0,40*	–0,01	–0,19	0,58*	0,64*	–0,19

Примечание: * – достоверное при $p < 0,05$; ВР – высота растений, см; УП – устойчивость к полеганию, балл; ПК – продуктивная кустистость, шт.; МР – масса зерна с растений, г; МК – масса зерна с колоса, г; МТЗ – масса 1000 зерен, г; УР – урожайность, г/м^2

Note: * – statistically significant at $p < 0.05$; PH – plant height, cm; LR – lodging resistance, score; GT – number of generative tillers per plant, pcs.; WP – grain weight per plant, g; WS – grain weight per ear, g; TGW – 1000-grain weight, g; GY – grain yield, g/m^2

рокой изменчивостью урожайности. Низким коэффициентом адаптивности характеризовались двурядные образцы G23, G35, G39, G40 (КА = 0,20–0,29), а также многорядные G18, G30, G32, G41 (КА = 0,30–0,36), урожайность которых не превышала 91,7 г/м^2. У сорта 'Яромир', взятого в качестве лучшего стандарта, коэффициент адаптивности составил 2,05. По данному показателю высокие значения отмечены у многорядных образцов G6 (1,67), G16 (2,22), G47 (2,29), G53 (1,66), G58 (2,01), G60 (1,79), среди двурядных образцов можно выделить G27 (1,30), G59 (1,87).

Используемый при оценке зерновых культур индекс стабильности (ИС) является показателем гомеостатичности, позволяющим сравнивать сорта по способности формировать высокую и устойчивую урожайность в различные годы. Среди изученного материала высокими значениями индекса на уровне стандарта (ИС = 3,40) или превышающими его обладали многорядные образцы G16 (3,51) и G47 (3,86), среди двурядных голозерных образцов наибольшее значение индекса стабильности отмечено у G59 (2,60), что позволяет сделать вывод об их более высокой приспособленности к изменениям погодных условий.

К числу методов оценки стабильности относят параметрическую статистику, включающую такие показатели, как коэффициент регрессии (b_i), отклонение от регрессии (S^2d_i), средний компонент дисперсии (θ_i), компонент дисперсии GE ($\theta_{(i)}$), экологическая валентность (W_i^2), варианса стабильности (σ_i^2), коэффициент вариации (CV), а также некоторые непараметрические методы, основанные на ранжировании: ранговые статистики ($S^{(1)}$, $S^{(2)}$, $S^{(3)}$, $S^{(6)}$), непараметрическую статистику стабильности ($NP^{(i)}$), ранговую сумму (KR) (Pour-Aboughadareh et al., 2019).

Первые два параметрических показателя характеризуют пластичность и стабильность генотипов в ответ на изменения окружающей среды. У сорта 'Яромир' зарегистрированы следующие значения по данным показателям: $b_i = 1,06$; $S^2d_i = 8,38$. За годы исследования наблюдаемый диапазон значений изменялся в пределах $b_i = 0,02$ (G35) – 1,89 (G58); $S^2d_i = 0,00$ (G42, G55) – 57,21 (G47). К числу образцов с высокой отзывчивостью на изменения условий среды, при которой значения коэффициента регрессии $b_i > 1$, отнесли 28 образцов ($b_i = 1,13–1,89$), в том числе высокоурожайные образцы G16, G27, G29, G47, G53, G58, G59; со слабой отзывчивостью, при которой $b_i < 1$, – 24 образца. Высокая экологическая пластичность отмечена у двурядных образцов G3 ($b_i = 0,94$; $S^2d_i = 0,63$), G28 ($b_i = 0,93$; $S^2d_i = 4,33$) и многорядных G12 ($b_i = 0,92$; $S^2d_i = 3,92$), G13 ($b_i = 1,02$; $S^2d_i = 3,35$), G19 ($b_i = 0,90$; $S^2d_i = 3,54$), G30 ($b_i = 0,91$; $S^2d_i = 1,81$), G33 ($b_i = 0,99$; $S^2d_i = 1,20$), при этом урожайность данных образцов была невысокой и соответствовала изменениям условий среды.

Показатель эковалентности (W_i^2) оценивает влияние отдельного генотипа в общем взаимодействии «генотип × среда» (GE), и чем ниже отклонение генотипа от среднего значения в разных средах, тем более стабилен сорт. По данному показателю выделились G3 ($W_i^2 = 6,18$), G5 ($W_i^2 = 28,52$), G13 ($W_i^2 = 23,71$), G19 ($W_i^2 = 29,07$), G20 ($W_i^2 = 25,89$), G25 ($W_i^2 = 11,46$), G26 ($W_i^2 = 26,73$), G30 ($W_i^2 = 16,51$), G32 ($W_i^2 = 12,82$), G33 ($W_i^2 = 8,44$), G36 ($W_i^2 = 29,28$), G45 ($W_i^2 = 28,55$), G48 ($W_i^2 = 21,99$), G54 ($W_i^2 = 15,84$), G55 ($W_i^2 = 13,95$), однако урожайность данных образцов была ниже стандартов и составила 91,67–186,80 г/м^2.

Согласно среднему компоненту дисперсии (θ_i) оценка изучаемого материала проводится на основе расчета взаимодействия «генотип × среда» для каждой возможной пары комбинаций генотипов: чем ниже получаемое значение, тем стабильнее сорт. В свою очередь, компонент дисперсии генотип-средового взаимодействия ($\theta_{(i)}$) основан на удалении отдельного генотипа из общей выборки, а изменчивость генотип-средового взаимодействия является индексом стабильности для него, и чем выше получаемые значения $\theta_{(i)}$, тем сорт считается стабильнее. По данным показателям более стабильными оказались многорядные образцы G25 ($\theta_i = 37,54$; $\theta_{(i)} = 69,15$), G32 ($\theta_i = 37,88$; $\theta_{(i)} = 69,14$) и G33 ($\theta_i = 36,77$; $\theta_{(i)} = 69,14$).

Варианса стабильности (σ_i^2) позволяет оценить стабильность генотипа исходя из того предположения, что она является его изменчивостью в разных средах после устранения основных эффектов среды, и чем ниже значения, тем стабильнее должен быть генотип. В нашем исследовании самые низкие значения имели G3 ($\sigma_i^2 = 2,06$), G25 ($\sigma_i^2 = 4,79$), G30 ($\sigma_i^2 = 7,39$), G32 ($\sigma_i^2 = 5,49$), G33 ($\sigma_i^2 = 3,22$), G54 ($\sigma_i^2 = 7,05$), G55 ($\sigma_i^2 = 6,07$).

Среди непараметрических методов стабильности используют различные ранговые показатели, одними из них являются $S^{(1)}$, $S^{(2)}$, $S^{(3)}$, $S^{(6)}$, предложенные R. Nassar и M. Hühn (1987). Рассматриваемые четыре показателя

Таблица 5. Корреляционная матрица между параметрическими и непараметрическими методами стабильности

Table 5. Correlation matrix between parametric and nonparametric stability indicators

Показатель	УР / GY	КА	ИС	b_i	s^2d_i	CV	W_i^2	σ^2_i	$\theta_{(i)}$	θ_i	$S^{(1)}$	$S^{(2)}$	$S^{(3)}$	$S^{(6)}$	$NP^{(1)}$	$NP^{(2)}$	$NP^{(3)}$	$NP^{(4)}$
КА	0,93																	
ИС	0,88	0,95																
b_i	0,85	0,64	0,51															
s^2d_i	0,37	0,45	0,44	0,12														
CV	–0,10	–0,38	–0,48	0,38	-0,14													
W_i^2	0,10	0,27	0,21	–0,13	0,54	–0,38												
σ^2_i	0,10	0,27	0,21	–0,13	0,54	–0,38	1,00											
$\theta_{(i)}$	–0,10	–0,27	–0,21	0,13	–0,54	0,38	–1,00	–1,00										
θ_i	0,10	0,27	0,21	–0,13	0,54	–0,38	1,00	1,00	–1,00									
$S^{(1)}$	–0,04	0,10	0,03	–0,14	0,38	–0,22	0,39	0,39	–0,39	0,39								
$S^{(2)}$	–0,03	0,13	0,04	–0,14	0,40	–0,20	0,47	0,47	–0,47	0,47	0,97							
$S^{(3)}$	–-0,35	–0,23	–0,26	–0,38	0,26	–0,05	0,38	0,38	–0,38	0,38	0,86	0,87						
$S^{(6)}$	–0,64	–0,61	–0,57	–0,51	0,04	0,26	0,14	0,14	–0,14	0,14	0,45	0,44	0,77					
$NP^{(1)}$	0,37	0,38	0,30	0,32	0,36	–0,06	0,68	0,68	–0,68	0,68	0,24	0,27	0,12	–0,03				
$NP^{(2)}$	–0,70	–0,69	–0,64	–0,53	–0,19	0,28	0,08	0,08	–0,08	0,08	–0,31	-0,26	0,00	0,49	0,00			
$NP^{(3)}$	–0,64	–0,60	–0,55	–0,53	–0,10	0,17	0,27	0,27	–0,27	0,27	–0,17	-0,12	0,13	0,56	0,16	0,95		
$N^{P(4)}$)	–0,67	–0,63	–0,60	–0,56	0,05	0,21	0,17	0,17	–0,17	0,17	0,51	0,48	0,80	0,99	–0,03	0,47	0,55	
KR	–0,63	–0,46	–0,43	–0,69	0,10	–0,21	0,63	0,63	–0,63	0,63	0,32	0,36	0,53	0,59	0,34	0,60	0,71	0,62

Примечание: УР – урожайность; W_i^2 – эковалентность; σ^2_i – варианса стабильности; S^2d_i – отклонение от регрессии; b_i – коэффициент регрессии; CV – коэффициент вариации; θ_i – средний компонент дисперсии; $\theta_{(i)}$ – компонент дисперсии GE; $S^{(1)}$, $S^{(2)}$, $S^{(3)}$, $S^{(6)}$ – ранговые статистики; $NP^{(1\text{-}4)}$ – непараметрическая статистика стабильности; KR – ранговая сумма

Note: GY – grain yield; W_i^2 – Wricke's ecovalence stability index; σ^2_i – Shukla's stability variance; S^2d_i – deviation from regression; b_i – regression coefficient; CV – coefficient of variance; θ_i – Plaisted and Peterson's mean variance component; $\theta_{(i)}$ – Plaisted's GE variance component; $S^{(1)}$, $S^{(2)}$, $S^{(3)}$, $S^{(6)}$ – Hühn's and Nassar and Hühn's nonparametric statistics; $NP^{(1\text{-}4)}$ – Thennarasu's nonparametric statistics; KR – Kang's rank-sum

учитывают среднее значение абсолютных ранговых различий в разных средах, дисперсию между рангами в испытываемых средах, сумму абсолютных отклонений относительно среднего значения рангов, сумму квадратов рангов для каждого генотипа относительно среднего значения. Стабильными считаются генотипы, если их ранги схожи во всех средах. Согласно полученным данным, по статистике $S^{(1)}$, $S^{(2)}$ образцы G3, G25, G40, G55 определены как наиболее стабильные. По статистическим показателям $S^{(3)}$, $S^{(6)}$ выделены G6, G25, G55, имеющие минимальные значения, что говорит о схожих рангах урожайности этих мутантов в разных средах.

Существуют еще четыре метода непараметрической статистики стабильности ($NP^{(1–4)}$), основанные на рангах скорректированных средних значений генотипов в каждой среде. Низкие значения по статистике $NP^{(1)}$ имели G3, G25, G54. Образцы G5, G16, G20, G26, G37, G53, G54, G55 были более стабильными по $NP^{(2)}$, $NP^{(3)}$ и $NP^{(4)}$.

Сумма рангов *KR*, предложенная M. S. Kang (1988) в качестве критерия оценки, одновременно использует урожайность и вариансу стабильности σ_i^2, что позволяет выявить высокоурожайные и стабильные генотипы. Наименьшими значениями *KR* характеризовались G5, G20, G54. Присвоенные ранги по каждому показателю в сумме характеризуют генотипы по их общей стабильности и уровню получаемой урожайности. Из всех образцов меньшей суммой рангов (SR) и средним значением суммы рангов (ASR) в сочетании с относительно высокой средней урожайностью характеризовались многорядные образцы G16, G53, а также двурядный образец G3.

По результатам корреляционного анализа, сильная положительная связь отмечена между урожайностью и КА, ИС и b_i; ИС и КА; σ^2_i и W_i^2; θ_i и σ^2_i (r = 1,00), W_i^2 (r = 1,00); $S^{(2)}$ и $S^{(1)}$ (r = 0,97), $S^{(3)}$ (r = 0,87), $S^{(1)}$ и $S^{(3)}$ (r = 0,86); $S^{(3)}$ и $S^{(6)}$ (r = 0,77); $NP^{(4)}$ и $S^{(3)}$, $S^{(6)}$; $NP^{(2)}$ и $NP^{(3)}$ (r = 0,77–1,00) (табл. 5).

Отрицательно коррелировали между собой $\theta_{(i)}$ и W_i^2, σ^2_i, θ_i (r = –1,00), а также ранговые показатели статистики $S^{(6)}$, $NP^{(2)}$, $NP^{(3)}$, $NP^{(4)}$, *KR* с урожайностью. Выявленные связи позволяют использовать наиболее информативные показатели для выявления генотипов с равномерным соотношением урожайности и стабильности.

Заключение

По результатам многолетнего комплексного изучения 60 образцов голозерного ячменя проведена оценка стабильности урожайности и выявлены различия в ответной реакции растений на изменчивость факторов окружающей среды. При формировании урожайности наибольшее значение имели такие признаки, как масса зерна с колоса (r = 0,64) и масса зерна с растения (r = 0,58), с другими признаками связь была менее выражена. Достоверная взаимосвязь выявлена между массой 1000 зерен и продуктивной кустистостью (r = 0,67), а также между массой зерна с колоса и массой зерна с растения (r = 0,70).

Высокоурожайные образцы голозерного ячменя не отличались высокой стабильностью по годам, в то время как наиболее стабильными были менее урожайные образцы. Использование статистических методов позволило оценить реакцию генотипов на факторы внешней среды как в относительно благоприятные, так и в стрессовые годы. Отмечена сильная корреляция урожайности с коэффициентом адаптивности (r = 0,93), индексом стабильности (r = 0,88) и пластичностью (r = 0,85), что позволяет их использовать для отбора генотипов с более равномерным сочетанием урожайности и стабильности. С другими показателями сопряженность была менее выраженной, и все же их применение может способствовать отбору стабильных генотипов, без учета урожайности.

Относительно высокой урожайностью характеризовались многорядные образцы Местный (к-17948), (к-18071), N167 (к-11070), ‘Омский Голозерный 2’ (2539*) (245,0–308,8 г/м^2), и двурядные образцы Линия-1289 (к-29336), Ц-99-2837 (к-30796), ‘Омский Голозерный 1’ (2538*) (177,9–269,5 г/м^2), из которых большей стабильностью обладали Местный и N167, а также двурядный сорт ‘Омский Голозерный 1’.

References / Литература

Aniskov N.I., Garis D.V. The pattern of inheritance and system of genetic control of productive tilling capacity in diallel crossing of hulless and chaffy barley varieties. *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2008;2(40):26-30. [in Russian] (Аниськов Н.И., Гарис Д.В. Характер наследования и системы генетического контроля продуктивной кустистости в диаллельных скрещиваниях голозерных и пленчатых разновидностей ячменя. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2008;2(40):26-30).

Bai Y.X., Yao X.H., Yao Y.H., Wu K.L. Difference of traits relating to lodging resistance in hulless barley genotypes. *Scientia Agricultura Sinica*. 2019;52(2):228-238. DOI: 10.3864/j.issn.0578-1752.2019.02.004

Dospekhov B.A. Methodology of field trial (with fundamentals of statistical processing of research results) (Metodika polevogo opyta [s osnovami statisticheskoy obrabotki rezultatov issledovaniy]). 6th ed. Moscow: Alyans; 2011. [in Russian] (Доспехов Б.А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 6-е изд. Москва: Альянс; 2011).

Eberhart S.A., Russell W.A. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science*. 1966;6(1):36-40. DOI: 10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x

Federal State Statistics Service (Rosstat): [website]. [in Russian] (Федеральная служба государственной статистики (Росстат): [сайт]). URL: https://rosstat.gov.ru/ [дата обращения: 29.06.2024].

Finlay K.W., Wilkinson G.N. The analysis of adaptation in a plant-breeding programme. *Australian Journal of Agricultural Research*. 1963;14:742-754. DOI: 10.1071/AR9630742

Francis T.R., Kannenberg L.W. Yield stability studies in short-season maize: I. A descriptive method for grouping genotypes. *Canadian Journal of Plant Science*. 1978;58(4):1029-1034. DOI: 10.4141/cjps78-157

Geng L., Li M., Zhang G., Ye L. Barley: a potential cereal for producing healthy and functional foods. *Food Quality and Safety*. 2022;6:fyac012. DOI: 10.1093/fqsafe/fyac012

Hühn M. Nonparametric measures of phenotypic stability. Part 1: Theory. *Euphytica*. 1990;47:189-194. DOI: 10.1007/BF00024241

Kang M.S. A rank-sum method for selecting high-yielding, stable corn genotypes. *Cereal Research Communication*. 1988;16(1/2):113-115.

Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V. Methodological guidelines for the study and preservation of the world collection of barley and oats (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i sokhraneniyu mirovoy kollektsii yachmenya i ovsa). St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Лоску-

тов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).

Lukina K.A., Kovaleva O.N., Loskutov I.G. Naked barley: taxonomy, breeding, and prospects of utilization. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(6):524-536. DOI: 10.18699/VJGB-22-64

Lyu Y., Ma S., Liu J., Wang X. A systematic review of highland barley: Ingredients, health functions and applications. *Grain and Oil Science and Technology*. 2022;5(1):35-43. DOI: 10.1016/j.gaost.2021.12.002

Nassar R., Hühn M. Studies on estimation of phenotypic stability: tests of significance for nonparametric measures of phenotypic stability. *Biometrics*. 1987;43(1):45-53. DOI: 10.2307/2531947

Plaisted R.L. A shorter method for evaluating the ability of selections to yield consistently over locations. *American Potato Journal*. 1960;37:166-172. DOI: 10.1007/BF02855271

Plaisted R.I., Peterson L.C. A technique for evaluating the ability of selection to yield consistently in different locations or seasons. *American Potato Journal*. 1959;36:381-385. DOI: 10.1007/BF02852735

Pour-Aboughadareh A., Yousefian M., Moradkhani H., Poczai P., Siddique K.H.M. STABILITYSOFT: A new online program to calculate parametric and non-parametric stability statistics for crop traits. *Applications in Plant Sciences*. 2019;7(1):e01211. DOI: 10.1002/aps3.1211

Pourkheirandish M., Komatsuda T. The importance of barley genetics and domestication in a global perspective, *Annals of Botany*. 2007;100(5):999-1008. DOI: 10.1093/aob/mcm139

Raj R., Shams R., Pandey V.K., Dash K.K., Singh P., Bashir O. Barley phytochemicals and health promoting benefits: A comprehensive review. *Journal of Agriculture and Food Research*. 2023;14:100677. DOI: 10.1016/j.jafr.2023.100677

Salamini F., Özkan H., Brandolini A., Schäfer-Pregl R., Martin W. Genetics and geography of wild cereal domestication in the near east. *Nature Reviews. Genetics*. 2002;3(6):429-441. DOI: 10.1038/nrg817

Selyaninov G.T. To the methodology of agricultural climatography (K metodike selskokhozyaystvennoy klimatografii). *Contributions to Agricultural Meteorology*. 1930;2(22):45-91. [in Russian] (Селянинов Г.Т. К методике сельскохозяйственной климатографии. *Труды по сельскохозяйственной метеорологии*. 1930;2(22):45-91).

Shukla G.K. Some statistical aspects of partitioning genotype–environmental components of variability. *Heredity*. 1972;29(2):237-245. DOI: 10.1038/hdy.1972.87

Sidorenko V.S., Naumkin D.V., Kostromicheva V.A., Starikova Zh.V., Uhova F.V. Prospects of selection of the naked barley and oats in the Central Russia. *Legumes and Groat Crops*. 2016;1(17):78-83. [in Russian] (Сидоренко В.С., Наумкин Д.В., Костромичева В.А., Старикова Ж.В., Ухова Ф.В. Перспективы селекции голозерного ячменя и овса в Центральной России. *Зернобобовые и крупяные культуры*. 2016;1(17):78-83).

Singh J., Kumar S., Gangwar O.P., Kumar D., Kumar L., Lal C. et al. Genetic evaluation of hulless barley (*Hordeum vulgare*) genotypes for morpho-physiological traits and stripe rust resistance. *The Indian Journal of Agricultural Sciences*. 2024;94(2):129-134. DOI: 10.56093/ijas.v94i2.111208

State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 "Plant varieties" (official publication). Moscow; Rosinformagrotech; 2023. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2023).

Surin N.A., Kovrigina L.N. Characteristics of various forms of barley in connection with resistance to lodging. *Siberian Herald of Agricultural Science*. 2010;5(209):25-32. [in Russian] (Сурин Н.А., Ковригина Л.Н. Характеристика различных форм ячменя в связи с устойчивостью к полеганию. *Сибирский вестник сельскохозяйственной науки*. 2010;5(209):25-32).

Thennarasu K. On certain non-parametric procedures for studying genotype – environment interactions and yield stability [dissertation]. New Delhi: IARI; 1995.

Thomason W.E., Brooks W.S., Griffey C.A., Vaughn M.E. Hulless barley seeding rate effects on grain yield and yield components. *Crop Science*. 2009;49(1):342-346. DOI: 10.2135/cropsci2008.03.0174

Udachin R.A., Golovchenko A.P. Method for assessing the ecological plasticity of wheat varieties (Metodika otsenki ekologicheskoy plastichnosti sortov pshenitsy). *Selektsiya i semenovodstvo = Plant Breeding and Seed Production*. 1990;(5):2-6. [in Russian] (Удачин Р.А., Головченко А.П. Методика оценки экологической пластичности сортов пшеницы. *Селекция и семеноводство*. 1990;(5):2-6).

Verstegen H., Köneke O., Korzun V., von Broock R. The world importance of barley and challenges to further improvements. In: J. Kumlehn, N. Stein (eds). *Biotechnology in Agriculture and Forest*ry. *Vol. 69. Biotechnological Approaches to Barley Improvement.* Berlin; Heidelberg: Springer; 2014. p.3-19. DOI: 10.1007/978-3-662-44406-1_1

Watt C., Zhou G., Angessa T.T., Moody D., Li C. A novel polymorphism in the 5' UTR of *HvDEP1* is associated with grain length and 1000-grain weight in barley (*Hordeum vulgare*). *Crop and Pasture Science*. 2020;71(8):752-759. DOI: 10.1071/CP20169

Wricke G. Über eine Methode zur Erfassung der ökologischen Streubreite in Feldversuchen. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*. 1962;47:92-96. [in German]

Zang Y., Gong Q., Xu Y., Liu H., Bai H., Li N. et al. Production of conjoined transgenic and edited barley and wheat plants for *nud* genes using the CRISPR/SpCas9 system. *Frontiers in Genetics*. 2022;13:873850. DOI: 10.3389/fgene.2022.873850

Zaytseva I.Yu., Shchennikova I.N. Association of morphological traits with lodging resistance in spring barley under the conditions of the Volga-Vyatka region. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020;181(3):32-40. [in Russian] (Зайцева И.Ю., Щенникова И.Н. Сопряженность морфологических признаков с устойчивостью к полеганию ярового ячменя в условиях Волго-Вятского региона. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2020;181(3):32-40). DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-32-40

Zeng X., Bai L., Wei Z., Yuan H., Wang Y., Xu Q. et al. Transcriptome analysis revealed the drought-responsive genes in Tibetan hulless barley. *BMC Genomics*. 2016;17:386. DOI: 10.1186/s12864-016-2685-3

Zhelesnov A.V., Kukoeva T.V., Zheleznova N.B. Naked barley: origin, distribution, and prospects of utilization. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(2):286-297. [in Russian] (Железнов А.В., Кукоева Т.В., Железнова Н.Б. Ячмень голозерный: происхождение, распространение и перспективы использования. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(2):286-297).

Zhivotkov L.A., Morozova Z.A., Sekatueva L.I. Methods of detecting potential productivity and adaptability in cul-

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

Zhou Y., Zhou G., Broughton S., Westcott S., Zhang X, Xu Y. et al. Towards the identification of a gene for prostrate tillers in barley (*Hordeum vulgare* L.). *PLoS One*. 2018;13(2): e0192263. DOI: 10.1371/journal.pone.0192263

Информация об авторе

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

Information about the author

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

Статья поступила в редакцию 12.08.2024; одобрена после рецензирования 13.01.2025; принята к публикации 09.02.2025.
The article was submitted on 12.08.2024; approved after reviewing on 13.01.2025; accepted for publication on 09.02.2025.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 633.1:581.192:543.421/.424:582.661.21
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-52-60

Экспресс-оценка биохимических показателей хозяйственной ценности образцов семян амаранта из коллекции ВИР с помощью БИК-спектроскопии

Т. В. Шеленга, А. Е. Соловьева, Д. В. Соколова, В. В. Васипов, А. Е. Смоленская, В. С. Попов

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

Автор, ответственный за переписку: Алла Евгеньевна Соловьева, alsol64@mail.ru

Актуальность. Разработанные калибровочные модели для экспресс-оценки хозяйственно ценных признаков семян амаранта с помощью спектроскопии в ближней области инфракрасного спектра (БИК) позволяют сохранить ценный селекционный материал и снизить себестоимость анализа.
Материалы и методы. Материалом для изучения послужили 30 образцов семян амаранта (*Amaranthus hypochondriacus* L., *A. cruentus* L., *A. caudatus* L.) из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР). Биохимические показатели качества и жирнокислотный состав масла изучали с помощью аналитических методов, принятых в ВИР: содержание белка – методом Кьельдаля; масла – методом сухого обезжиренного остатка; влажность – воздушно-тепловым методом; жирнокислотный состав масла – методом газо-жидкостной хроматографии. Калибровочные модели выполнены с использованием программного обеспечения OPUS, разработанного для ИК-анализатора MATRIX-I (Bruker Optics, Германия).
Результаты и заключение. Калибровочные модели, полученные на ИК-анализаторе MATRIX-I с помощью программного обеспечения OPUS LAB для определения содержания белка, влажности, пальмитиновой, олеиновой кислот, позволяют проводить массовый анализ семян амаранта из коллекции ВИР с точностью до 1,5%. Модели, разработанные для количественного определения масла, стеариновой, линолевой и α-линоленовой кислот, нуждаются в доработке. Использование БИК-спектроскопии позволяет ускорить процесс получения данных по основным хозяйственно ценным показателям семян амаранта, сохраняет ценный материал и помогает определить дальнейшее направление селекционной работы.

Ключевые слова: *Amaranthus* L., калибровочная модель, белок, масло, влажность, жирнокислотный состав

Благодарности: работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (соглашение № 24-26-00218 от 29.12.2023 «Взаимосвязь содержания сквалена в семенах зернового амаранта с анатомо-морфологическими характеристиками и биохимическими показателями в условиях Северо-Запада РФ»).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Шеленга Т.В., Соловьева А.Е., Соколова Д.В., Васипов В.В., Смоленская А.Е., Попов В.С. Экспресс-оценка биохимических показателей хозяйственной ценности образцов семян амаранта из коллекции ВИР с помощью БИК-спектроскопии. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):52-60. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-52-60

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-52-60

Rapid assessment of biochemical indicators of agronomic value in amaranth seed accessions from the VIR collection using NIR spectroscopy

Tatiana V. Shelenga, Alla E. Solovyeva, Diana V. Sokolova, Vladimir V. Vasipov, Anastasiya E. Smolenskaya, Vitaliy S. Popov

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

Corresponding author: Alla E. Solovyeva, alsol64@mail.ru

Background. Amaranth (*Amaranthus* L.) is a relatively new crop for the Russian Federation, with huge potential for growth intensity, productivity, and other agronomic traits. Development of new amaranth cultivars is an important solution to the problem of food quality improvement through the use of plant raw materials enriched with health-friendly and highly nutritious components. Calibration models were developed for rapid assessment of useful agronomic characters (the content of protein, oil, moisture, and basic fatty acids: palmitic, stearic, oleic, linoleic, and α-linolenic) in amaranth seeds preserved at the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR) using near-infrared (NIR) spectroscopy.
Materials and methods. Thirty accessions of amaranth seeds (*A. hypochondriacus* L., *A. cruentus* L., and *A. caudatus* L.) from the VIR collection served as the material for the study. Biochemical indicators of seed quality and fatty acid composition of oil were studied using analytical methods adopted at VIR: the Kjeldahl method for protein content, the dry fat-free residue method for oil, the thermogravimetric method for moisture, and gas–liquid chromatography for fatty acid composition. Calibration models were constructed with the OPUS software developed for the MATRIX-I IR analyzer (Bruker Optics, Germany).
Results and conclusion. Calibration models obtained on a MATRIX-I IR analyzer for measuring the content of protein, moisture, palmitic and oleic acids facilitate mass analysis of amaranth seeds from the VIR collection with an accuracy of 1.5%. Models developed for the quantification of oil, stearic, linoleic and α-linolenic acids require improvement. NIR spectroscopy makes it possible to accelerate the process of obtaining data on major agronomic indicators of amaranth seeds, preserve valuable materials, and determine further steps in breeding practice.

Keywords: *Amaranthus* L., calibration model, protein, oil, moisture, fatty acid profile

Acknowledgements: this research was supported by the Russian Science Foundation under Agreement No. 24-26-00218 (*Interaction of phenotypic and biochemical characteristics of grain amaranth with squalene content in seeds under the conditions of the Northwest of the Russian Federation*) dated Dec. 29, 2023.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Shelenga T.V., Solovyeva A.E., Sokolova D.V., Vasipov V.V., Smolenskaya A.E., Popov V.S. Rapid assessment of biochemical indicators of agronomic value in amaranth seed accessions from the VIR collection using NIR spectroscopy. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):52-60. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-52-60

Введение

Амарант (*Amaranthus* L.) – относительно новая для Российской Федерации сельскохозяйственная культура, обладающая многообещающим потенциалом продуктивности и высоким содержанием белка в семенах и листовой биомассе (Taipova, Kuluev, 2015). Амарант считается «суперпродуктом» благодаря его питательной ценности: содержанию высококачественного белка, ненасыщенных жирных кислот (ЖК), пищевых волокон, флавоноидов, витаминов (тиамин, рибофлавин, аскорбиновая кислота, никотиновая кислота), макро- и микроэлементов (кальций, магний и медь, а также натрий, железо, фосфор, цинк) (Soriano-García et al., 2018; Sokolova et al., 2021). В семенах содержится метионин (15,8 мг/г общего белка) и лизин (55,8 мг/г общего белка), что обеспечивает его высокую пищевую ценность в сравнении с большинством злаков (Tang, Tsao, 2017). Специфической особенностью культуры является значительное количество в семенах высокоусвояемого безглютенового белка, превышающее этот показатель в семенах традиционных зерновых культур: ржи, кукурузы и риса (Grobelnik Mlakar et al., 2009). Возрождение интереса к амаранту в конце XX века связано с работами по изучению механизма четырехстадийного фотосинтеза, или C_4-фотосинтеза, который свойственен амаранту как представителю «аспартатной» подгруппы C_4-растений (Magomedov, Chirkova, 2015). Комплексное изучение амаранта, развитие его селекции и создание новых сортов – крайне важное направление для решения проблемы повышения качества пищевой продукции путем использования растительного сырья, обогащенного полезными и высокопитательными сырьевыми компонентами.

Амарант – однолетняя культура, имеющая пищевое, кормовое, техническое и декоративное значение. Семена используются для изготовления круп, хлеба, макарон, кондитерских изделий, стебли и листья – для салатов, супов, чая (Grobelnik Mlakar et al., 2009; Sokolova, 2023). Зерновыми видами амаранта считаются *A. cruentus* L. и *A. hypochondriacus* L., берущие свое начало из Центральной и Северной Америки, а также *A. caudatus* L. южноамериканского происхождения (Covas, 1994). В течение тысячелетий амарант оставался одной из основных сельскохозяйственных культур Южной Америки, где был известен как «пшеница ацтеков», «хлеб инков».

Амарант отличается от других культур высокой продуктивностью, экологической пластичностью и устойчивостью к стрессовым факторам окружающей среды (Bykov, 2008). Широкое использование амаранта объясняется его биохимическим составом. Семена амаранта содержат до 16–20% протеина, где присутствие незаменимой аминокислоты лизина может достигать 6-7%, масла – 6–9%, крахмала – до 60–65%. Листья амаранта обладают высокой антиоксидантной активностью за счет накопления разных групп соединений фенольной природы (Hue et al., 2014; Sokolova et al., 2021).

Содержание липидов в семенах амаранта сильно варьирует в зависимости от вида и генотипа и колеблется в пределах 2–8%. Масло семян амаранта содержит около 70% ненасыщенных ЖК и 30% – насыщенных, из которых основными являются α-линоленовая (> 40%) и пальмитиновая (> 20%). Ценность масла определяется соотношением ω6 (линолевой) и ω3 (α-линоленовой) ЖК, которое в основном равняется 1–2 : 1, что является оптимальным для питания человека (Hue et al., 2014). Важно отметить, что в масле амаранта содержится значительное количество полиненасыщенного углеводорода сквалена (до 8%). Сквален ($C_{30}H_{50}$) имеет широкое применение в медицине, например в качестве адьюванта в вакцинах, антиоксиданта и иммуномодулятора в комплексной терапии ряда заболеваний, таких как диабет, ишемическая болезнь сердца и другие, а также в составе косметических средств (Gonor et al, 2006; Huang et al., 2009). Опубликованы данные о положительном влиянии сквалена на снижение риска развития онкологических заболеваний и уровня холестерина (Smith, 2000). По данным К. Хуе с соавторами (Hue et al., 2014), в черносемянных сортах амаранта концентрация сквалена в среднем составляет 7%, в белосемянных сортах – около 6,5%.

Уникальная коллекция амаранта ВИР, начало которой положено в 1930 г., на сегодняшний день включает 570 образцов из разных стран мира. Изучение коллекционного материала дает возможность выделить образцы, имеющие потенциал для включения в селекционные программы, связанные с получением новых высоко урожайных районированных сортов амаранта с улучшенным качеством семян. Наибольшее распространение в качестве зерновых форм получили виды *A. hypochondriacus*, *A. caudatus*, *A. cruentus* и *A. tricolor* L. (Taipova, Kuluev, 2015).

Для проведения скрининга образцов семян амаранта по основным хозяйственно ценным биохимическим показателям применяется спектроскопия в ближней области инфракрасного спектра (БИК) БИК-анализатора типа MATRIX-I (Bruker, Германия). Метод основан на зависимости индивидуальных характеристик ИК-спектров от данных, полученных классическими аналитическими методами (Khoreva et al., 2022; Popov et al., 2024).

Цель данной работы – разработка калибровочных моделей для ИК-анализатора по следующим показателям хозяйственной ценности: содержание белка, масла, крахмала, влажности и основных ЖК (пальмитиновой, стеариновой, олеиновой, линолевой, α-линоленовой) в образцах семян амаранта с использованием зернового модуля анализатора.

Калибровочные модели с подтвержденной достоверностью можно будет использовать для скрининга большого количества образцов. Использование ИК-калибровочных моделей снижает себестоимость анализа, позволяет сделать исследование безопасным для семенного материала и получать результаты сразу по нескольким значимым параметрам.

Материалы и методы

Материалом для построения калибровочных моделей послужила выборка из 30 образцов семян зернового амаранта видов *A. hypochondriacus* (10 образцов), *A. cruentus* (12 образцов), *A. caudatus* (8 образцов) из коллекции ВИР (табл. 1). Все образцы семян репродукции 2020 г. были выращены в условиях научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (59°7111275'N, 30°43032647'E). Район выращивания относится к атлантико-континентальной области умеренного климатического пояса. Почвы г. Пушкина преимущественно дерново-подзолистые супесчаные. Образцы выращивали на естественном фоне, без применения удобрений и пестицидов. Сумма активных температур в год репродукции составила 1966°С, осадки – 175 мм, что соответствует типичным климатическим показателям региона.

Таблица 1. Список опытных образцов семян *Amaranthus* L. из коллекции ВИР

Table 1. List of experimental *Amaranthus* L. seed accessions from the VIR collection

№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Вид / Species	Происхождение / Origin
128	*A. hypochondriacus*	Венесуэла
231	*A. hypochondriacus*	Германия
232	*A. cruentus*	США
266	*A. caudatus*	Венгрия
279	*A. caudatus*	Россия
286	*A. cruentus*	Мексика
289	*A. cruentus*	Мексика
295	*A. hypochondriacus*	Мексика
300	*A. cruentus*	Мексика
301	*A. cruentus*	Мексика
314	*A. cruentus*	Венгрия
317	*A. caudatus*	Бенин
318	*A. cruentus*	Россия
326	*A. caudatus*	Великобритания
327	*A. hypochondriacus*	Боливия
329	*A. cruentus*	Эквадор
332	*A. hypochondriacus*	США
333	*A. hypochondriacus*	Непал
334	*A. hypochondriacus*	Непал
335	*A. cruentus*	США
340	*A. caudatus*	Россия
343	*A. hypochondriacus*	Мексика
345	*A. hypochondriacus*	Мексика
349	*A. cruentus*	США
351	*A. cruentus*	Аргентина
353	*A. cruentus*	Германия
356	*A. caudatus*	Великобритания
358	*A. caudatus*	Танзания
370	*A. hypochondriacus*	Австралия
375	*A. caudatus*	Эквадор

Биохимический анализ проводили в 2024 г. по методикам, принятым в ВИР (Ermakov et al., 1987). Содержание белка определяли по методу Кьельдаля на автоматическом анализаторе белка VELP SCIENTIFICA UDK 159 (VELP, Италия) (Kjeldahl, 1883). Белок рассчитывали по общему содержанию азота с использованием коэффициента 6,25. Содержание масла оценивали по массе сухого обезжиренного остатка с использованием аппарата Сокслета. Влажность семян – воздушно-тепловым методом согласно ГОСТ 9404-88 с помощью сушильного шкафа MEMMERT UNPlus160 (Германия) (GOST 9404-88..., 2007). Жирнокислотный состав определяли путем разде-

ления метиловых эфиров ЖК с помощью полярной колонки Omagawax TM 250, полиэтиленгликоль (30,0 м, 250,00 мкм, 0,25 мкм; США) на газовом хроматографе Agilent 6850, сопряженном с квадрупольным масс-селективным детектором Agilent 5975B VL MSD фирмы Agilent Technologies (США), по методике ВИР (Shelenga et al., 2020).

Спектры образцов семян амаранта регистрировали в трех повторностях (навеска для каждой повторности – 20–30 г) в диапазоне 4000–12 800 см$^{-1}$ с разрешением 16 см$^{-1}$ в соответствии с руководством к ИК-спектрометру MATRIX-I, используя зерновой модуль (кювета диаметром 51 мм).

Калибровочные модели по определению содержания белка, масла, основных ЖК масла (пальмитиновой, стеариновой, олеиновой, линолевой, α-линоленовой) и влажности в образцах семян амаранта построили методом векторной нормализации. Построение моделей калибровочных кривых осуществляли с помощью программного обеспечения OPUS Software.

Результаты и их обсуждение

В результате получено 90 спектров для 30 образцов семян амаранта (в трех повторностях) (рис. 1).

В ходе конструирования калибровочных моделей установлена зависимость содержания белка (рис. 2, a), влажности (рис. 2, b), масла (рис. 2, c), пальмитиновой (рис. 2, d), стеариновой (рис. 2, e), олеиновой (рис. 2, f), линолевой (рис. 2, g), α-линоленовой кислот (рис. 2, h) в семенах амаранта от индивидуальных спектральных характеристик соответствующих образцов (в % на сухое вещество). В созданные калибровочные модели заложены следующие диапазоны изменчивости (в %): для белка (12,68–19,47); для масла (2,56–6,58); для влажности (6,46–18,54); для ЖК: пальмитиновой (3,23–18,14), стеариновой (1,97–4,40), олеиновой (15,81–51,51), линолевой (23,68–50,64), α-линоленовой (4,62–49,88). На всех представленных моделях большинство полученных аналитическим путем значений располагаются либо на самой калибровочной кривой, либо в непосредственной близости от нее (см. рис. 2). Несколько большую степень дисперсии продемонстрировали показатели влажности, содержания стеариновой и олеиновой кислот (рис. 2, b, e, f).

Наиболее достоверные калибровочные модели со значениями коэффициента детерминации (R^2) более 80 были получены для определения в семенах амаранта содержания белка (87,3), пальмитиновой (87,0), линолевой (81,1), α-линоленовой (92,0) кислот. Для оценки влажности (76,6) и содержания олеиновой (75,1) кислоты R^2 установлен близкий к 80. Такие калибровочные модели являются удовлетворительными и также могут применяться для скрининга семян амаранта. У моделей, созданных для оценки значений масла и стеариновой кислоты, отмечен R^2 менее 70, что является недостаточным для получения точных величин при работе с такими калибровочными моделями. Следовательно, калибровочные модели для содержания масла и стеариновой кислоты в семенах амаранта нуждаются в доработке. Количество рангов для всех разработанных калибровочных моделей: «Амарант. Белок», «Амарант. Пальмитиновая кислота», «Амарант. Линолевая кислота», «Амарант. α-Линоленовая кислота», «Амарант. Влажность», «Амарант. Олеиновая кислота», «Амарант. Масло» и «Амарант. Стеариновая кислота» было относительно небольшим и равнялось 14, 19, 13, 8, 7, 18, 7 и 19 соответственно; это является удовлетворительным для вышеперечисленных калибровочных моделей.

Оценка качества построенной калибровочной модели дана с помощью среднеквадратичной ошибки в порядке перекрестной проверки RMSEPCV (Root Mean Squa-

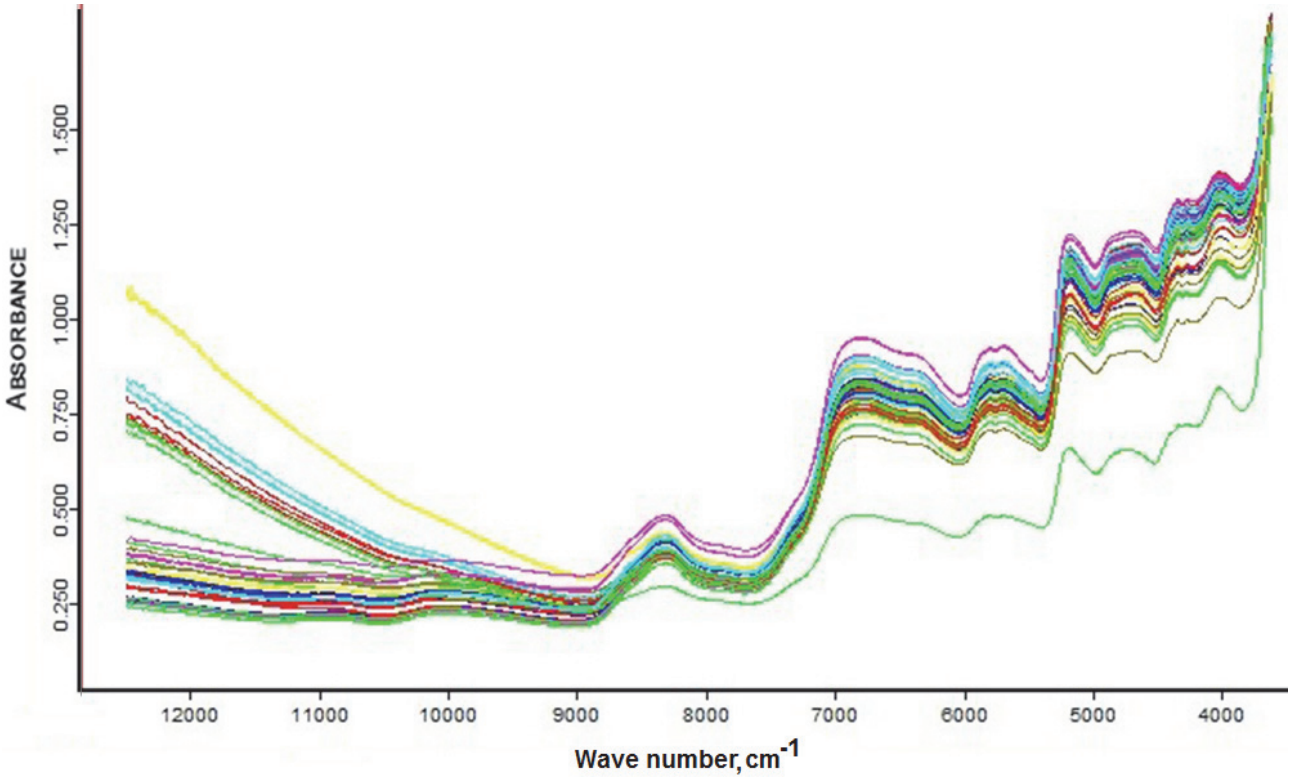


Рис. 1. **ИК-спектры опытных образцов семян амаранта**

Fig. 1. **IR spectra of experimental amaranth seed accessions**

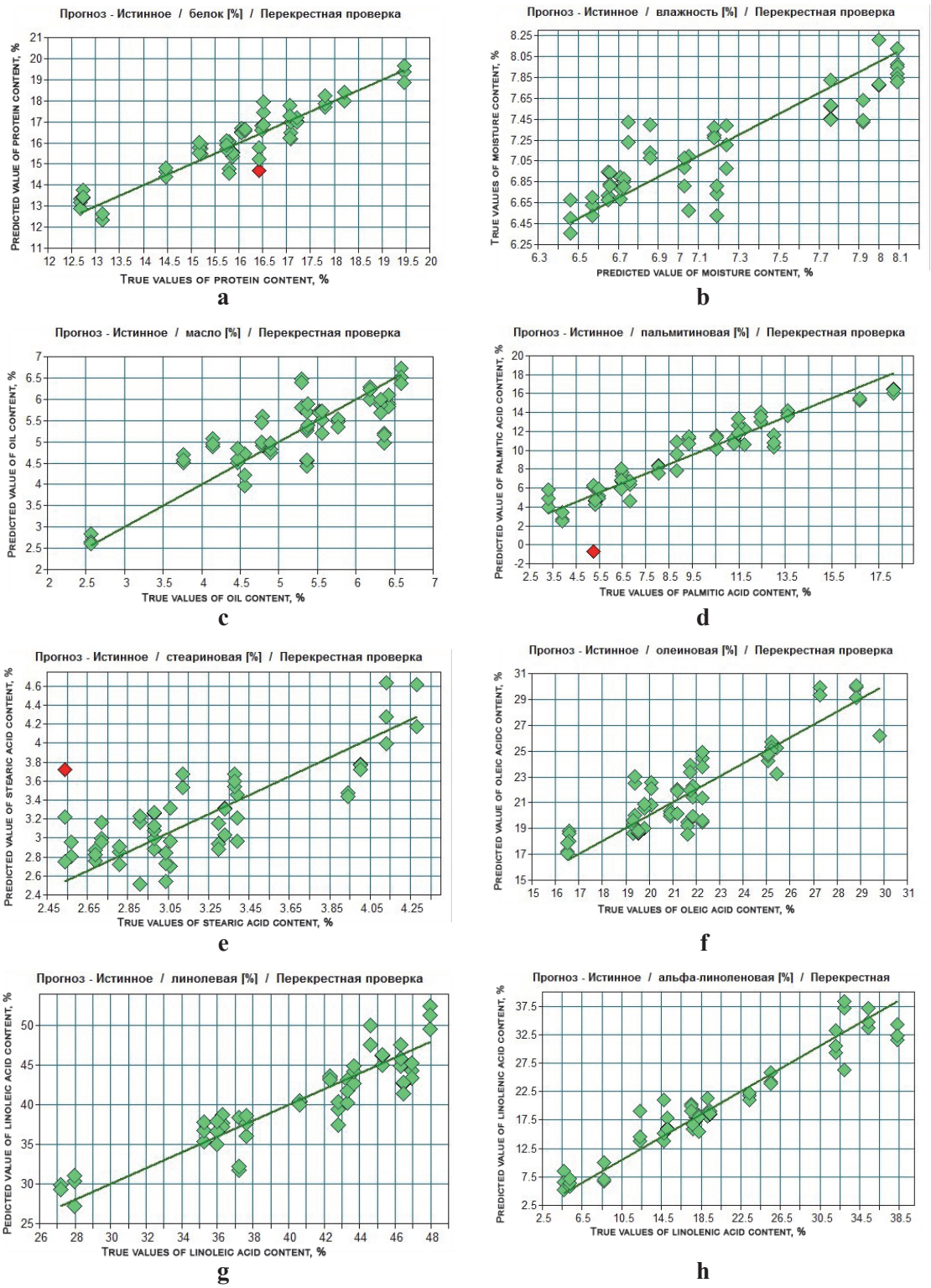


Рис. 2. График предсказанных значений содержания белка (a), влаги (b), масла (c), пальмитиновой (d), стеариновой (e), олеиновой (f), линолевой (g), α-линоленовой кислот (h) (ось Y) по сравнению с истинными значениями (ось X) согласно калибровочной модели: (**a**) – «Амарант. Белок», (**b**) – «Амарант. Влажность», (**c**) – «Амарант. Масло», (**d**) – «Амарант. Пальмитиновая кислота», (**e**) – «Амарант. Стеариновая кислота», (**f**) – «Амарант. Олеиновая кислота» (**g**) – «Амарант. Линолевая кислота», (**h**) – «Амарант. α-Линоленовая кислота» (зеленым отмечены учтенные, красным – не учтенные значения для образцов семян амаранта при построении калибровочной кривой)

Fig. 2. Graph of predicted values for the content of protein (a), moisture (b), oil (c), and palmitic (d), stearic (e), oleic (f), linoleic (g) and *α*-linolenic acids (h) (Y axis) compared with true values (X axis) according to the calibration models: (**a**) – *Amaranth. Protein*; (**b**) – *Amaranth. Moisture*; (**c**) – *Amaranth. Oil*; (**d**) – *Amaranth. Palmitic Acid*; (**e**) – *Amaranth. Stearic Acid*; (**f**) – *Amaranth. Oleic Acid*; (**g**) – *Amaranth. Linoleic Acid*; (**h**) – *Amaranth. α-Linolenic Acid* (green are the values taken into account, while red are the values not taken into account for amaranth seed accessions when constructing the calibration curve)

red Error of Prediction – RMSEP), которая отражает степень дисперсии значений, предсказанных сконструированной моделью, вокруг линии регрессии при перекрестной валидации (Cross-Validation – CV) (Sadergaski et al., 2023). Значения RMSEPCV калибровочных моделей для определения содержания белка, влажности, масла, стеариновой кислоты в семенах амаранта были ниже 1%: 0,6; 0,3; 0,6 и 0,3% соответственно; для пальмитиновой, олеиновой, линолевой, α-линоленовой кислот – выше 1%: 1,4; 1,7; 2,5 и 2,7% соответственно. Значения RMSEPCV ≤ 5% указывают на приемлемые характеристики сконструированной модели, следовательно вышеперечисленные калибровочные модели могут быть приняты для практического применения (Sadergaski et al., 2023).

Показатель остаточного отклонения прогноза для ранга (Residual Prediction Deviation – RPD) оценивает устойчивость полученной зависимости (Popov et al., 2024). Он составлял 2,82; 2,08; 1,76; 2,78; 1,49; 2,02; 2,30 и 3,53 соответственно для белка, влажности, масла, пальмитиновой, стеариновой, олеиновой, линолевой, α-линоленовой кислот. RPD соответствует отношению допустимого отклонения фактических измеренных качественных параметров к корню квадрата средней ошибки. В соответствии с работой C. W. Chang с сотрудниками (Chang et al., 2001), значения RPD были интерпретированы следующим образом: при RPD > 2 калибровочные модели можно считать «отличными», при 1.4 < RPD < 2 – «стандартными», при RPD < 1,4 – «ненадежными». Поскольку значения RPD представленных нами моделей входят в референс «отличных» и «стандартных», их можно отнести к категории «надежных».

Показатель смещения, или статистической предвзятости (BIAS), выявляет, насколько существенно отклоняется прогнозируемое значение от истинного, то есть характеризует соответствие результатов, полученных с помощью калибровочной модели, с результатами, полученными аналитическим методом (Reichert, Schuwirth, 2012). Для сконструированных калибровочных кривых с целью определения содержания белка, влажности, масла, пальмитиновой, стеариновой, олеиновой, линолевой и α-линоленовой кислот BIAS соответствовал следующим значениям: –0,0592; 0,0279; –0,0144; 0,0611; –0,0409; –0,215; 0,0209; –0,0813 и –0,00704, то есть результаты, полученные с помощью данных калибровок, не будут иметь значительного отклонения от истинного.

По результатам Л. Садергаски с сотрудниками (Sadergaski et al., 2023), калибровки считаются достоверными, если значения R^2 > 75%. Таким образом, калибровочные модели, построенные для определения содержания белка, влажности, пальмитиновой, олеиновой, линолевой, α-линоленовой кислот, могут использоваться для скрининга семян амаранта, тогда как для масла и стеариновой кислоты нуждаются в доработке.

Достоверность данных для калибровок с R^2 > 75% была подтверждена с помощью контрольной выборки из 15 образцов семян амаранта 2020 г. репродукции. Сверка данных представлена в таблице 2.

Таблица 2. Проверка ИК-калибровочной модели для определения содержания белка, влажности, пальмитиновой (16:0), олеиновой (18:1), линолевой (18:2), α-линоленовой (18:3) кислот в семенах коллекционных образцов амаранта

Table 2. Verification of the IR calibration models for the content of protein, moisture, and palmitic (16:0), oleic (18:1), linoleic (18:2) and *α*-linolenic (18:3) acids in amaranth seed accessions

Показатель / Indicator	X_1 ± Sd	X_2 ± Sd	$\|X_1 – X_2\|$
белок*	16,09 ± 2,16	16,31 ± 1,85	0,22
влажность*	7,02 ±0 ,50	5,70 ± 0,50	1,32
C 16:0*	8,19 ± 4,41	8,98 ± 4,02	0,79
C 18:0*	3,15 ± 0,68	3,19 ± 0,75	0,04
C 18:1*	22,58 ± 4,60	23,84 ± 4,23	1,26
C 18:2	36,94 ± 7,91	32,53 ± 3,28	4,42
C 18:3	26,87 ± 14,31	29,79 ± 8,60	2,93
масло*	5,38 ± 1,21	5,77 ± 1,26	0,39

Примечание: X_1 – средняя значений, полученных с помощью методов биохимического анализа; X_2 – средняя значений, полученных с помощью модельных калибровочных кривых; Sd – стандартное отклонение; $|X_1 – X_2|$ – расхождение значений, полученных с помощью калибровочных моделей и аналитическим путем; * – отмечены показатели, для которых значение $|X_1 – X_2|$ не выходило за рамки технической погрешности прибора MATRIX-I (Bruker, Германия)

Note: X_1 is the mean for values obtained using biochemical analysis techniques; X_2 is the mean for values obtained using model calibration curves; Sd is the standard deviation; $|X_1 – X_2|$ is the divergence between the values obtained with calibration models and biochemical analysis; * – marks the indicators for which the $|X_1 – X_2|$ value did not exceed the technical error of the MATRIX-I device (Bruker, Germany)

Допустимая погрешность при измерении с использованием БИК-анализатора не должна превышать 2% (Khoreva et al., 2022), поэтому возможность практического использования новых градуировочных моделей должна оцениваться в том числе и по этому параметру. Различие между данными, полученными с помощью ИК-анализатора и аналитическими методами, представлено в таблице 2. Для показателей белка, масла, пальмитиновой и стеариновой кислот оно составило менее 1%, для влажности и олеиновой кислоты – менее 1,5%, что укладывается в рамки допустимой погрешности измерения. Для линолевой и α-линоленовой кислот различие составляет более 2,5%, что превышает допустимую ошибку, поэтому две последних калибровочных модели не

подходят для практического применения. Принимая во внимание значения коэффициентов R^2, RMSEPCV, RPD, BIAS и результаты проверки всех полученных калибровочных моделей, установлено, что модели для определения в семенах амаранта содержания белка, влажности, пальмитиновой, олеиновой кислот могут быть рекомендованы для практического применения, тогда как модели для масла, стеариновой, линолевой и линоленовой кислот – нет.

Заключение

Калибровочные модели, полученные на ИК-анализаторе MATRIX-I (BRUKER, Германия) с помощью программного обеспечения OPUS LAB для измерения содержания белка, влажности, пальмитиновой, олеиновой кислот, позволяют проводить массовый скрининг данных хозяйственно ценных показателей семян амаранта из коллекции ВИР с точностью до 1,5%, что дает возможность оперативно определить направление использования конкретных генотипов и сохранить ценный селекционный материал. Модели, разработанные для количественного определения масла, стеариновой линолевой и α-линоленовой кислот, нуждаются в доработке.

References / Литература

Bykov A. The problem of fodder fiber and the basic ways of its decision. *Agrarian Bulletin of the Urals*. 2008;4(46):71-72. [in Russian] (Быков А.И. Проблема кормового белка в Зауралье и основные пути ее решения. *Аграрный вестник Урала*. 2008;4(46):71-72).

Covas G. Publicación miscelánea № 13: Perspectivas del cultivo de los amarantos en la República Argentina. Anguil: Estación Experimental Agropecuaria; 1994. [in Spanish]

Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P., Peruanskiy Yu.V., Lukovnikova G.A., Ikonnikova M.I. Methods of biochemical research in plants (Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy). A.I. Ermakov (ed.). 3rd ed. Leningrad: Agropromizdat; 1987. [in Russian] (Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.И. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. 3-е изд. Ленинград: Агропромиздат; 1987).

Gonor K.V., Pogozheva A.V., Derbeneva S.A., Maltsev G.Yu., Trushina E.N., Mustaphina O.K. The influence of a diet with including amaranth oil antioxidant and immune status in patients with ischemic heart disease and hyperlipoproteidemia. *Problems of Nutrition*. 2006;75(6):30-33. [in Russian] (Гонор К.В., Погожева А.В., Дербенева С.А., Мальцев Г.Ю., Трушина Э.Н., Мустафина О.К. Влияние антиатерогенной диеты с применением масла амаранта на антиоксидантный и иммунный статус у больных ишемической болезнью сердца и гиперлипопротеидемией. *Вопросы питания*. 2006;75(6):30-33).

GOST 9404-88. Interstate standard. Flour and bran. Method of moisture content determination. Moscow: Standartinform; 2007. [in Russian] (ГОСТ 9404-88. Межгосударственный стандарт. Мука и отруби. Метод определения влажности. Москва: Стандартинформ; 2007). URL: https://docs.cntd.ru/document/1200022334 [дата обращения: 22.05.2024].

Grobelnik Mlakar S., Turinek M., Jakop M., Bavec M., Bavec F. Nutrition value and use of grain amaranth: potential future application in bread making. *Agricultura*. 2009;6:43-53.

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

Hue C.T., Hang N.T.M., Thanh L.N., Spiridovich E.V., Alekseeva E.I., Hung N.V. Study on biochemical composition of amaranth seeds (by the samples of Vietnam). *Vestnik of Astrakhan State Technical University*. 2014,9(1):62-66. [in Russian] (Хуе К.Т., Ханг Н.Т.М., Тхань Л.Н., Хунг Л.Н., Спиридович Е.В., Алексеева Е.И. Семена амаранта как источник биологически активных веществ. *Вестник Астраханского государственного технического университета*. 2014,9(1):62-66).

Khoreva V.I., Popov V.S., Kon'kova N.G. Application of the IR spectrometry method in the screening study of various oat species. *Ecological Genetics*. 2022;20(4):349-357. DOI: 10.17816/ecogen108503

Kjeldahl J. A new method for the determination of nitrogen in organic matter. *Zeitschrift für Analytische Chemie*. 1883;22:366-382. DOI: 10.1007/BF01338151

Magomedov I.M., Chirkova T.V. Amaranth – past, present and future. *Advances in Current Natural Sciences*. 2015;1(Pt 7):1108-1113. [in Russian] (Магомедов И.М., Чиркова Т.В. Амарант – прошлое, настоящее и будущее. *Успехи современного естествознания*. 2015;1(ч. 7):1108-1113).

Popov V.S., Shelenga T.V., Blinova E.V., Khoreva V.I. Application of NIR spectroscopy to determine the basic biochemical parameters of black oat grain quality. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2024;7(2):31-41. [in Russian] (Попов В.С., Шеленга Т.В., Блинова Е.В., Хорева В.И. Применение БИК-спектроскопии для определения основных биохимических показателей качества у овса песчаного. *Биотехнология и селекция растений*. 2024;7(2):31-41). DOI: 10.30901/2658-6266-2024-2-o1

Reichert P., Schuwirth N. Linking statistical bias description to multiobjective model calibration. *Water Resources Research*. 2012;48(9):W09543. DOI: 10.1029/2011wr011391

Sadergaski L.R., Manard B.T., Andrews H.B. Analysis of trace elements in uranium by inductively coupled plasma-optical emission spectroscopy, design of experiments, and partial least squares regression. *Journal of Analytical Atomic Spectrometry*. 2023;38(4):800-809. DOI: 10.1039/d3ja00013c

Shelenga T.V., Piskunova T.M., Malyshev L.L., Taipakova A.A., Solovyeva A.E. Seed oil biochemical composition of cultivated *Cucurbita* L. species from the VIR collections grown in the Astrakhan Province of the Russian Federation. *Agronomy*. 2020;10(10):1491. DOI: 10.3390/agronomy10101491

Smith T.J. Squalene: potential chemopreventive agent. *Expert Opinion on Investigational Drugs*. 2000;9(8):1841-1848. DOI: 10.1517/13543784.9.8.1841

Sokolova D., Shelenga T., Zvereva O., Solovieva A. Comparative characteristics of the amino acid composition in amaranth accessions from the VIR Collection. *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*. 2021;45(1):68-78. DOI: 10.3906/tar-2007-7

Sokolova D.V. Method for producing fermented tea from red-coloured *Amaranth* varieties. Russian Federation; patent number 2793627; 2023. [in Russian] (Соколова Д.В. Способ производства ферментированного чая из краснокрашенных сортов амаранта. Российская Федерация; патент № 2793627; 2023).

Soriano-García M., Arias-Olguín I.I., Montes J.P.C., Ramírez D.G.R., Figueroa J.S.M., Valverde E.F. et al. Nutritional functional value and therapeutic utilization of ama-

ranth. *Journal of Analytical and Pharmaceutical Research*. 2018;7(5):596-600. DOI: 10.15406/japlr.2018.07.00288

Taipova R.M., Kuluev B.R. Amaranth: features of culture, prospects of cultivation in Russia and generation of transgenic Russian varieties. *Biomics*. 2015;7(4):284-299. [in Russian] (Таипова Р.М., Кулуев Б.Р. Амарант: особенности культуры, применение, перспективы возделывания в России и создания трансгенных отечественных сортов. *Биомика*. 2015;7(4):284-299).

Tang Y., Tsao R. Phytochemicals in quinoa and amaranth grains and their antioxidant, anti-inflammatory, and potential health beneficial effects: a review. *Molecular Nutrition and Food Research*. 2017;61(7):1600767. DOI: 10.1002/mnfr.201600767

Информация об авторах

Татьяна Васильевна Шеленга, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, tatianashelenga@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-3992-5353

Алла Евгеньевна Соловьева, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, alsol64@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-6201-4294

Диана Викторовна Соколова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44., dianasokol@bk.ru, https://orcid.org/0000-0002-9967-7454

Владимир Вячеславович Васипов, младший научный сотрудник Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, v.vasipov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-3829-7714

Анастасия Евгеньевна Смоленская, ведущий специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, nastya-smolenska.n@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-6062-4139

Виталий Сергеевич Попов, кандидат технических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, v.popov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-3274-7662

Information about the authors

Tatiana V. Shelenga, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, tatianashelenga@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-3992-5353

Alla E. Solovyeva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, alsol64@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-6201-4294

Diana V. Sokolova, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, dianasokol@bk.ru, https://orcid.org/0000-0002-9967-7454

Vladimir V. Vasipov, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, v.vasipov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-3829-7714

Anastasiya E. Smolenskaya, Leading Specialist, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, nastya-smolenska.n@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-6062-4139

Vitaliy S. Popov, Cand. Sci. (Engineering), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, v.popov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-3274-7662

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

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

Статья поступила в редакцию 29.05.2024; одобрена после рецензирования 24.09.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 29.05.2024; approved after reviewing on 24.09.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
UDC 633.913.322:631.52/.53
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-61-70

Study on seed quality testing of Russian dandelion

Guang Shen[1], Lin Zhou[1], Fuyun Zheng[1], Zhang Yu[2], Yihua Yang[1], Wentian Zhang[1], Nina G. Kon'kova[3]

[1] Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, Harbin, China

[2] Northeast Forestry University, College of Landscape Architecture, Harbin, China

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

Corresponding author: Yihua Yang, yyh_1975@163.com

Background. Kok-saghyz, or Russian dandelion, is one of the three most promising natural rubber plants in the world. This study examined the seed quality of kok-saghyz from different sources with reference to the methods in the International Rules for Seed Testing.
Materials and methods. A kok-saghyz accession from the VIR collection (k-445) and an accession of American origin were analyzed. The study was carried out in 2018–2020 under the conditions of a field experiment at the experiment station in Harbin (45.592729°N, 126.581668°E).
Results. Sampling principles and methods were established, and the seed quality of kok-saghyz was thoroughly evaluated. A seed purity test showed above 80% of pure seeds for both accessions. The thousand-seed weight was approximately 0.5 g when measured by the hundred-seed method. The moisture content was about 5.4% according to the low-temperature drying technique. The time required for reaching a natural imbibition rate was 2.5 h. The authenticity test demonstrated that kok-saghyz seeds can be distinguished from those of other *Taraxacum* spp. according to their appearance. The health test found 4 types of mold inside and outside the kok-saghyz seeds.
Conclusion. This study provides technical support for kok-saghyz seed quality testing, and offers recommendations for kok-saghyz seed trade.

Keywords: rubber plant, kok-saghyz, seed quality, seed testing regulations

Acknowledgements: the work was supported by the Scientific Research Fund of Heilongjiang Academy of Sciences under Grants Nos. KY2023ZR04 and KY2019ZR02, and performed with support from the Research Operating Expense Project of the Research Institute of Heilongjiang Province, Grant No. ZNBZ2022ZR04, and within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0005.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Shen G., Zhou L., Zheng F., Yu Z., Yang Y., Zhang W., Kon'kova N.G. Study on seed quality testing of Russian dandelion. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):61-70. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-61-70

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-61-70

Изучение качества семян русского одуванчика

Г. Шень[1], Л. Чжоу[1], Ф. Чжэн[1], Ч. Юй[2], И. Ян[1], В. Чжан[1], Н. Г. Конькова[3]

[1] Институт природных ресурсов и экологии Академии наук провинции Хэйлунцзян, Харбин, Китай

[2] Северо-Восточный лесотехнический университет, Колледж ландшафтной архитектуры, Харбин, Китай

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

Автор, ответственный за переписку: Ихуа Ян, yyh_1975@163.com

Актуальность. Кок-сагыз, или русский одуванчик, входит в тройку самых перспективных каучуконосов в мире. В этом исследовании изучалось качество семян кок-сагыза из разных источников со ссылкой на методы, изложенные в Международных правилах тестирования семян.
Материалы и методы. Объектом исследования служили образец кок-сагыза из коллекции ВИР (к-445) и образец американского происхождения. Исследования проводили в 2018–2020 гг. в условиях полевого опыта экспериментальной станции в Харбине (45.592729°с. ш., 126.581668°в. д.).
Результаты. В ходе исследования определили принципы и методы отбора проб, а также провели всестороннюю оценку качества семян кок-сагыза. Анализ чистоты показал, что чистота семян обоих образцов кок-сагыза превышает 80%. Вес 1000 семян равен примерно 0,5 г, определялся с помощью метода 100 семян. Содержание влаги, измеренное методом низкотемпературной сушки, составляет около 5,4%. Время, необходимое для достижения естественной скорости насыщения семян влагой, составило 2,5 ч. Проверка на подлинность показала, что семена кок-сагыза можно отличить от других видов рода *Taraxacum* по внешним характеристикам. В ходе проверки на грибковые заболевания обнаружили четыре типа плесени внутри и снаружи семян кок-сагыза.
Заключение. Данное исследование обеспечивает техническую поддержку технологии оценки качества семян кок-сагыза, а также предоставляет рекомендации по оценке материала для последующей коммерческой реализации семян кок-сагыза.

Ключевые слова: каучуконосное растение, кок-сагыз, качество семян, правила проведения испытаний

Благодарности: работа поддержана Фондом научных исследований Академии наук провинции Хэйлунцзян в рамках грантов № KY2023ZR04 и № KY2019ZR02; выполнялась при поддержке проекта «Текущие расходы на исследования» Научно-исследовательского института провинции Хэйлунцзян (грант № ZNBZ2022ZR04) и в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0005.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Шень Г., Чжоу Л., Чжэн Ф., Юй Ч., Ян И., Чжан В., Конькова Н.Г. Изучение качества семян русского одуванчика. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):61-70. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-61-70

Introduction

Russian dandelion (*Taraxacum kok-saghyz* Rodin) is a perennial herbaceous plant of the genus *Taraxacum* of the Asteraceae family. It is one of the three most excellent natural rubber plants in the world. Its roots contain 2.89 to 27.89% of natural rubber (Whaley, Bowen, 1947; Luo, 1951; Shen et al., 2018; Shen et al., 2019), and also 25 to 40% of inulin (Polhamus, 1962). The intensive growth and yield of kok-saghyz is greatly influenced by the frequency of watering and fertilization (Shen, 2021; Shen et al., 2023; Zhang et al., 2023). The leaves can be used in pharmacy, for tea manufacturing, and as anti-inflammatory feed additives (Molinu et al., 2019). Kok-saghyz may also serve as a model plant to study the mechanism of natural rubber synthesis (Wu et al., 2024). Therefore, it possesses important scientific and practical values.

Seed testing refers to the inspection and measurement of seed quality, that is, authenticity, purity, cleanness, germination rate, viability, seed health, moisture content, and 1000-seed weight. Agricultural production, commodity exchange, economic and trade activities can be guided on the basis of seed quality information. Through seed testing, it is possible to select high-quality seeds for sowing, eliminate or reduce the risk of seedling shortage and yield reduction due to seed quality, control the spread and damage of harmful weeds, ensure normal growth of crops and increase yields, which is of great significance to kok-saghyz production (Hu, 2015).

In 1924, the International Seed Testing Association (ISTA) was established. In 1931, with the joint efforts of ISTA members and Dr. Franck, ISTA promulgated the first version of the International Rules for Seed Testing. After the 1990s, ISTA basically followed the principle of conducting minor revisions to the rules every three years and comprehensive revisions every six years. Nowadays, the International Rules for Seed Testing have been cited by the International Seed Quality Certification System of the Organization for Economic Cooperation and Development (OECD) (ISTA, 1996), and become a guideline that must be followed by the international seed trade and circulation; it is generally adopted by countries around the world. The International Rules for Seed Testing have a total of 50 basic standards and inspection specifications (ISTA, 2020).

Except for a few countries that directly implement the rules, most countries in the world have formulated national seed inspection regulations based on the standardized technology of the International Rules for Seed Testing and combined with their own specific conditions. Since the 1980s, China has formulated and promulgated a number of national standards, such as the Crop Seed Inspection Procedures, Forage Seed Inspection Procedures, and Vegetable Seed Quality Standards. With the development of agriculture, China revised and promoted regulations on food crops (cereals and beans), industrial crops (fibers and oilseeds), and cucurbits (melons, cabbage, and leafy vegetables) in the 1990s. These standards have played a role in improving the quality of the country's crop seeds and effectively guaranteed the safety of food production and industrial crop cultivation.

This study presents the results of a research on the inspection methods for kok-saghyz seed quality, based on the guidelines prescribed by the International Rules for Seed Testing (ISTA, 2020), and provides technical support for the seed quality classification technology. In order to promote kok-saghyz cultivation and increase rubber production, it is important to establish seed quality standards for Russian dandelion and provide a reference for kok-saghyz seed trade.

Materials and methods

Kok-saghyz fruits are achenes. Since the peel and seeds are tightly connected and difficult to separate, dandelion fruits are generally called seeds, so the kok-saghyz seeds are actually their fruits in the context of this study.

We planted a kok-saghyz accession imported from Russia (k-445) and the Buckeye accession from the United States in different locations with different cultivation patterns, and then used the collected seeds at different times as experimental materials. There were four replications in total. The relevant information is as follows (Table 1).

Table 1. Experimental materials of kok-saghyz seeds

Таблица 1. Экспериментальные материалы по семенам кок-сагыза

Sources	Harvest sites	Harvest coordinates (BD09)	Cultivation patterns	Harvesting dates	Weight, g
k-445 (collected in 2018)	New Industrial Zone in Harbin	126.5717, 45.5832	In the field	July – September	19.47
k-445 (collected in 2019)	New Industrial Zone in Harbin	126.5717, 45.5832	In the field	July – September	22.66
k-445 (collected in 2020)	Institute of Natural Resources and Ecology	126.6526, 45.7184	Potted	July – September	36.54
Buckeye (collected in 2020)	Institute of Natural Resources and Ecology	126.6526, 45.7184	Potted	July – September	17.52

The seed purity analysis was made for all four batches, the health test analyzed the batches collected in 2018 and 2020, and the other tests were performed for the Russian seed batch harvested in 2018 and the American seed batch harvested in 2020.

Experimental methods

The seed testing process can be divided into three parts: sampling, testing, and result reporting. The testing procedure starts with taking samples from the seed batch to form primary samples and mixed samples to perform cleanness, natural imbibition, germination, weight, purity, health, and au-

thenticity tests. Since no dormancy phenomenon was observed in kok-saghyz seeds and the seeds were small, no viability testing experiment was conducted within this study.

According to the ISTA regulations, seed lots need to have a specified maximum and minimum weight. Seed size is a significant factor influencing the seed lot weight, but it is also affected by whether the seed is for agricultural or horticultural use. The maximum number of seeds in a seed batch is 1×10^9 (i.e., 10,000 units, with each unit containing 100,000 seeds) (Hu, 2015). Since the 1000-seed weight of kok-saghyz is 0.45–0.70 g, the maximum weight of a seed batch (including various coating materials or films) shall not exceed 1000 kg, the error shall not exceed 5%, and the minimum weight shall not be less than 30 g (according to the recommendations for *Taraxacum officinale* in the International Rules for Seed Testing, the 1000-seed weight of ordinary dandelion is higher than that of kok-saghyz, so the minimum weight is no less than 30 g). The maximum number of seeds in a seed batch is 1×10^9 (Luo, 1951 1), and the 1000-seed weight of kok-saghyz is generally 0.5 g. The maximum weight of a seed batch is 500 kg, and the error is not allowed to exceed 5%.

According to the ISTA regulations, when the container of a seed batch is 1, the number of initial samples taken is not less than 3 (Polhamus, 1962). In this experiment, 4 primary samples were taken from each seed lot, and they were sampled using spoons at different positions. After mixing, a composite sample was formed, and then random samples were taken from it to form a working sample. The "freehand halving method" is used to separate the experimental sample from the initial sample (Whaley, Bowen, 1947).

Purity analysis

The sample for purity analysis contained at least 25,000 seeds. The 1000-seed weight of kok-saghyz was calculated as 0.5 g. Therefore, the seeds weight for a purity analysis should be at least 12.5 g. Each seed lot undergoes 3 replications, the average value is taken.

Net seed weight percentage: (net seed weight) / (net seed weight + impurity weight + other seed weight) × 100%.

The seed morphology method was used to identify kok-saghyz seeds and impurities. According to the description in the Flora of China, Russian dandelion achenes are light brown, (2 –) 2.5 – 3.5 mm long, with many small spines on the upper 1/3 – 1/2, and the remaining part has small tubercles.

With the help of a magnifying glass, sieve, scalpel, etc., without damaging the germination ability of the seeds, the sample was separated into three components: clean seeds, other plant seeds, and general impurities on the purity analysis table, based on the obvious characteristics of the seeds. Weighed separately in grams.

Natural imbibition

Clean seed samples were taken from the seed lots from Russia and the United States, respectively. We took about 0.2 g of each sample, repeated 3 times, soaked in tap water at room temperature, taking them out every half hour, wiping dry, and weighing until constant weight. At this time, the seed imbibition rate was 100%.

Weight measurement

Eight portions of 100 kok-saghyz seeds were manually counted, weighed individually, and the coefficient of variation was calculated. If the coefficient of variation is less than 4.0, the 1000-seed weight can be calculated on the basis of the actual measurement results. If the coefficient of variation is higher than 4, 8 more replications should be weighed, and the standard deviation of the 16 replications should be calculated. For any replications that show more than twofold difference from the mean, the standard deviation will be ignored. Finally, the values of 100 seeds for each replication will be ignored. The average weight multiplied by 10 is the measured seed weight (Luo, 1951).

Weight of 1,000 seeds = weight of 100 seeds / number of replications of 100 seeds × 10.

Authenticity verification

We used the seed appearance morphology method to identify 364 seeds. We observed the surface morphology of kok-saghyz seeds under an Olympus SZX7 microscope (20×), including color, shape, spines, beak base, etc., and then took pictures using ImageJ 1.53q (Polhamus, 1962) to measure seed length, width and beak base length. Then a fixed-distance plant key table was established to distinguish kok-saghyz from other common dandelion plants in Northeast China on the basis of seed characteristics.

Moisture content assessment

Using the low constant temperature drying method, kok-saghyz seeds were dried in an oven at 103°C for 17 h to constant weight, and then the seed moisture content was calculated (Luo, 1951).

Health testing

The washing test method was used in this study to check for pathogenic spores or pathogenic nematodes attached to the seed surface, as well as the culture method to check for pathogenic bacteria inside kok-saghyz seeds (Hu, 2015).

Calculation of the spore load on the seed surface is to be done according to the following formula:

$$N = \frac{n_1 \times n_2 \times n_3}{n_4},$$

where N is the spore load per gram of seeds; n_1 is the average number of spores per the field of view; n_2 is the number of fields of view on the cover glass area; n_3 is the number of drops in 1 mL of water; n_4 is the weight of the test sample.

After taking pictures with a microscope, the number of spores was calculated using the ImageJ (1.53q) software. We used the software to open the picture file taken by the microscope, clicked the menu Image-Type-8-bit, turned the picture into black and white, then clicked Process-Find Maxima..., entered the appropriate number in the Prominence box, and checked Exclude edge maxima and Preview point selection, selected the output type as count, adjusted the appropriate number of Prominence based on the comparison between the number of spores and the number of markers in the picture, and finally clicked OK to automatically calculate the number of spores and save the result as an MS Excel file.

We used the culture method to count the fungal species, isolation frequency, and bacterial load inside kok-saghyz seeds. The formula is as follows:

Isolation frequency (%) = number of occurrences of a certain isolate / total number of occurrences of isolates × 100.

Bacteria-carrying rate (%) = total number of bacteria-carrying seeds / total number of tested seeds × 100.

Fungal identification:

The isolated fungi were purified, examined under microscope, and transferred to tubes for storage. Identification was based on fungal culture traits and morphological characteristics, and with reference to relevant fungal identification tools.

Results and analysis

Purity analysis

The analysis of seed purity showed that the gain and loss rates of all seed batches was less than 5%, so its results were valid. Among the samples, Russian seeds collected in 2020 (Fig. 1, A) had the highest proportion of pure seeds, 95.19%, and American seeds collected in 2020 (Fig. 1, C) had the lowest share, 81.47% (Table 2, see Fig. 1).

Natural imbibition

The weight of the Russian and American seeds increased fastest in the first 0.5 h after absorbing water, and then gradually slowed down. When the seeds absorbed water for 2.5 h, the weight of the seeds no longer increased significantly ($\alpha = 0.05$), so it is considered that the seed swelling rate reaches 100% at this time. So, when the seeds germinate, they need to be soaked in water for at least 2.5 hours. The 1000-seed weight of the American seeds was similar to that of the Russian seeds, but their weight after water absorption was always significantly higher than that of the Russian seeds (Fig. 2, Fig. 3).

Weight measurement

The average weight of 100 Russian seeds was found to be 0.0486 g, and the coefficient of variation was 0.11, i.e., less than 4, so the 1000-seed weight was estimated as 0.486 g. The average weight of 100 American seeds was 0.0478 g, and its coefficient of variation was 0.05 (less than 4), so the 1000-seed was 0.478 g, which was slightly lower than that of the Russian seeds (Fig. 4).

Authenticity verification

Kok-saghyz seeds are in fact achenes, described as light brown, gray-brown, or dark brown. They have diverse shapes: oblong, oblanceolate, or obovate. They are 1.4 to 4.2 mm long, and 0.3 to 1.2 mm wide. The surface consists of 11 to 16 longitudinal ribs and grooves; the upper 1/3 to 1/2 has many small spines, and the remaining part has small or no tumor-like protrusions. The base of the beak is 1.0 to 1.8 mm long. The ratio of beak base to achene length is 1 : 2 to 1 : 3, and there are fewer spines at the beak base (Table 3).

Kok-saghyz can be distinguished from other species of the genus *Taraxacum* in Northeast China (*T. mongolicum*, *T. liao-*

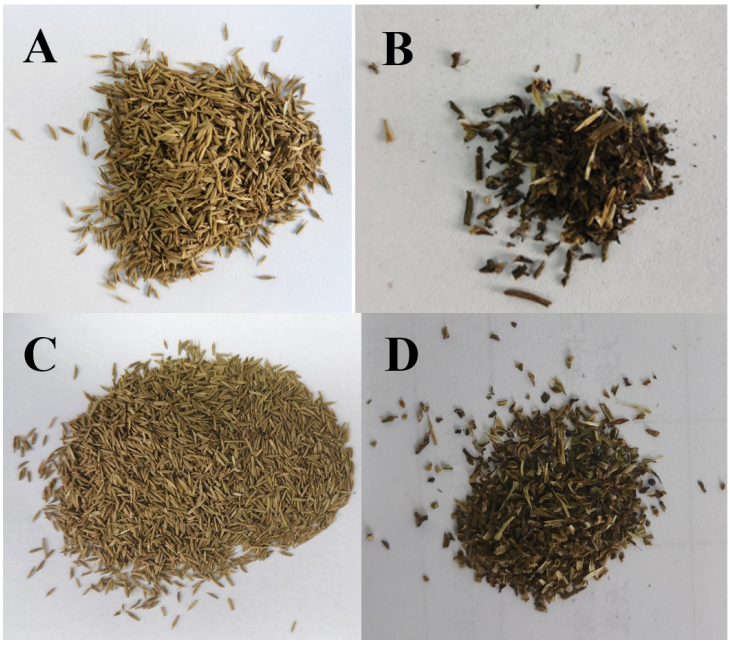


Fig. 1. Purity analysis of kok-saghyz seeds (A and B are pure seeds and inert matter of the Russian kok-saghyz; C and D are pure seeds and inert matter of American origin)

Рис. 1. Анализ чистоты семян кок-сагыза (A, B – чистые российские семена и инертные вещества кок-сагыза; C, D – чистые американские семена и инертные вещества)

Table 2. Purity analysis of kok-saghyz seeds

Таблица 2. Анализ чистоты семян кок-сагыза

Seed source	Total sample weight, g	Inert matter weight, g	Weight of pure seeds, g	Weight of other seeds, g	Total weight after the analysis, g	Loss rate after the analysis, g	Pure seeds, %
Russia (2018)	21.74	1.21	20.29	0.00	21.50	0.01	93.35
Russia (2019)	34.98	3.56	30.97	0.00	23.12	0.01	88.51
Russia (2020)	13.14	0.63	12.35	0.00	12.98	1.20	95.19
U.S. (2020)	13.16	2.43	10.64	0.00	13.07	0.01	81.47

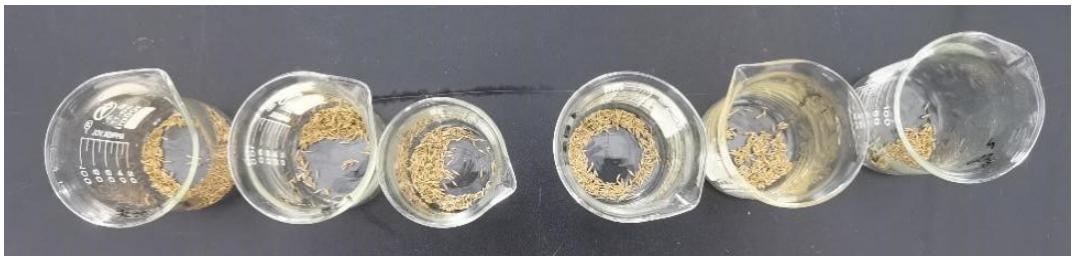


Fig. 2. **Experiment on water absorption of kok-saghyz seeds**
Рис. 2. **Эксперимент по водопоглощению семян кок-сагыза**

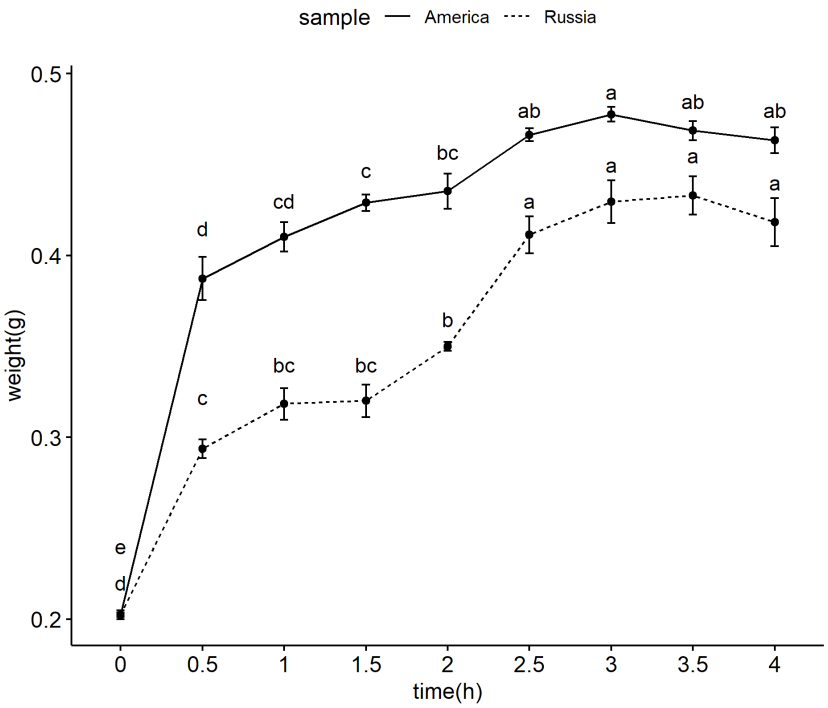


Fig. 3. **Kok-saghyz seed weights at different times after water absorption**
Рис. 3. **Масса семян кок-сагыза в разное время после впитывания воды**

tugense, *T. formosanum*, *T. ohwianum*, *T. urbanum*, *T. antungense*, *T. asiaticum*, *T. asiaticum* var. *lonchophyllum*) according to the length of the seed, the number of spines at the base of the beak, and the ratio of the base of the beak to the length of the seed (Wu et al., 2011).

Moisture content assessment

The three repeated moisture content levels were 5.2%, 5.2%, and 5.5%, respectively, so the average value was 5.4%.

Health testing

Seed coat fungal spores

The spore count was determined under a microscope. The counting methodology is described in the Materials and Methods section. A cover glass with the following parameters was used: length × width is 18 × 18 mm, area is 324 mm^2; 400x microscope diameter is 0.375 mm, i.e., a circle with the radius of 0.187 mm and the area of 0.11 mm^2, i.e., the number of fields of view on the coverslip is 324/0.11 = 2945. Calculation of the spore load was performed twice and repeated as N1 and N2, respectively, as follows:

$N1 = n1 \times n2 \times n3/n4$

$N1 = 5810 \times 2945 \times 20/1 = 293\times10^{12}$

$N2 = 6103\times 2945 \times 20/1 = 359\times10^{12}$

The average number of fungal spores on the epidermis of 1 g of kok-saghyz seeds was 326×10^{12} (Fig. 5).

Mold was found in the Russian seeds of kok-saghyz collected in 2018, with concatenated spores (inside and on the surface of the seeds) (Fig. 6, Fig. 7).

The fungi were found to belong to the Aspergillaceae family of the subclass Euascoma. According to the color, 4 types were identified, namely: blue mold, yellow mold, red mold, and white mold. The isolation frequencies were 59.8%, 2.6%, 2.1%, and 1.5%, respectively. Two types of molds were detected on the Russian seeds collected in 2019, namely blue mold and yellow mold, with isolation frequencies of 86.0% and 1.8%, respectively (Table 4).

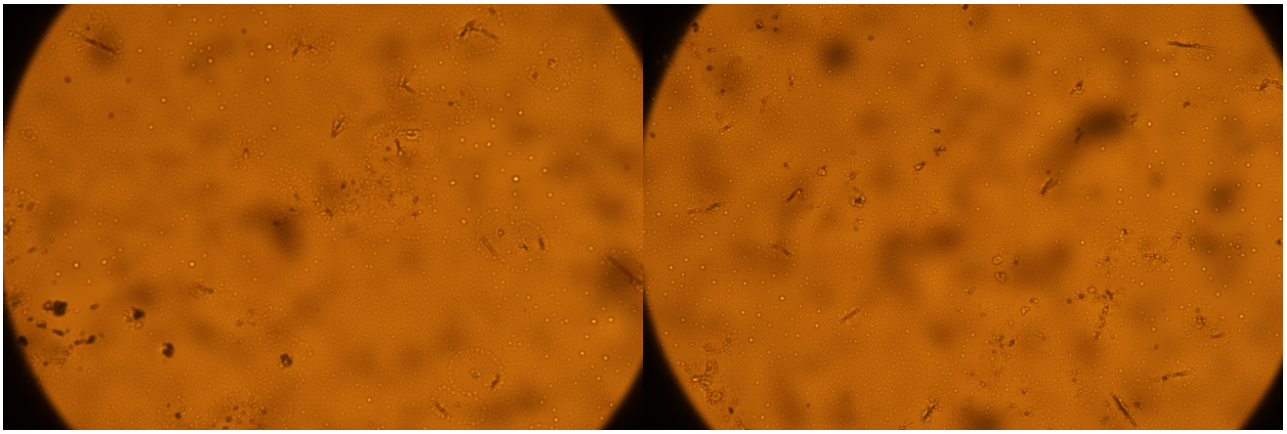
Discussion

Kok-saghyz seeds have no dormancy phenomenon; their seeds are small, with a 1000-seed weight of only about 0.5 g. It is difficult to directly observe the staining of the embryos with the naked eye. When there are no experimental conditions, the viability measurement can be ignored, and the germination rate represents the viability of the seeds. Therefore, crop seed inspection procedures should determine what to do on the basis of seed characteristics and experimental conditions.

Fig. 4. Thousand-seed weight of kok-saghyz seeds
Рис. 4. Масса 1000 семян кок-сагыза

Table 3. Description statistics of the length and width of kok-saghyz seeds
Таблица 3. Описательная статистика длины и ширины семян кок-сагыза

Parameter	Average	Mid-range	Maximum	Minimum	Std.	CV
Seed length	2.85	2.80	4.23	1.38	0.56	0.20
Seed width	0.70	0.67	1.17	0.30	0.19	0.27



fungal spores

Fig. 5. Fungal spores on the surface of kok-saghyz seeds (400 x)
Рис. 5. Споры грибов на поверхности семян кок-сагыза (400 x)

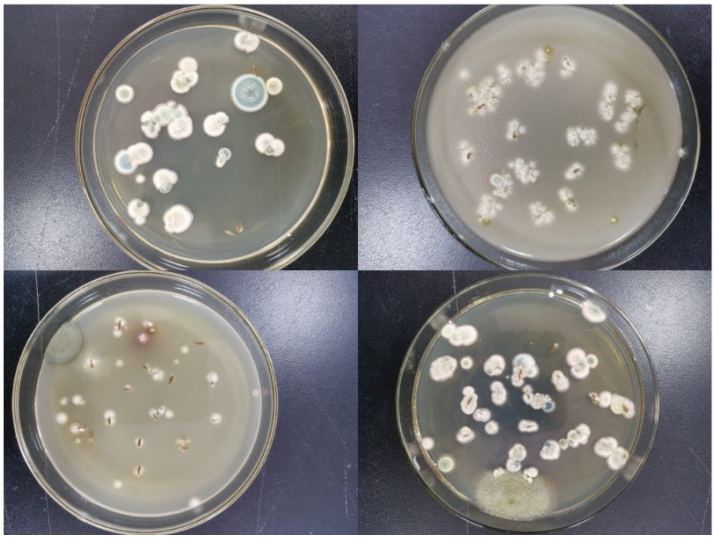


Fig. 6. **Identification of fungi inside kok-saghyz seeds using the culture method**
Рис. 6. **Идентификация грибов в семенах кок-сагыза методом культивирования**

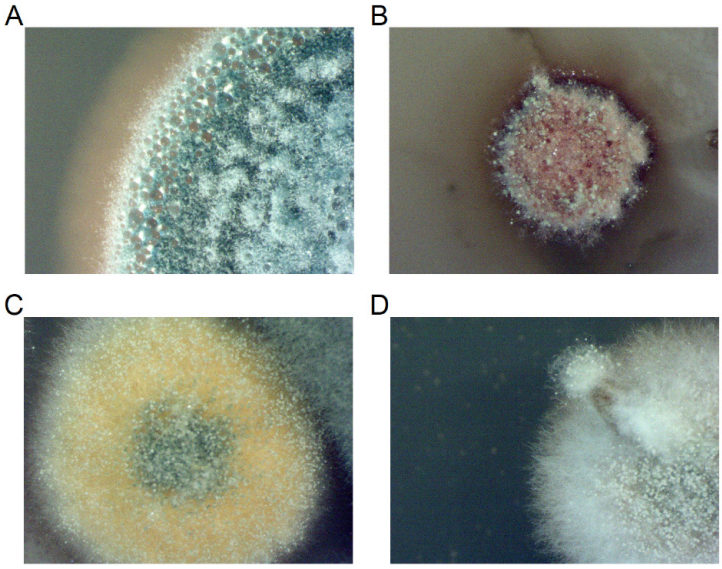


Fig. 7. **Four types of mold on the surface of kok-saghyz seeds (A: blue, B: red, C: yellow, D: white)**
Рис. 7. **Четыре типа плесени на поверхности семян кок-сагыза (A: синяя, B: красная, C: желтая, D: белая)**

We did not find any other plant seeds during the authenticity test of kok-saghyz seeds, especially seeds from the genus *Taraxacum*. Previous studies had found that kok-saghyz would hybridize with other related dandelion plants, resulting in impure seeds (Whaley, Bowen, 1947). Therefore, any related dandelion weeds need to be removed during kok-saghyz cultivation. However, we did not find hybrid seeds, and we need to continue observations in the future cultivation practice.

The 1000-seed weight of kok-saghyz samples from Russia was higher than that of American ones. Generally speaking, the seed size is a component of seed quality that affects crop performance. Large seeds have higher seedling survival and establishment rates (Luo, 1951), indicating that Russian seeds have greater plant vigor. In actual cultivation, we also found that kok-saghyz plants from Russia had a higher survival rate and greater biomass. Therefore, in order to increase the yield of kok-saghyz, selecting large seed germplasm sources and increasing the seed size and weight should be among the main research trends.

The pure seed rates in the kok-saghyz seed batches collected from different sources and in different years were also different, as it is common for the purity rates of seed lots from different sources for many other crops (Polhamus, 1962; AIST, 1996; Dan, 2006; Hu, 2015; ISTA, 2020), which may be associated with seed maturity and harvesting methods.

The natural imbibition rate of kok-saghyz seeds from Russia and the United States was 2.5 h, which shows that the natural imbibition time of kok-saghyz seeds from different sources is consistent. It also shows that when conducting kok-saghyz seed germination experiments, the seeds need to be soaked in water for at least 2.5 h.

By establishing a fixed-distance key table of seed characteristics, kok-saghyz can be distinguished from other common dandelion plants in Northeast China. It provides an additional method for people to identify dandelion plants. This method can be extended to all dandelion plants in the future.

Different molds were detected in kok-saghyz seeds harvested from the same environment in different years. Seeds stored for a long time contain more molds, which may be

Table 4. Isolation frequencies for fungi on the surface of kok-saghyz seeds

Таблица 4. Частота выделения грибов на поверхности семян кок-сагыза

Year of seed harvesting	Types of fungi	Isolation rate
2018	Blue mold	59.8%
2018	Yellow mold	2.6%
2018	Red mold	2.1%
2018	White mold	1.5%
2019	Blue mold	86.0%
2019	Yellow mold	1.8%

caused by the storage environment. Due to limited funds, when testing the seed health of kok-saghyz, those molds were classified according to their color, but more precise classification requires gene sequencing to be confirmed.

Conclusion

This article establishes kok-saghyz seed inspection procedures, stipulates sampling principles and methods, offers the patterns of the seed purity analysis, 1000-seed weight and moisture content assessments, and health testing techniques. The time for kok-saghyz seeds to naturally swell and reach imbibition is identified. A method for the checkup of kok-saghyz seed authenticity is provided. A fixed-distance key table of seed characteristics is recommended to compare kok-saghyz with other common dandelions in Northeast China.

The maximum weight of a batch of kok-saghyz seeds is prescribed to be 500 kg, the error is not allowed to exceed 5%, the minimum weight should be no less than 30 g, and the number of initial samples taken is not to be less than 3.

The purity analysis of kok-saghyz seeds requires at least 12.5 g. Each seed batch is replicated three times, and the average value is taken. The pure seed ratio of all kok-saghyz seeds was above 80%.

The minimum time for the natural imbibition rate of kok-saghyz seeds from Russia and the United States to reach 100% was 2.5 h. Therefore, kok-saghyz seeds need to be soaked in water for at least 2.5 h before germination experiments.

The 1000-seed weight of kok-saghyz samples can be accurately calculated by using the 100 seed method, which is repeated 8 times and takes 100 seeds for each replication. The 1000-seed weight of kok-saghyz from Russia was 0.486 g, and that of American origin was 0.478 g.

The characteristics of kok-saghyz seeds are as follows: 1.4 to 4.2 mm in length, 0.3 to 1.2 mm in width, 11 to 16 longitudinal ribs on the surface, many small spines in the upper 1/3 to 1/2, and small knob-like protrusions or protrusions in the remaining part. There are no tumor-like protrusions, the beak base length is 1.0–1.8 mm, the beak length is 5–6 mm, and the ratio of beak base to achene length is 1 : 2 – 1 : 3. Kok-saghyz can be distinguished from other common dandelion species in Northeast China on the basis of fruit length, number of spines at the base of the beak, and ratio of beak base to fruit length.

The moisture content in kok-saghyz seeds can be measured using the low-temperature drying method; the average moisture content was 5.4%.

The washing test method detected that the average number of fungal spores contained in 1 g of kok-saghyz seed coat was 326×10^{12}.

The culture method helped to find that there were two types of mold inside the kok-saghyz seeds, blue and yellow mold. As the storage time increased, yellow and red mold were observed, blue mold being the most common. The isolation frequency for the seeds harvested in 2018 was 86.0%. In 2017, blue mold decreased, with an isolation frequency of 59.8%.

References / Литература

Dan H.M. Studies on rules for seed testing and standards for quality grading of *Glycyrrhiza uralensis*, *Salvia miltiorrhiza* and *Achyranthes bidentata* seeds [dissertation]. Beijing: Peking Union Medical College; 2006. [in Chinese]

Hu J. Seed testing science. Beijing: Science Press; 2015. [in Chinese]

ISTA. International Rules for Seed Testing. Zurich: International Seed Testing Association (ISTA); 1996.

ISTA. International Rules for Seed Testing. Zurich: International Seed Testing Association (ISTA); 2020.

Luo S. Russian dandelion. Beijing: Chinese Academy of Sciences Press; 1951.

Molinu M.G., Piluzza G., Campesi G., Sulas L., Re G. Antioxidant sources from leaves of Russian dandelion. *Chemistry and Biodiversity*. 2019;16(8):e1900250. DOI: 10.1002/cbdv.201900250

Polhamus L.G. Rubber: botany, production and utilization. London: Leonard Hill; 1962.

Shen G. Efficient propagation, field management, and cultivation mode optimization for a rubber-producing grass of Russian dandelion. Harbin: Northeast Forestry University; 2021. [in Chinese] DOI: 10.27009/d.cnki.gdblu.2021.000022

Shen G., Chen F., Wang W., Zheng F., Wei D., Li L. et al. Methodological study on selection of conditions for improving *Taraxacum kok-saghyz* Rodin seed germination. *Agricultural Biology*. 2019;54(3):548-556. DOI: 10.15389/agrobiology.2019.3.548eng

Shen G., Wang W., Chen F., Zheng F., Wei D., Li L. et al. Nondestructive leaf area and fresh weight estimation for *Taraxacum kok-saghyz* Rodin and their sampling number. *Agricultural Biology*. 2018;53(3):645-654. DOI: 10.15389/agrobiology.2018.3.645eng

Shen G., Zheng F., Zhou L., Zeng X., Konkova N.G. Effects of irrigation frequency on growth and yields of *Taraxacum kok-saghyz* Rodin. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(4):53-63. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-53-63

Whaley W.G., Bowen J.S. Russian dandelion (kok-saghyz): an emergency source of natural rubber. Washington DC: USA Department of Agriculture; 1947.

Wu J., Zhao X., Ning W. Micro-morphological characteristics of *Taraxacum* F.H. Wigg. seeds from Northeastern China and taxonomic significance. *Chinese Bulletin of Botany*. 2011;46(4):437-446. DOI: 10.3724/SP.J.1259.2011.00437

Wu Y., Dong G., Luo F., Xie H., Li X., Yan J. *TkJAZs-TkMYC2-TkSRPP/REF* regulates the biosynthesis of natural rubber in *Taraxacum kok-saghyz*. *Plants (Basel)*. 2024;13(15):2034. DOI: 10.3390/plants13152034

Zhang W., Zheng F., Wei D., Shen G., Zeng X., Kon'kova N.G. Effects of nitrogen, phosphorus, and potassium base fertilizers on growth and yield of *Taraxacum kok-saghyz* Rodin. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(1):70- 78. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-70-78

Information about the authors

Guang Shen, Ph. D., Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, 103 Haping Road, Xiangfang District, Harbin, Heilongjiang Province, China, shen19772@163.com, https://orcid.org/0000-0001-5320-6465

Lin Zhou, M. Sc., Associate Researcher, Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, 103 Haping Road, Xiangfang District, Harbin, Heilongjiang Province, China, 1016393991@qq.com, https://orcid.org 0000-0002- 9695-417X

Fuyun Zheng, M. Sc., Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, 103 Haping Road, Xiangfang District, Harbin, Heilongjiang Province, China, zhengfuyun@163.com, https://orcid.org/0000-0002-8966-5230

Zhang Yu, M. Sc., Northeast Forestry University, College of Landscape Architecture, 26 Hexing Road, Xiangfang District, Harbin, Heilongjiang Province, China, 87364962@qq.com, https://orcid.org/0009-0009-2867-860X

Yihua Yang, M. Sc., Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, 103 Haping Road, Xiangfang District, Harbin, Heilongjiang Province, China, yyh_1975@163.com, https://orcid.org/0009-0008-6644-6060

Wentian Zhang, M. Sc., Institute of Natural Resources and Ecology, Heilongjiang Academy of Sciences, 103 Haping Road, Xiangfang District, Harbin, Heilongjiang Province, China, swxzwt@126.com, https://orcid.org/0000-0001-6877-3518

Nina G. Kon'kova, Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.konkova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-4920-3904

Информация об авторах

Гуан Шен, доктор философии, Институт природных ресурсов и экологии Академии наук провинции Хэйлунцзян, Китай, провинция Хэйлунцзян, Харбин, район Сянфан, ул. Хапин, 103, shen19772@163.com, https://orcid.org/0000-0001-5320-6465

Линь Чжоу, магистр, младший научный сотрудник, Институт природных ресурсов и экологии Академии наук провинции Хэйлунцзян, Китай, провинция Хэйлунцзян, Харбин, район Сянфан, ул. Хапин, 103, 1016393991@qq.com, https://orcid.org 0000-0002- 9695-417X

Фуюн Чжэн, магистр, Институт природных ресурсов и экологии Академии наук провинции Хэйлунцзян, Китай, провинция Хэйлунцзян, Харбин, район Сянфан, ул. Хапин, 103, zhengfuyun@163.com, https://orcid.org/0000-0002-8966-5230

Чжан Юй, магистр, Колледж ландшафтной архитектуры Северо-Восточного лесотехнического университета, Китай, провинция Хэйлунцзян, Харбин, район Сянфан, ул. Хэсин, 26, 87364962@qq.com, https://orcid.org/0009-0009-2867-860X

Ихуа Ян, магистр, Институт природных ресурсов и экологии Академии наук провинции Хэйлунцзян, Китай, провинция Хэйлунцзян, Харбин, район Сянфан, ул. Хапин, 103, yyh_1975@163.com, https://orcid.org/0009-0008-6644-6060

Вэньтянь Чжан, магистр, Институт природных ресурсов и экологии Академии наук провинции Хэйлунцзян, Китай, провинция Хэйлунцзян, Харбин, район Сянфан, ул. Хапин, 103, swxzwt@126.com, https://orcid.org/0000-0001-6877-3518

Нина Григорьевна Конькова, научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.konkova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-4920-3904

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

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

The article was submitted on 04.09.2024; approved after reviewing on 03.12.2024; accepted for publication on 03.03.2025.
Статья поступила в редакцию 04.09.2024; одобрена после рецензирования 03.12.2024; принята к публикации 03.03.2025.

ИЗУЧЕНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ

Научная статья
УДК 584.4:634.662(477.75)
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-71-79

Морфологические признаки листа зизифуса в связи с сортовой идентификацией

Т. В. Шишова

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, Ялта, Россия

Автор, ответственный за переписку: Татьяна Викторовна Шишова, shishovatat@rambler.ru

Актуальность. Создание и пополнение коллекций растений связаны с обменом вегетативным посадочным материалом культуры. При закладке новых или реконструкции старых насаждений всегда есть вероятность путаницы образцов. Для ускорения и повышения эффективности апробации зизифуса проведено подробное морфологическое описание его листа.
Материалы и методы. Материалом служили листья 26 сортов зизифуса зарубежной и отечественной селекции, относящиеся к виду *Ziziphus jujuba* Mill. Рассчитаны количественные параметры листа (длина, ширина, индекс формы, длина черешка) и коэффициенты их вариации. Описаны качественные показатели листа (форма пластинки, верхушки, основания, края). Основные признаки листа описывали согласно методике проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность унаби.
Результаты. Средняя длина листа варьировала по сортам от 4,35 до 8,11 см, ширина – от 2,61 до 4,69 см (CV – 15,90 и 15,04% соответственно). Сильнее варьировал признак «длина черешка» – от 2,72 до 10,0 мм (CV – 28,10%). Яйцевидные листья имели индекс формы от 1,52 до 1,99. У листьев с ланцетовидной формой пластинки длина более чем в 2 раза превышала ширину (индекс формы – от 2,01 до 2,36). Выявлены характерные признаки листа для сортов ‘Вахш’, ‘Лан Цза Цзао’, ‘У Син Хун’, ‘Советский’, позволяющие ускорить их апробацию. Описаны качественные и количественные признаки листа для 4 сортов, рекомендуемых для выращивания в Российской Федерации.
Заключение. Выявлены характерные признаки листа или их сочетания для отдельных сортов и групп по происхождению. Наибольшим разнообразием и вариацией признаков характеризовались сорта из Китая и сорта селекции Никитского ботанического сада. Результаты использованы для сортовой идентификации растений зизифуса.

Ключевые слова: *Ziziphus jujuba* Mill., сорт, лист, размер, форма, апробация, коэффициент вариации

Благодарности: исследование выполнено в рамках государственного задания FNNS-2022-0008 «Пополнить, изучить генофонд южных плодовых, орехоплодных и ягодных культур и на его базе создать новые сорта с комплексом хозяйственно ценных признаков для промышленного садоводства» Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН.
Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Шишова Т.В. Морфологические признаки листа зизифуса в связи с сортовой идентификацией. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):71-79. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-71-79

STUDYING AND UTILIZATION OF PLANT GENETIC RESOURCES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-71-79

Morphological characteristics of Chinese jujube leaves in connection with varietal identification

Tatyana V. Shishova

Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, Yalta, Russia

Corresponding author: Tatyana V. Shishova, shishovatat@rambler.ru

Background. Establishment and replenishment of plant collections are associated with the exchange of vegetative germplasm. When establishing new or reconstructing old plantings, there is always a possibility of misidentification. A detailed morphological description of the jujube leaf was carried out to accelerate and increase the efficiency of plant identity testing.
Materials and methods. The leaves of 26 Chinese jujube (*Ziziphus jujuba* Mill.) cultivars of foreign and domestic origin served as the material for the study. Quantitative parameters of the leaf (length, width, shape index, and petiole length) and their coefficients of variation were calculated. Qualitative indicators (leaf blade, apex, base, and edge shapes) are described. The description of the leaf's main characteristics was in line with the procedure approved for testing distinctiveness, uniformity and stability in *Ziziphus sativa* Gaertn.
Results. The average leaf length varied among cultivars from 4.35 to 8.11 cm, and the width from 2.61 to 4.69 cm (CV = 15.90 and 15.04%, respectively). The petiole length variation was stronger: 2.72 to 10.0 mm (CV = 28.10%). Ovate leaves had a shape index from 1.52 to 1.99, while the length of elliptic leaves was more than twice greater than their width (shape index: 2.01 to 2.36). Characteristic leaf features were identified for four cultivars; they will accelerate their testing. Qualitative and quantitative leaf characteristics were described for 4 cultivars recommended for cultivation in Russia.
Conclusion. The leaf's characteristic features or their combinations were identified for individual cultivars and their groups of origin. The greatest diversity and variation in characteristics were observed in the cultivars from China and those developed at the Nikita Botanical Gardens. The results were used for varietal identification of Chinese jujube plants in the newly established collection and nurseries.

Keywords: *Ziziphus jujuba* Mill., cultivar, leaf, size, shape, testing, variation coefficient

Acknowledgements: the research was carried out within the framework of the state task assigned to the Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the RAS, Project No. FNNS-2022-0008 "Replenish and study the genetic diversity of southern fruit, nut and berry crops, and develop on its basis new cultivars with a set of valuable agronomic traits for industrial horticulture".
The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Shishova T.V. Morphological characteristics of Chinese jujube leaves in connection with varietal identification. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):71-79. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-71-79

Введение

Зизифус настоящий (*Ziziphus jujuba* Mill.) был одомашнен из дикого зизифуса (*Z. jujuba* var. *spinosa* (Bunge) Hu ex H.F. Chow.) (Huang et al., 2021). Процесс одомашнивания связан с человеческим отбором и естественным воспроизводством. За долгую историю эволюции зизифус сильно изменился (Liu, Zhao, 2009; Yang et al., 2023). В настоящее время только в Китае (на родине этой культуры) представлено более 900 сортов, которые по своему назначению делятся на столовые, для сушки, для приготовления цукатов, универсального направления и декоративные (Yang et al., 2023). Также ведется селекционная работа с культурой в США, ряде европейских стран, Среднеазиатских республиках (Agakishiev, 2017; Yao et al., 2019; Liu et al., 2020; State Register…, 2021; State Register…, 2023).

Коллекция зизифуса в Никитском ботаническом саду начала создаваться с 1960 г., когда провели первые посадки саженцев китайских сортов и форм, привезенных непосредственно из Китая. В дальнейшем из научных учреждений Среднеазиатских республик получали новые сорта местной селекции и повторно интродуцировали отдельные китайские образцы. Особенно активно коллекция пополнялась в период с 1973 по 1985 г. В отдельные годы получали по 8–10 новых образцов. Также периодически засаживали новые участки уже существующими лучшими сортами и формами отечественной и зарубежной селекции.

Активный обмен генофондом способствовал распространению зизифуса в нашей стране. При этом иногда возникают проблемы у кураторов и селекционеров, поскольку записи на этикетках не всегда соответствуют правильному названию образца. Также возможна утеря этикетки на любом этапе – от размножения до закладки насаждений, что приводит к полному отсутствию информации о настоящем названии сорта или формы.

Неправильно маркированные генетические материалы (омонимы и синонимы) ограничивают обмен информацией и материалами среди исследователей и препятствуют использованию генотипа в селекции. В связи с этим в Никитском ботаническом саду – Национальном научном центре Российской академии наук (НБС – ННЦ РАН) проводятся обследования посадок зизифуса путем индивидуального осмотра растения для определения сортовой типичности (апробация). Апробация проводится по комплексу признаков побега, листа, плода и дерева в целом. Такая работа довольно трудоемка и может занимать несколько лет, пока растение не вступит в пору плодоношения. В связи с этим возникла необходимость выделить отдельные наиболее характерные признаки, по которым возможно идентифицировать имеющийся в коллекции сорт до получения плодов, тем самым сократив сроки апробации растений. Данная информация будет полезна для научных учреждений, сельскохозяйственных предприятий, которые занимаются выращиванием и размножением зизифуса, а также для садоводов-любителей.

Наиболее полная информация по морфологическим признакам растений зизифуса коллекции НБС – ННЦ собрана по китайским сортам (Sinko, 1976) как наиболее перспективным для промышленного выращивания и дальнейшей селекционной работы. В отношении сортов из других регионов происхождения такой информации очень мало.

Цель исследований – выявить морфологическое разнообразие листа сортов зизифуса в коллекции НБС – ННЦ и выделить характерные признаки для отдельных образцов.

Объекты и методы исследования

Работу проводили на базе коллекционных насаждений НБС – ННЦ (пгт. Никита, Ялта, Республика Крым). Климат здесь средиземноморского типа с преобладанием осенне-зимних осадков, умеренно жарким засушливым летом и мягкой зимой с частыми оттепелями (Plugatar et al., 2015).

Объектами служили 26 сортов зизифуса зарубежной и отечественной селекции, относящиеся к *Z. jujuba* Mill., а также дикий вид *Ziziphus jujuba* var. *spinosa* (Bunge) Hu ex H.F. Chow. Схема посадки деревьев – 4 × 3 м.

Морфологическое описание листьев зизифуса проводили в августе 2023–2024 гг. по общепринятым для культуры методикам. Длину и ширину листовой пластинки, длину черешка измеряли у 25 листьев, которые брали из средней части хорошо развитых плодоносных побегов на трех типичных для сорта деревьях (Sinko, 1976; Sedov, Ogoltsova, 1999; Li et al., 2013; RTG/1135/1…, 2017).

Результаты и обсуждение

Коллекция зизифуса в НБС – ННЦ насчитывает более 150 сортов и форм зарубежной и отечественной селекции. Лучшие сорта и формы из генофонда передавались во многие научные учреждения России, Украины, Молдавии, Чехии, в Среднеазиатские республики, тем самым способствуя распространению культуры (Shishova, 2023). Для поддержания сортовой типичности в коллекции ведется апробационная работа. Наиболее достоверно типичность сорта определяют по плодам. Однако при большом разнообразии образцов есть необходимость ускорить процесс апробации. Поэтому мы провели подробное изучение листьев различных сортов, в результате чего выявлены характерные признаки для отдельных из них, позволяющие точно определить сорт еще до его плодоношения.

Лист является одним из основных признаков соответствия растения определенному сорту. У зизифуса по размеру выделяют очень мелкие, мелкие, средние, крупные и очень крупные листья. Крупные листья отмечены у сортов ‘Лан Цза Цзао’ и ‘Вахш’, мелкие листья – у сортов ‘Синит’, ‘Китайский 60’, ‘Ордубади’ и ‘Да Бай Цзао’, очень мелкие – у дикого зизифуса (*Z. jujuba* var. *spinosa*) (табл. 1, рис. 1). Остальные сорта характеризовались средними по размеру листьями.

История зизифуса насчитывает более 4000 тыс. лет (Liu, Zhao, 2009), и можно отметить, что за это время средний размер листа культурных сортов стал превышать лист его дикого предка более чем в 2 раза, а по длине черешка – в 3,5 раза. Средняя длина листа варьировала по сортам от 4,35 до 8,11 см, ширина – от 2,61 до 4,69 см (CV – 15,90 и 15,04% соответственно). Данные результаты согласуются с исследованиями отечественных и китайских ученых по этому вопросу (Sinko, 1977; Yang et al., 2023).

У многих сортов варьирование линейных размеров листа по годам было минимальным. Наибольшее варьирование по длине отмечено у сортов ‘Китайский 2А’, ‘Первенец’, ‘Советский’ и ‘Юбилейный’ (на 1,2–1,5 см), по ши-

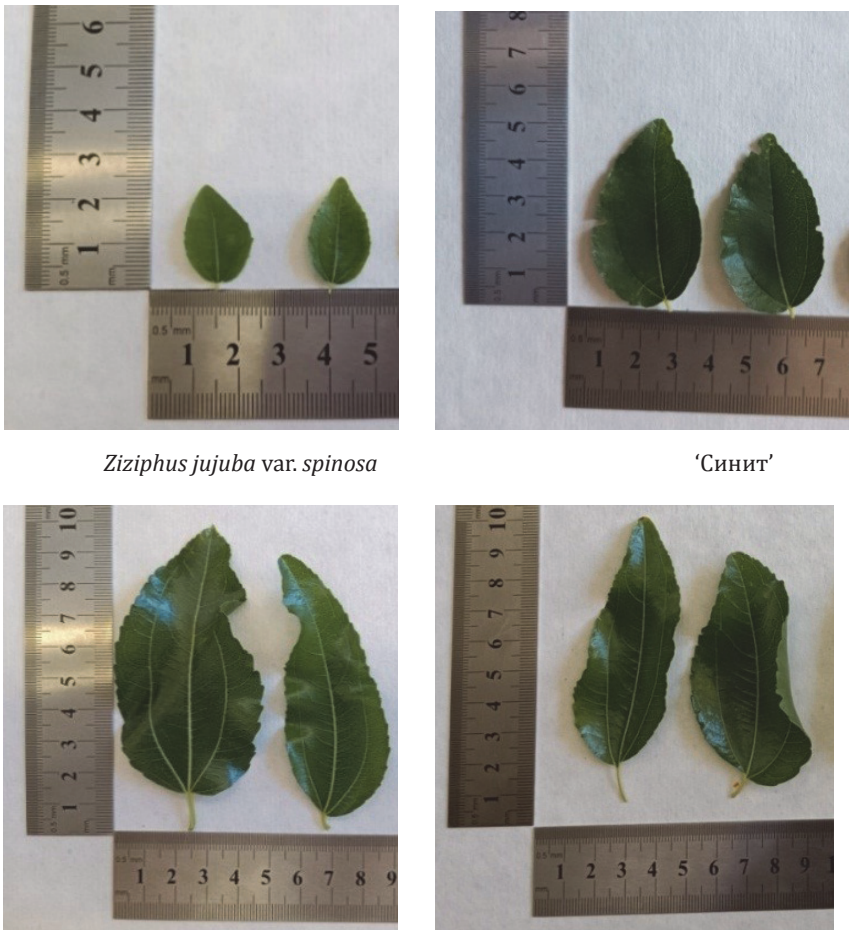
Таблица 1. Количественные морфологические параметры листа сортов зизифуса коллекции Никитского ботанического сада, 2023–2024 гг.

Table 1. Quantitative morphological parameters of the leaves of jujube cultivars from the Nikita Botanical Gardens, 2023–2024

Сорт	Длина, см	Ширина, см	Индекс формы	Длина черешка, мм
Азербайджан				
‘Азери’	5,82 ± 0,07	3,61 ± 0,09	1,62 ± 0,06	4,11 ± 0,39
‘Ахмеди’	5,64 ± 0,18	3,29 ± 0,07	1,73 ± 0,02	2,72 ± 0,37
‘Насими’	5,85 ± 0,22	3,32 ± 0,03	1,76 ± 0,05	4,41 ± 0,22
‘Ордубади’	5,07 ± 0,11	2,90 ± 0,09	1,75 ± 0,02	3,35 ± 0,32
Китай				
Ziziphus jujuba var. *spinosa*	2,61 ± 0,16	1,59 ± 0,06	1,64 ± 0,03	2,41 ± 0,01
‘Да Бай Цзао’	5,65 ± 0,39	2,61 ± 0,34	2,20 ± 0,16	6,01 ± 0,12
‘Жу Тау Цзао’	7,09 ± 0,05	3,61 ± 0,16	1,99 ± 0,05	6,99 ± 0,27
‘Китайский 2А’	6,92 ± 0,75	3,35 ± 0,33	2,07 ± 0,03	8,41 ± 0,55
‘Китайский 60’	4,70 ± 0,34	3,03 ± 0,09	1,56 ± 0,15	4,25 ± 0,34
‘Лан Цза Цзао’	7,92 ± 0,37	4,59 ± 0,09	1,74 ± 0,06	10,0 ± 0,42
‘Сио Бай Цзао’	7,01 ± 0,02	4,03 ± 0,07	1,75 ± 0,03	5,32 ± 0,30
‘Та Ян Цзао’	7,98 ± 0,06	3,95 ± 0,03	2,03 ± 0,04	7,02 ± 0,10
‘У Син Хун’	7,86 ± 0,31	3,36 ± 0,12	2,36 ± 0,03	6,62 ± 0,36
‘Я Цзао’	6,60 ± 0,05	2,89 ± 0,07	2,30 ± 0,04	8,50 ± 0,57
Россия				
‘Коктебель’	6,83 ± 0,28	3,77 ± 0,13	1,82 ± 0,13	7,36 ± 0,09
‘Синит’	4,35 ± 0,06	2,80 ± 0,09	1,55 ± 0,03	4,19 ± 0,36
‘Таврика’	6,34 ± 0,14	3,63 ± 0,06	1,77 ± 0,07	5,56 ± 0,51
‘Цукерковый’	5,20 ± 0,27	3,48 ± 0,30	1,52 ± 0,03	5,68 ± 0,60
‘Ялита’	6,23 ± 0,04	3,24 ± 0,05	1,94 ± 0,04	6,85 ± 0,27
Таджикистан				
‘Бурним’	5,86 ± 0,32	2,89 ± 0,28	2,07 ± 0,05	6,72 ± 0,45
‘Вахш’	8,11 ± 0,20	4,69 ± 0,23	1,75 ± 0,11	5,81 ± 0,16
‘Дружба’	6,86 ± 0,26	3,08 ± 0,11	2,24 ± 0,02	7,82 ± 0,42
‘Первенец’	6,59 ± 0,66	3,29 ± 0,06	2,01 ± 0,16	4,77 ± 0,44
‘Советский’	7,64 ± 0,59	3,98 ± 0,04	1,93 ± 0,12	7,04 ± 0,07
‘Южанин’	6,06 ± 0,09	3,03 ± 0,07	2,01 ± 0,04	6,18 ± 0,36
Узбекистан				
‘Даргомский’	6,55 ± 0,30	3,62 ± 0,10	1,82 ± 0,05	6,18 ± 0,02
‘Юбилейный’	5,79 ± 0,52	3,20 ± 0,04	1,81 ± 0,13	4,91 ± 0,28
Min	4,35	2,61	1,52	2,72
Max	8,11	4,69	2,36	10,00
$\bar{x}$	6,40	3,43	1,89	6,03
STD	1,02	0,52	0,23	1,69
CV, %	15,90	15,04	12,17	28,10

Примечание: min – минимальное значение; max – максимальное значение; $\bar{x}$ – среднее значение; STD – стандартное отклонение; CV – коэффициент вариации. Показатели рассчитаны без учета *Z. jujuba* var. *spinosa*

Note: min – minimum; max – maximum; $\bar{x}$ – mean; STD – standard deviation; CV – coefficient of variation. Calculation of the parameters did not take into account *Z. jujuba* var. *spinosa*



Ziziphus jujuba var. *spinosa* ‘Синит’

‘Та Ян Цзао’ ‘Китайский 2А’

Рис. 1. Размер и форма листа сортов зизифуса

Fig. 1. Leaf sizes and shapes among jujube cultivars

рине – у ‘Да Бай Цзао’, ‘Китайский 2А’ и ‘Цукерковый’ (на 0,6–0,68 см).

Сильное варьирование по сортам показал признак «длина черешка» – от 2,72 до 10,0 мм (CV – 28,10%). Очень короткий черешок (до 3 мм) отмечен у *Z. jujuba* var. *spinosa*. С увеличением размера листа увеличивается и длина черешка. Преобладали сорта (15 образцов) с черешком средней длины (5,1–8 мм). У 3 сортов отмечен длинный черешок (> 8,1 мм). При этом у некоторых китайских сортов длина черешка отдельных листьев могла достигать 12–14 мм.

Согласно методике проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность, различают 3 формы листьев зизифуса – эллиптическую, яйцевидную и обратнояйцевидную. *Z. jujuba* var. *spinosa* имеет яйцевидную форму листа, и большинство сортов коллекции (18 образцов из 26) также имели подобную форму (табл. 2). Листья с яйцевидной формой имели индекс формы от 1,52 до 1,99 (см. табл. 1). У листьев с эллиптической формой длина пластинки более чем в 2 раза превышала ширину (индекс формы – от 2,01 до 2,36). Чем больше было это соотношение, тем более вытянутую форму имел лист. В рамках яйцевидной формы лист можно дополнительно охарактеризовать как узкояйцевидный, например у сортов ‘Ялита’, ‘Жу Тау Цзао’ (индекс формы 1,94–1,99), и широкояйцевидный – у сортов ‘Цукерковый’, ‘Синит’, ‘Китайский 60’ и др. (индекс формы – 1,52–1,56). Индекс формы этих сортов имел незначительное варьирование по годам, поэтому данные характеристики можно использовать в качестве уточняющих при описании листьев.

В исследованиях морфологических признаков листа китайскими учеными у 118 местных сортов зизифуса (Yang et al., 2023) индекс формы варьировал от 1,34 до 2,71 при среднем значении 2,14. Это означает, что среди изученных сортов значительно преобладали генотипы с эллиптической формой листа.

По данным Л. Т. Синько, китайские сорта ‘Та Ян Цзао’, ‘У Син Хун’ и ‘Я Цзао’ имеют удлиненно-яйцевидную форму листа (Sinko, 1977). Однако индекс формы листа этих сортов составил 2,07–2,39, поэтому листья этих сортов имеют все же эллиптическую форму. Таким образом, применение индекса формы позволяет уточнить границы перехода формы листа от яйцевидной к эллиптической и сделать описание сорта более точным и понятным. В дальнейшем планируется продолжить изучение этого показателя с целью выделения более точной его градации для совершенствования отечественной методики UPOV.

Среди 9 китайских сортов коллекции 5 образцов имели эллиптическую форму и 4 – яйцевидную.

Одним из отличительных признаков листа зизифуса является форма его верхушки. Выделяют острую, тупую и округлую форму верхушки (рис. 2). Среди листьев сортов коллекции чаще всего встречается острая (длинная) и тупая (укороченная) верхушка, реже – округлая.

Основание листа также имеет 3 варианта формы: узкоклиновидное, ширококлиновидное и округлое (рис. 3).

Таблица 2. **Качественные морфологические признаки листа сортов зизифуса, 2023–2024 гг.**
Table 2. **Qualitative morphological characteristics of the leaves among jujube cultivars, 2023–2024**

Сорт	Форма	Форма верхушки	Форма основания	Форма края	Глянцевость верхней стороны листа
Азербайджан					
‘Азери’	яйцевидная	острая	округлая	пильчатая	сильная
‘Ахмеди’	яйцевидная	острая	округлая	пильчатая	сильная
‘Насими’	яйцевидная	тупая	округлая	пильчатая	сильная
‘Ордубади’	яйцевидная	острая	округлая	пильчатая	сильная
Китай					
Ziziphus jujuba var. *spinosa*	яйцевидная	острая	ширококлиновидная	пильчатая	средняя
‘Да Бай Цзао’	эллиптическая	острая	узкоклиновидная	городчатая	сильная
‘Жу Тау Цзао’	яйцевидная	тупая	ширококлиновидная	городчатая	сильная
‘Китайский 2А’	эллиптическая	острая	ширококлиновидная	городчатая	сильная
‘Китайский 60’	яйцевидная	тупая	округлая	пильчатая	слабая
‘Лан Цза Цзао’	яйцевидная	тупая	округлая	городчатая	сильная
‘Сио Бай Цзао’	яйцевидная	острая	округлая	городчатая	сильная
‘Та Ян Цзао’	эллиптическая	тупая	ширококлиновидная	городчатая	сильная
‘У Син Хун’	эллиптическая	острая	ширококлиновидная	городчатая	сильная
‘Я Цзао’	эллиптическая	острая	узкоклиновидная	городчатая	сильная
Россия					
‘Коктебель’	яйцевидная	округлая	округлая	пильчатая	средняя
‘Синит’	яйцевидная	тупая	округлая	пильчатая	средняя
‘Таврика’	яйцевидная	тупая	ширококлиновидная	городчатая	средняя
‘Цукерковый’	яйцевидная	тупая	ширококлиновидная	пильчатая	слабая
‘Ялита’	яйцевидная	острая	ширококлиновидная	городчатая	средняя
Таджикистан					
‘Бурним’	эллиптическая	округлая	широко-клиновидная	городчатая	средняя
‘Вахш’	яйцевидная	округлая	округлая	пильчатая	сильная
‘Дружба’	эллиптическая	острая	узкоклиновидная	пильчатая	средняя
‘Первенец’	яйцевидная	округлая	ширококлиновидная	пильчатая	слабая
‘Советский’	яйцевидная	округлая	ширококлиновидная	городчатая	средняя
‘Южанин’	эллиптическая	острая	ширококлиновидная	городчатая	средняя
Узбекистан					
‘Даргомский’	яйцевидная	острая	ширококлиновидная	пильчатая	средняя
‘Юбилейный’	яйцевидная	тупая	ширококлиновидная	пильчатая	средняя

Острая
(‘Дружба’)

Тупая
(‘Китайский 60’)

Округлая
(‘Вахш’)

Рис. 2. Форма верхушки листа сортов зизифуса
Fig. 2. Leaf apex shapes among jujube cultivars

Узкоклиновидное
(‘Да Бай Цзао’)

Ширококлиновидное
(‘Первенец’)

Округлое
(‘Насими‘)

Рис. 3. Форма основания листа сортов зизифуса
Fig 3. Leaf base shapes among jujube cultivars

У сортов зизифуса преобладали листья с ширококлиновидным основанием. Следует отметить, что узкоклиновидное основание характерно для листьев с эллиптической формой пластинки, а ширококлиновидное и округлое чаще встречаются у листьев с яйцевидной формой.

Поверхность листа зизифуса имеет глянец: слабый, средний и сильный. Листья сортов коллекции НБС – ННЦ в своем большинстве имели средний и сильный глянец. Слабый глянец поверхности отмечен у дикого зизифуса и сорта ‘Первенец’, примером средней степени глянцевости листа могут служить сорта ‘Дружба’, ‘Коктебель’, а сильной – сорта ‘Та Ян Цзао’, ‘Лан Цза Цзао’, ‘Насими’ и др.

Китайские помологи для идентификации сорта также выделяют такой признак, как форма края. Он может быть пильчатый и городчатый. Примерами сортов с такими листьями могут быть ‘Насими’ и ‘Да Бай Цзао’ соответственно (см. рис. 3). Форма края имеет большое значение для идентификации сорта, так как выступы помимо формы могут отличаться и размером.

Комплексный анализ количественных и качественных признаков листа позволил установить ряд характерных особенностей для отдельных сортов или их групп близкого происхождения. Самыми узнаваемыми являются листья сортов ‘Вахш’ и ‘Лан Цза Цзао’. Помимо крупного размера, они имеют характерную «гофрированность» листовой пластинки по краям, что позволяет безошибочно узнать их среди других сортов в коллекции. А между собой они отличаются по форме верхушки и зубчиков. Также следует отметить, что у сорта ‘Вахш’ листья на побегах имеют слегка поникший вид, а у ‘Лан Цза Цзао’ занимают положение близкое к горизонтальному (рис. 4).

Довольно легко узнать лист у сорта ‘У Син Хун’: крупный, эллиптической формы (часто слегка скрученный), с удлиненной вершиной, пильчатым краем и сильным глянцем.

Хорошо узнаваема по листьям группа сортов, полученных из Азербайджана. Они, по-видимому, имеют очень близкое происхождение, так как характеризуются очень схожими признаками (яйцевидная форма пластин-

'Вахш' 'Лан Цза Цзао' 'У Син Хун' 'Советский'

Рис. 4. Плодоносные побеги с листьями сортов зизифуса

Fig. 4. Bearing shoots of jujube cultivars with leaves

ки листа с округлым основанием, пильчатым краем и сильным глянцем). По листу можно выделить сорта 'Насими' и 'Ахмеди' с более вытянутой формой по сравнению с другими сортами из этой страны. Однако более точная их апробация возможна уже по плодам.

Одним из ярких диагностических признаков сортов из Узбекистана и Таджикистана является узор жилкования листа. У таких сортов, как 'Советский', 'Даргомский', 'Южанин', довольно интенсивное сетчатое жилкование, отчего визуально листовая пластинка кажется плотной и морщинистой по центру. Китайские ученые отмечают, что более длинные и частые жилки типичны для сортов, происходящих из засушливых регионов (Li et al., 2015).

В Государственном реестре охраняемых селекционных достижений России представлено 4 сорта зизифуса селекции НБС – ННЦ – 'Коктебель', 'Синит', 'Цукерковый' и 'Ялита'. Листья данных сортов в целом имеют одинаковую яйцевидную форму, но довольно сильно различаются между собой по размеру листа. У сортов 'Синит' и 'Цукерковый' листья мелкие (широкояйцевидные), у 'Ялиты' – среднего размера (узкояйцевидные), у 'Коктебеля' – крупные (яйцевидные). Также есть отличия между сортами и по форме края листа: у 'Синита' и 'Цукеркового' – пильчатый, у 'Ялиты' и 'Коктебеля' – городчатый.

Использование дополнительных иностранных источников и полученных в ходе исследований материалов позволило дополнить описание листа новыми признаками, которые планируется внести в отечественную методику UPOV для описания сортов зизифуса при их оценке на отличимость.

Заключение

Наблюдение за ростом побегов и листьев сортов зизифуса различного происхождения позволило выявить наиболее характерные признаки листа, по которым можно провести апробацию отдельных образцов еще до начала их плодоношения.

На основании проведенного подробного морфологического описания листа сортов зизифуса определены основные признаки листа у 26 сортов зизифуса коллекции НБС – ННЦ: длина и ширина листовой пластинки; индекс формы; длина черешка; форма листовой пластинки, верхушки, основания и края; степень глянцевости поверхности.

Сравнительная оценка листа культурных сортов с его диким предком показала, что мелкие листья сортов превышают размеры листьев *Z. jujuba* var. *spinosa* почти в 2 раза, а крупные – в 3,5 раза. Коэффициент вариации длины и ширины листа у сортов составил 15,90 и 15,04% соответственно, сильнее всего варьировал признак «длина черешка» – 28,10%.

Для более точной характеристики формы листа предложен показатель «индекс формы». У 18 сортов зизифуса коллекции НБС – ННЦ отмечена яйцевидная форма листа (от мелких до крупных размеров) с индексом формы от 1,52 до 1,99. У 8 сортов отмечена эллиптическая листовая пластинка с индексом формы 2,01–2,36. Среди описанных количественных признаков листа индекс формы имел самый низкий коэффициент варьирования – 12,17%.

У сортов 'Вахш', 'Лан Цза Цзао' отмечены характерные размер и форма листа, а также их пространственное расположение на дереве, позволяющие безошибочно выделить их среди большого разнообразия растений коллекции. Сорт 'У Син Хун' выделяется по длинным, слегка скрученным блестящим эллиптическим листьям.

Ряд среднеазиатских сортов ('Советский', 'Даргомский', 'Южанин') имеют густое жилкование, что придает их листьям морщинистый вид, также способствуя более легкой идентификации на фоне других деревьев. Группа сортов из Азербайджана имеет характерное сочетание четырех признаков листа: яйцевидная форма, округлое основание, пильчатый край и сильный глянец поверхности.

Сорта селекции НБС – ННЦ имеют яйцевидную форму листа, но различаются между собой по размеру листовой пластинки (длине и ширине) и характеру ее края.

References / Литература

Agakishiev D.A. Unabi – the source of vitamins. *Modern Science Success*. 2017;2(12):202-205. [in Russian] (Агакишиев Д.А. Унаби – источник витаминов. *Успехи современной науки*. 2017;2(12):202-205).

Huang J., Chen X., He A., Ma Z., Gong T., Xu K. et al. Integrative morphological, physiological, proteomics analyses of jujube fruit development provide insights into fruit quality domestication from wild jujube to cultivated jujube. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:773825. DOI: 10.3389/fpls.2021.773825

Li X., Huang J., Gao W., Wang C., Zhao S. *Test guideline for distinctness, uniformity and stability – Chinese jujube (Ziziphus jujuba Mill.).* Xianyang: Northwest A & F University; 2013. [in Chinese]

Li X., Li Y., Zhang Z., Li X. Influences of environmental factors on leaf morphology of Chinese jujubes. *PLoS One*. 2015;10(5):e0127825. DOI: 10.1371/journal.pone.0127825

Liu M., Wang J., Wang L., Liu P., Zhao J., Zhao Z. et al. The historical and current research progress on jujube – a superfruit for the future. *Horticulture Research*. 2020;7:119-136. DOI: 10.1038/s41438-020-00346-5

Liu M.J., Zhao Z.H. Germplasm resources and production of jujube in China. *Acta Horticulturae*. 2009;840:25-32. DOI: 10.17660/ActaHortic.2009.840.1

Plugatar Yu.V., Korsakova S.P., Ilnitskiy O.A. Environmental monitoring of the Southern coast of Crimea (Ekologicheskiy monitoring Yuzhnogo berega Kryma). Simferopol; 2015. [in Russian] (Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. Симферополь; 2015).

RTG/1135/1. *Guidelines for testing distinctness, uniformity and stability in u*nabi (*Ziziphus sativa* Gaertn.) (Metodika provedeniya ispytaniy na otlichimost, odnorodnost i stabilnost unabi [*Ziziphus sativa* Gaertn.]). Moscow; 2017. [in Russian] (RTG/1135/1. Методика проведения испытаний на отличимость, однородность и стабильность унаби (*Ziziphus sativa* Gaertn.). Москва; 2017). URL: https://gossortrf.ru/publication/metodiki-ispytaniy-na-oos.php [дата обращения: 10.09.2024].

Sedov E.N., Ogoltsova T.P. (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. [in Russian] (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999).

Shishova T.V. Genetic resources of ziziphus in the NBG–NSC and their use. *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*. 2023;(148):106-113. [in Russian] (Шишова Т.В. Генетические ресурсы зизифуса в НБС–ННЦ и их использование. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2023;(148):106-113). DOI: 10.25684/0513-1634-2023-148-106-113

Sinko L.T. Agrobiological characteristics of jujube in the Crimea (Agrobiologicheskaya kharakteristika zizifusa v Krymu). *Proceedings of the State Nikita Botanical Gardens*. 1977;(73):98-125. [in Russian] (Синько Л.Т. Агробиологическая характеристика зизифуса в Крыму. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 1977;(73):98-125).

Sinko L.T. Guidelines for the primary variety studies of jujube (Metodicheskiye ukazaniya po pervichnomu sortoizucheniyu zizifusa). Yalta; 1976. [in Russian] (Синько Л.Т. Методические указания по первичному сортоизучению зизифуса. Ялта; 1976).

State Register for Selection Achievements Admitted for Usage (National List). Vol. 1 “Plant varieties” (official publication). Moscow; Rosinformagrotech; 2023. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Т. 1. «Сорта растений» (официальное издание). Москва: Росинформагротех; 2023). URL: https://gossortrf.ru/publication/reestry.php [дата обращения: 09.09.2024].

State Register of Protected Plant Varieties and Hybrids Approved for Use on the Territory of the Republic of Tajikistan (official publication) (Gosudarstvenny reyestr okhranyayemykh sortov i gibridov rasteniy, dopushchennykh k ispolzovaniyu na territorii respubliki Tadzhikistan [ofitsialnoye izdaniye]). Dushanbe; 2021. [in Russian] (Государственный реестр охраняемых сортов и гибридов растений, допущенных к использованию на территории республики Таджикистан (официальное издание). Душанбе; 2021). URL: https://portal.ncpi.tj/wp-content/uploads/2022/05/fehr2021.pdf [дата обращения: 09.03.2024].

Yang L., Jia P.P., Jin J., Abudukayoumu A., Zhang Y.F., Wang G.Y. et al. Analysis on phenotypic trait diversity of 118 *Ziziphus jujuba* cultivars. *Journal of Plant Resources and Environment*. 2023;32(1):50-60. [in Chinese] DOI: 10.3969/j.issn.1674-7895.2023.01.06

Yao S., Heyduck R., Guldan S. Early Performance of jujube fresh eating cultivars in the southwestern United States. *HortScience*. 2019;54(11):1941-1946. DOI: 10.21273/HORTSCI14312-19

Информация об авторе

Татьяна Викторовна Шишова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук, 298648 Россия, Республика Крым, Ялта, Никита, Никитский спуск, 52, shishovatat@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0003-3491-7549

Information about the author

Tatyana V. Shishova, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, Nikita Botanical Gardens – National Research Center of the Russian Academy of Sciences, 52 Nikitsky Spusk, Nikita, Yalta 298648, Republic of Crimea, Russia, shishovatat@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0003-3491-7549

Статья поступила в редакцию 25.03.2024; одобрена после рецензирования 26.12.2024; принята к публикации 09.02.2025.
The article was submitted on 25.03.2024; approved after reviewing on 26.12.2024; accepted for publication on 09.02.2025.

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья
УДК 635.654.3:631.524
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-80-92

Подбор исходного материала и агротехнических приемов возделывания вигны в целях бесперебойного получения овощной продукции для перерабатывающих предприятий

М. О. Бурляева[1], М. В. Гуркина[2], Е. А. Крылова[1], Ю. В. Ухатова[1]

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

[2] Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Астраханская опытная станция – филиал ВИР, Астраханская область, Россия

Автор, ответственный за переписку: Марина Олеговна Бурляева, m.burlyaeva@vir.nw.ru

Актуальность. *Vigna unguiculata* (L.) Walp. относится к важным бобовым культурам и широко возделывается в странах с субтропическим и тропическим климатом. Овощные бобы этого вида отличаются высокой питательностью и используются в пищу аналогично овощным сортам фасоли. Культура устойчива к высоким температурам, нетребовательна к плодородию почвы и с успехом выращивается в южных регионах России. Для расширения посевных площадей и повышения рентабельности культуры в производстве необходимы подбор агротехнологических приемов возделывания и создание сортов, позволяющих поставлять овощную продукцию на перерабатывающие предприятия более длительное время.

Материалы и методы. В связи с этим на Астраханской опытной станции ВИР в 2021–2023 гг. изучены овощные образцы вигны из коллекции ВИР. Анализировали образцы с разной длиной вегетационного периода при весеннем посеве и скороспелые сорта, высеянные в 4 срока в мае – июле. Исследовали изменчивость 38 фенологических, морфологических и хозяйственно ценных признаков и характер их варьирования в зависимости от сорта, условий года и срока посева.

Результаты и заключение. В итоге разработаны агротехнические приемы возделывания культуры для получения овощной продукции в южных регионах России, создана линейка сортов с разным периодом вегетации, подобраны сорта для посева вигны в разные сроки в период с начала мая до середины июля. Выявлены генотипы с высокой продуктивностью бобов в разных группах спелости, пригодные для выращивания в весенних и пожнивных посевах, способные обеспечить бесперебойное поступление овощной продукции на перерабатывающие предприятия.

Ключевые слова: *Vigna unguiculata*, срок посева, продуктивность овощных бобов и семян, вегетационный период, корреляции

Благодарности: работа выполнена при поддержке Минобрнауки России в рамках соглашения о предоставлении гранта в форме субсидий из федерального бюджета на осуществление государственной поддержки создания и развития научного центра мирового уровня «Агротехнологии будущего».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Бурляева М.О., Гуркина М.В., Крылова Е.А., Ухатова Ю.В. Подбор исходного материала и агротехнических приемов возделывания вигны в целях бесперебойного получения овощной продукции для перерабатывающих предприятий. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):80-92. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-80-92

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-80-92

Selection of source material and agricultural practices for cowpea cultivation in order to ensure uninterrupted production of vegetables for food processing enterprises

Marina O. Burlyaeva[1], Maria V. Gurkina[2], Ekaterina A. Krylova[1], Yulia V. Ukhatova[1]

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

[2] N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Astrakhan Experiment Station – branch of VIR, Astrakhan Province, Russia

Corresponding author: Marina O. Burlyaeva, m.burlyaeva@vir.nw.ru

Background. *Vigna unguiculata* (L.) Walp. is an important legume crop, widely cultivated in countries with subtropical and tropical climates. Vegetable pods of this species are highly nutritious and used as food similarly to vegetable cultivars of common bean. The crop is resistant to high temperatures, undemanding to soil fertility, and successfully grown in the southern regions of Russia. In order to expand the cultivation areas and increase the profitability of crop production, it is necessary to select agricultural practices and cultivars that would enable crop producers to supply food processing enterprises with vegetable products during a longer period of time.
Materials and methods. Vegetable accessions of cowpea from the VIR collection were studied at Astrakhan Experiment Station of VIR in 2021–2023. Accessions with various durations of the growing season were analyzed after springtime sowing. Early-maturing cultivars were studied in four terms from May to July. The variability of 38 phenological, morphological and important agronomic characters was analyzed. The variation in plant characters and its dependence on the cultivar, year conditions, and different sowing dates were studied.
Results and conclusion. As a result, crop cultivation practices for obtaining vegetable products in the southern regions of Russia were developed. A series of cowpea cultivars with different growing seasons was selected; some of them may be sown at different times in the period from early May to mid-July. Genotypes with high pod productivity were identified within different maturity groups. They are suitable for cultivation on spring and postharvest fields and capable of ensuring uninterrupted supplies of vegetable products to food processing enterprises.

Keywords: *Vigna unguiculata*, sowing time, vegetable pod and seed productivity, growing season, correlations

Acknowledgments: this research was supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation in the framework of the agreement on providing a grant in the form of subsidies from the federal budget of the Russian Federation. The grant was earmarked for the state-supported establishment and development of the world-class scientific center *Agrotechnologies for the Future*.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Burlyaeva M.O., Gurkina M.V., Krylova E.A., Ukhatova Yu.V. Selection of source material and agricultural practices for cowpea cultivation in order to ensure uninterrupted production of vegetables for food processing enterprises. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):80-92. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-80-92

Введение

Спаржевая овощная вигна (*Vigna unguiculata* (L.) Walp., группа сортов *sesquipedalis*) распространена в тропических и субтропических странах мира (Singh et al., 1997; Timko, Singh, 2008; De Ron, 2015). Культура относится к высокорентабельным и ценится из-за высокой продуктивности, устойчивости к абиотическим и биотическим факторам (Pataczek et al., 2018), значительного содержания белка, жира, углеводов, кальция и железа в бобах и семенах. Вигна играет важную роль в питании человека в южных странах Африки, Азии и Америки, и ее часто называют растительным мясом (Boukar et al., 2011; Gerrano et al., 2018). Спаржевые сорта вигны применяют аналогично овощной фасоли, ее зеленые бобы в стадии технической спелости используют для консервирования, заморозки и приготовления различных блюд. Свежие зеленые бобы вигны входят в состав замороженных овощных смесей, которые хорошо известны российским потребителям и пользуются спросом на внутреннем рынке. В зеленых бобах выявлено 11 минеральных элементов (K, Ca, P, Mg, Na, Fe, Mn, B, Al, Zn, Cu), причем уровень железа достигает 97,78 мг/кг. Количество белка в семенах – до 35,0%, в бобах – до 33,5% (Boukar et al., 2011; Perchuk et al., 2020). По содержанию метионина в семенах (32–39%) вигна превосходит нут, фасоль, чечевицу, маш и уступает только сое.

Вид может с успехом возделываться в открытом грунте в южных регионах нашей страны (на юге Дальнего Востока, в Астраханской области) (Burlyaeva et al., 2015; Zhuzhukin, Bagdalova, 2017; Burlyaeva et al., 2019). Урожайность семян варьирует от 0,01 до 4,5 т/га, зеленых бобов – от 0,4 до 19,5 т/га. Спаржевые бобы в смеси с другими овощами, выращенными в нашей стране, могут заместить аналогичную продукцию, поступающую к нам из Европы. Кроме того, в силу высокого спроса на овощные бобовые в Китае, Южной Корее и в странах Юго-Восточной Азии, спаржевая вигна имеет значительный экспортный потенциал и могла бы стать востребованной и рентабельной культурой в производстве на Дальнем Востоке Российской Федерации.

Сорта овощной вигны должны отличаться высокой урожайностью бобов, пригодностью к механизированному возделыванию и хорошими вкусовыми качествами зеленых бобов, не должны содержать волокна и пергаментного слоя в створках. Кроме того, для бесперебойного поступления овощной продукции на перерабатывающие предприятия сорта должны характеризоваться различной длиной периода от всходов до технической спелости бобов (лопатки). Для выращивания культуры в разных агроклиматических зонах юга России необходимо иметь несколько сортов из разных групп спелости, чтобы была возможность выбора образцов, наиболее адаптивных для каждого района возделывания.

Обеспечения производства сырьем в течение длительного времени и конвейерного поступления продукции на переработку можно достичь и при выращивании скороспелых сортов вигны, посеянных в разные сроки (с конца апреля по июль).

Известно, что вигна может возделываться не только при весенних сроках сева, но и летних, в том числе и в так называемой пожнивной культуре. При поздних сроках посадки, после сбора бобов, ее зеленую массу можно с успехом применять в качестве зеленого удобрения, использовать на корм и силос. Особенно большое значение эта культура имеет при возделывании в пожнивных посевах в животноводческих районах, так как обеспечивает получение дополнительных высокобелковых кормов в осенний период.

Пожнивные посевы вигны широко распространены в Болгарии, США и Китае, особенно часто их проводят после озимых зерновых и ранних колосовых культур (Fery, 2002). Вигна, выращиваемая в более поздних посевах, оказывает положительное воздействие на увеличение плодородия почвы. Пожнивные остатки и корневая масса, запаханные при зяблевой вспашке, способствуют накоплению питательных веществ, в первую очередь азота, что положительно влияет на повышение урожая последующих культур.

На юге нашей страны многие культуры созревают в начале – середине лета, и после их уборки остается значительный промежуток времени, когда поля свободны. По климатическим условиям во многих районах можно проводить летние посевы.

Первые успешные опыты по выращиванию вигны в пожнивных посевах на территории среднеазиатских владений Российской империи (Сырдарьинская обл.) проводили в 1914–1915 гг. В испытаниях культуры на опытных станциях ВИР в 1954–1956 гг. в Средней Азии сотрудники института также доказали эффективность посевов на семена во вторые сроки, после уборки озимых колосовых (ячменя и пшеницы). Урожай семян достигал 27,4 ц/га (Ivanov, 1959; Pavlova, 1960). На территории РФ (в современных ее границах) испытания овощных сортов вигны в пожнивной культуре не проводились. Однако известно, что фасоль при летнем посеве (вплоть до 15 августа) на юге страны дает хороший урожай зеленой лопатки (Ivanov, 1959). В настоящее время в селекционных учреждениях РФ не занимаются выведением сортов вигны для пожнивных посевов, хотя очевидна их значимость для повышения эффективности земледелия. Сорта овощной вигны для второго посева должны быть скороспелыми, продуктивными и приспособленными к развитию в условиях короткого дня. Для выращивания вигны в условиях Прикаспийской низменности и других областей России с аридным климатом нужны сорта, устойчивые к высокой температуре и бедным почвам (с разными типами засоления).

В связи с этим нами изучены образцы вигны, характеризующиеся разной длиной периода вегетации, в условиях Астраханской области. *Основной целью исследования* стало выявление в коллекции ВИР овощных сортов, пригодных для возделывания в весенних и пожнивных посевах, способных обеспечить бесперебойное поступление овощной продукции на перерабатывающие предприятия.

Материалы и методы

Для выполнения поставленной цели проанализированы многолетние данные (1998–2020 гг.) по изучению 220 образцов овощной вигны из мировой коллекции ВИР на опытных станциях института. По результатам скрининга сформирована выборка из 19 лучших образцов, имеющих разное происхождение и комплекс необходимых хозяйственно ценных признаков: высокую продуктивность и качество бобов, устойчивость к биотическим и абиотическим факторам. В нее включили следующие образцы: к-706 (Япония), к-797 (Китай), к-803 (Китай), к-817 (Китай), к-858 (Китай), к-869 (Китай), к-1091 (Казахстан), к-1092 (Казахстан), к-1093 (Киргизия), к-1124 (Германия), к-1290 (Казахстан), к-1295 (Вьетнам),

к-1473 (Австралия), к-1489 (Филиппины), к-1708 (Вьетнам), к-2056 (Россия, Астраханская область), к-2057 (Россия, Астраханская область), к-2058 (Россия, Приморский край), к-2064 (Китай).

Углубленную оценку изменчивости морфологических, фенологических и хозяйственно ценных признаков проводили в 2021–2023 гг. в Астраханской области на Астраханской опытной станции – филиале ВИР (Астраханская ОС ВИР) согласно методическим указаниям по изучению коллекции зерновых бобовых культур (Vishnyakova et al., 2018) и международному классификатору видов *Vigna* Savi (Burlyaeva et al., 2016). Образцы анализировали по следующим 59 дескрипторам / признакам: дата и длина периодов от посева до всходов, до формирования первого тройчатого листа, до начала цветения, до полного (75%) цветения, до окончания цветения, до первых бобов, до массового (75%) образования бобов в стадии технической спелости, до окончания образования бобов в стадии технической спелости, до начала созревания семян, до 75% созревания семян, до уборки семян; длина растения до первого тройчатого листа; высота травостоя; длина главного стебля; форма куста; тип верхушки главного стебля; длина, вес и цвет боба; наличие пергаментного слоя и волокна в бобе; число бобов на растение; продуктивность бобов в стадии технической спелости с растения в три срока уборки; масса 1000 семян (в каждый срок уборки); продуктивность семян с растения (в каждый срок уборки); урожайность бобов и семян с делянки (в каждый срок уборки).

Опытные поля Астраханской ОС ВИР находятся в Камызякском районе Астраханской области, в зоне, характеризующейся резко континентальным, засушливым климатом. Почвы в месте проведения экспериментов аллювиально-луговые, тяжелосуглинистые, слабозасоленные (тип засоления хлоридно-сульфатный), слабозакисленные и с небольшим содержанием гумуса.

Метеорологические данные анализировали с использованием материалов сайта http://www.pogodaiklimat.ru, а также архивных данных Всероссийского научно-исследовательского института гидрометеорологической информации – Мирового центра данных (ВНИИГМИ-МЦД) (http://aisori-m.meteo.ru/waisori/index0.xhtml). Количество осадков и сумма активных температур во время вегетации растений в 2021 г. равнялись 99 мм и 3785°С соответственно, в 2022 г. – 91 мм и 3453°С, в 2023 г. – 112 мм и 3657°С.

Образцы культивировали в открытом грунте, в условиях орошения. Подготовка почвы и агротехника на опытных делянках соответствовала требованиям культуры и рекомендациям для возделывания овощных пропашных культур. Ширина междурядий составляла 70 см, расстояние между семенами в ряду – 10 см, глубина заделки семян – 3–5 см, длина опытных делянок – 4 м.

Оценку образцов проводили в двух опытах. В первом опыте изучались 19 сортов с различной длиной вегетационного периода от 40 до 80 суток (сут.) до налива бобов и от 55 до 120 сут. до полной спелости. Во втором опыте в пожнивных посевах испытывали три скороспелых, современных, пригодных для механизированного возделывания сорта (к-2057 'Самма Нова' и к-2058 'Астраханская Красавица' из Астраханской области, к-2056 'Лянчихе' из Приморского края). Их высевали в четыре срока: 30 мая, 19 июня, 6 и 24 июля.

Статистический анализ проводили с использованием пакета программ Statistica 7.0 для Windows. Анализировали базовые статистики. Для выяснения взаимосвязей между признаками осуществляли корреляционный анализ (Spearman Rank Order Correlations). Значения коэффициента корреляции $r \geq 0{,}70$ считали высокими, $0{,}50 \leq r \leq 0{,}70$ – средними, $r \leq 0{,}50$ – низкими (Schmidt, 1984). Учитывали коэффициенты корреляции, достоверно значимые на 5-процентном уровне ($p < 0{,}05$). Влияние генотипа (образца), года возделывания и срока посева на варьирование показателей продуктивности и урожайности бобов и семян, длины межфазных периодов вегетации, высоты растения и длины главного стебля, длины растения до первого тройчатого листа, типа роста, завиваемости верхушки стебля, массы 1000 семян и морфологических признаков бобов оценивали посредством дисперсионного анализа. Долю влияния фактора (η^2 – intraclass correlation, выраженный в %) по Фишеру вычисляли по формуле (Schmidt, 1984; Ivanter, Korosov, 2011):

$$\eta^2 = \frac{SS_{factor}}{SS_{total}} \text{x}100\%,$$

где: η^2, % – доля влияния фактора; SS_{factor} – факторная сумма квадратов отклонений; SS_{total} – общая сумма квадратов отклонений.

Результаты и обсуждение

Первый опыт – результаты трехлетнего изучения 19 образцов вигны с разной длиной вегетационного периода (55–116 сут.). Средние показатели и диапазон варьирования наиболее важных для селекции культуры признаков представлены в таблице 1.

Таблица 1. Изменчивость фенологических, морфологических и хозяйственно ценных признаков у изученных образцов вигны (Астраханская обл., 2021–2023 гг.)

Table 1. Variability of phenological, morphological and important agronomic characters in the studied cowpea accessions (Astrakhan Province, 2021–2023)

Признак	Среднее	Минимум	Максимум	Std. Dev.
Длина периода «посев – всходы», сут.	9,67	5,00	14,00	3,71
Длина периода «всходы – формирование первого листа», сут.	11,25	5,00	20,00	5,79
Длина периода «всходы – начало цветения», сут.	42,30	29,00	65,00	8,57
Длина периода «всходы – 75% цветения», сут.	45,68	35,00	68,00	8,39
Длина периода «всходы – окончание цветения», сут.	66,02	51,00	106,00	12,22
Длина периода «всходы – первые бобы в технической спелости», сут.	50,96	38,00	75,00	8,80

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

Признак	Среднее	Минимум	Максимум	Std. Dev.
Длина периода «всходы – 75% бобов в технической спелости», сут.	56,95	43,00	85,00	9,63
Длина периода «всходы – последние бобы в технической спелости», сут.	74,40	50,00	114,00	16,44
Длина периода «всходы – начало созревания семян», сут.	63,28	48,00	90,00	10,66
Длина периода «всходы – 75% созревания семян», сут.	73,85	55,00	116,00	15,72
Длина стебля от почвы до первого листа, см	4,25	2,00	7,00	1,26
Высота травостоя, см	40,05	24,00	55,00	7,31
Длина главного стебля, см	99,49	30,00	185,00	35,10
Форма куста, балл	3,51	1,00	6,00	1,14
Склонность к завиванию верхушки, балл	3,54	0,00	7,00	1,44
Длина боба, см	31,07	19,50	59,00	8,85
Масса боба, г	9,36	3,25	19,10	3,48
Урожайность бобов с делянки, г	3131,95	338,00	8117,50	1951,70
Число бобов с делянки, шт.	341,89	26,00	960,00	191,20
Продуктивность бобов с растения, г	313,03	33,80	780,00	160,87
Масса 1000 семян, г	129,59	30,00	195,00	27,17
Урожайность семян с делянки, г	381,14	3,00	1300,00	253,61
Продуктивность семян с растения, г	36,68	0,30	92,86	18,00

Примечание: Std. Dev. – среднеквадратичное отклонение

Note: Std. Dev. – standard deviation

Образцы вигны из разных групп спелости отличались дружными всходами и одинаковой длительностью периода «посев – всходы» (см. табл. 1). Однако уже по показателям таких признаков, как длина периода «всходы – формирование первого тройчатого листа» и «длина стебля от почвы до первого листа», наблюдалось межсортовое варьирование, которое составило 5–20 сут. и 2–7 см соответственно. На этапе цветения произошла значительная дифференциация образцов по скорости наступления и прохождения этой фазы развития растения. Длина периода «всходы – начало цветения» изменялась в пределах 29–65 сут., длина периода «всходы – 75% цветения» – 35–68 сут., длина периода «всходы – окончание цветения» – 51–106 сут. (см. табл. 1).

Длина периода «всходы – первые бобы в стадии технической спелости» в среднем составила 51,0 сут., менялась в пределах 38–75 сут., длина периода «всходы – 75% бобов в технической спелости» – 57,0 (43–85) сут., длина периода «всходы – последние бобы в стадии технической спелости» – 74,4 (50–114) сут. Расхождение образцов по этим признакам было сильнее, чем по длине периодов цветения. Это позволяет выбрать образцы с разным периодом от всходов до технической спелости бобов для бесперебойного поступления овощной продукции на перерабатывающие предприятия.

Длина периода «всходы – начало созревания семян» равнялась в среднем 63,3 сут., варьировала от 48 до 90 сут., длина периода «всходы – 75% созревания семян» – 73,9 (55–116) сут. Полученные показатели свидетельствуют о возможности семеноводства всех изученных образцов вигны в условиях Астраханской области.

Таким образом, все образцы характеризовались периодом вегетации растений, подходящим для возделывания культуры в южных регионах нашей страны как на овощную продукцию (на зеленые бобы), так и на семена (см. табл. 1; рис. 1).

Анализируемые образцы отличались высокой продуктивностью бобов и семян (табл. 2). Средняя масса боба у образцов составила 9,4 г, минимальное значение равнялось 3,2 г, максимальное – 19,1 г (см. табл. 1). Цвет бобов в стадии технической спелости у большинства образцов был зеленый, у к-803 и к-2064 из Китая – светло-зеленый; у к-1295 из Вьетнама и к-1708 из Китая – с красной пятнистостью, у к-2056 (‘Лянчихе’, Приморский край) – красно-вишневый. Длина боба варьировала от 19,5 до 59,0 см, средний показатель был равен 31,1 см (см. табл. 1). Следует отметить, что у всех образцов отсутствовали пергаментный слой и волокно в створках боба.

Урожайность бобов в стадии технической спелости в среднем составила 3,1 кг с делянки (изменялась от 0,3 до 8,1 кг); число бобов с делянки – 341,8 (варьировало в пределах 26,0–960,0) штук, продуктивность бобов

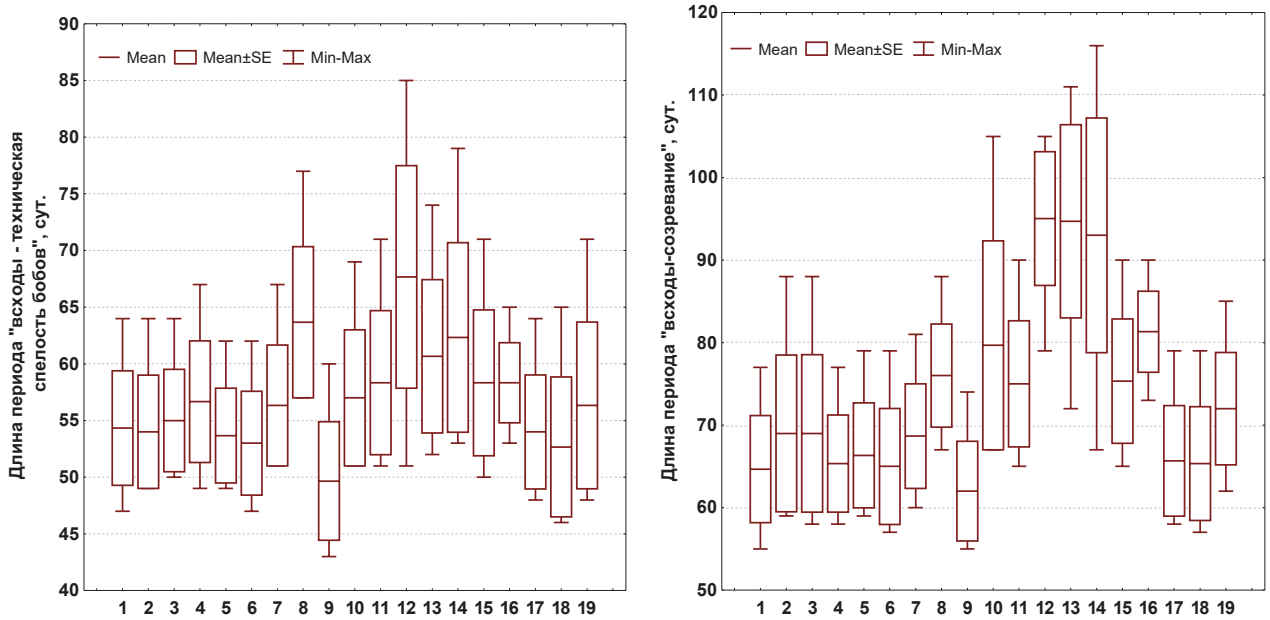


Рис. 1. Изменчивость фенологических признаков у овощных образцов вигны (Астраханская обл., 2021–2023 гг.): **1** – к-803, **2** – к-1708, **3** – к-869, **4** – к-797, **5** – к-858, **6** – к-1290, **7** – к-1489, **8** – к-706, **9** – к-817, **10** – к-2064, **11** – к-1092, **12** – к-1473, **13** – к-1124, **14** – к-1295, **15** – к-1093, **16** – к-1091, **17** – к-2057 (‘Самма Нова’), **18** – к-2056 (‘Лянчихе’), **19** – к-2058 (‘Астраханская Красавица’)

Fig. 1. Variability of phenological characters in vegetable cowpea accessions (Astrakhan Province, 2021–2023): **1** – k-803, **2** – k-1708, **3** – k-869, **4** – k-797, **5** – k-858, **6** – k-1290, **7** – k-1489, **8** – k-706, **9** – k-817, **10** – k-2064, **11** – k-1092, **12** – k-1473, **13** – k-1124, **14** – k-1295, **15** – k-1093, **16** – k-1091, **17** – k-2057 (‘Samma Nova’), **18** – k-2056 (‘Lyanchikhe’), **19** – k-2058 (‘Astrakhanskaya Krasavitsa’)

Таблица 2. Характеристика образцов по наиболее важным для селекции вигны признакам за три года изучения (Астраханская обл., 2021–2023 гг.)

Table 2. Characterization of accessions according to the plant characters most important for cowpea breeding over 3 years of studying (Astrakhan Province, 2021-2023)

№ по каталогу ВИР	Происхождение, сорт	Длина периода «всходы – 75% бобов в технической спелости», сут.	Длина периода «всходы –75% созревания семян, сут.	Длина растения, см	Форма куста, балл	Продуктивность бобов с растения, г	Масса 1000 семян, г	Продуктивность семян с растения, г
817	Китай	49,7	62,0	86,0	3	354,5	123,0	35,6
2056	Приморский край, ‘Лянчихе’	52,7	65,3	46,3	2	277,9	119,3	53,4
1290	Казахстан	53,0	65,0	100,0	3	459,2	137,3	35,7
858	Китай	53,7	66,3	111,7	3	280,8	148,7	30,4
1708	Вьетнам	54,0	69,0	103,0	3	255,9	118,9	29,9
2057	Астраханская обл., ‘Самма Нова’	54,0	65,7	80,0	3	418,2	111,7	48,8
803	Китай	54,3	64,7	117,3	3	364,2	113,0	33,8
869	Китай	55,0	69,0	88,7	3	403,1	146,0	47,1
1489	Филиппины	56,3	68,7	100,0	3	183,7	146,9	22,4

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

№ по каталогу ВИР	Происхождение, сорт	Длина периода «всходы – 75% бобов в технической спелости», сут.	Длина периода «всходы –75% созревания семян, сут.	Длина растения, см	Форма куста, балл	Продуктивность бобов с растения, г	Масса 1000 семян, г	Продуктивность семян с растения, г
2058	Астраханская обл., ‘Астраханская Красавица’	56,3	72,0	74,3	3	419,1	159,7	40,9
797	Китай	56,7	65,3	97,3	3	370,0	107,3	45,0
2064	Китай	57,0	79,7	35,3	1	237,9	164,1	28,8
1091	Казахстан	58,3	81,3	124,3	5	306,7	111,6	22,1
1092	Казахстан	58,3	75,0	126,7	5	258,6	113,1	35,1
1093	Киргизия	58,3	75,3	103,3	5	352,2	115,6	48,8
1124	Германия	60,7	94,7	151,7	5	430,8	98,3	28,8
1295	Вьетнам	62,3	93,0	111,7	4	189,6	150,9	52,5
706	Япония	63,7	76,0	89,3	3	159,0	147,6	31,2
1473	Австралия	67,7	95,0	143,3	5	226,1	129,4	26,5
Среднее		56,9	73,8	99,5	4	313,0	129,6	36,7

Примечание: образцы вигны ранжированы по длине вегетационного периода до технической спелости бобов; форма куста: 1–3 – куст, 4–5 – полукустовые (раскидистые)

Note: cowpea accessions are ranked by the length of the growing season up to the technical maturity of pods; bush shape: 1–3 – bush, 4–5 – semibush (with spreading branches)

с растения – 313,0 г (33,8–780,0) (см. табл. 1). Средняя продуктивность семян с растения составила 36,7 г, минимальная равнялась 0,3 г, максимальная – 92,9 г. Средняя масса 1000 семян была 129,6 г, колебалась от 30 до 195 г по сортам и годам исследования.

В опыте большинство образцов имели раскидистую форму куста, ветви располагались перпендикулярно к главному стеблю и не касались земли (балл 3); 2 образца – развалистую, нижние ветви касались земли (балл 4); 5 образцов – распростертую, главный стебель и ветви первого порядка поднимались над землей на 30 см, а побеги достигали длины 1–4 метра (балл 5); 1 образец – прямостоячую сжатую, ветви образовывали острые углы с главным стеблем (балл 1); 1 образец – прямостоячую, угол ответвления ветвей был менее острый до 70° (балл 2).

Самый короткий период от всходов до технической спелости бобов наблюдался у к-817, к-2056 (‘Лянчихе’) и к-1290 (см. рис. 1, табл. 2). Наибольшей продуктивностью бобов и семян с растения отличались образцы к-1290, к-1124, к-2057 (‘Самма Нова’), к-2058 (‘Астраханская Красавица’), к-869 (рис. 2; см. табл. 2). У образцов со стабильно компактной формой куста (балл 1, 2) и детерминантным типом роста (к-2056 ‘Лянчихе’ и к-2064) продуктивность была ниже.

Корреляционный анализ изученных признаков не выявил взаимосвязей между межфазными периодами вегетации и продуктивностью бобов (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1)[1]. Все фазы вегетационного периода коррелировали между собой с коэффициентом, находящимся в пределах $0,6 \leq r \leq 0,9$. Причем длина периода от всходов до первого настоящего листа была связана с продолжительностью периода «всходы – начало цветения» ($r = 0,89$), с периодом «всходы – первые бобы в технической спелости» ($r = 0,91$) и с периодом «всходы – начало созревания» ($r = 0,86$). Продуктивность овощных бобов с растения коррелировала с массой ($r = 0,58$) и длиной боба ($r = 0,43$), с числом бобов на растении $r = 0,49$, с урожайностью бобов с делянки ($r = 0,84$), с продуктивностью семян с растения ($r = 0,58$). Эти данные показывают, что продуктивность овощных бобов с растения в условиях Астраханской области не зависит от длины вегетационного периода ($-0,03 \leq r \leq -0,29$), поэтому можно найти высокоурожайные образцы в любой группе спелости, в том числе и среди ультраскороспелых образцов. Все это свидетельствует о хороших перспективах и воз-

[1] Приложение 1 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-80-92 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-80-92

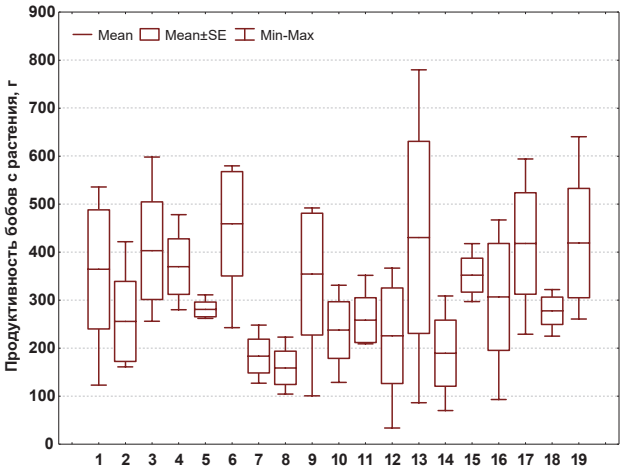


Рис. 2. Изменчивость продуктивности бобов с растения в фазу технической спелости у овощных образцов вигны (Астраханская обл., 2021–2023 гг.):**1** – к-803, **2** – к-1708, **3** – к-869, **4** – к-797, **5** – к-858, **6** – к-1290, **7** – к-1489, **8** – к-706, **9** – к-817, **10** – к-2054, **11** – к-1092, **12** – к-1473, **13** – к-1124, **14** – к-1295, **15** – к-1093, **16** – к-1091, **17** – к-2057 (‘Самма Нова’), **18** – к-2056 (‘Лянчихе’), **19** – к-2058 (‘Астраханская Красавица’)

Fig. 2. Variability of pod productivity per plant in the technical maturity phase of vegetable cowpea accessions (Astrakhan Province, 2021–2023): **1** – k-803, **2** – k-1708, **3** – k-869, **4** – k-797, **5** – k-858, **6** – k-1290, **7** – k-1489, **8** – k-706, **9** – k-817, **10** – k-2064, **11** – k-1092, **12** – k-1473, **13** – k-1124, **14** – k-1295, **15** – k-1093, **16** – k-1091, **17** – k-2057 (‘Samma Nova’), **18** – k-2056 (‘Lyanchikhe’), **19** – k-2058 (‘Astrakhanskaya Krasavitsa’)

можностях в селекции высокопродуктивных сортов вигны с необходимой длиной периода вегетации.

Из образцов, наиболее пригодных к механизированному возделыванию (форма куста 1–3), для использования в конвейере продукции на перерабатывающих предприятиях, выделили сорта с разной длиной периода до технической спелости бобов:

- 49–52 сут. – к-817 (продуктивность бобов с растения – 492 г) и к-2056 (‘Лянчихе’) (277,9 г);
- 53–55 сут. – к-1290 (продуктивность бобов с растения – 459,2 г), к-2057 (‘Самма Нова’) (418,2 г), и к-869 (403,1 г);
- 56–58 сут. – к-2058 (‘Астраханская Красавица’) (продуктивность бобов с растения – 419,0 г), к-797 (370,0 г).

Второй опыт – испытаны лучшие по комплексу хозяйственно ценных признаков скороспелые сорта при посеве в разные сроки (рис. 3).

При изучении трех сортов вигны, посеянных во втором опыте, уже на ранних стадиях развития растений отмечались различия между образцами, связанные со сроками посева (табл. 3). Самая большая длительность периода «посев – всходы» (9,67 сут.) наблюдалась в первый срок сева, наименьшая – в третий (4,33). Существенной разницы между генотипами по длине этого периода не выявлено, во все сроки посева образцы всходили практически одновременно.

С признака «всходы – формирование первого листа» во всех сроках посева начала наблюдаться разница между образцами по длительности прохождения фенологических периодов. Также была отмечена существенная разница по длине этого периода при разных сроках посева. Значения данной характеристики были ниже при втором и третьем посеве.

Существенные различия между образцами по всем изученным морфологическим признакам отмечались и при переходе растений к полному цветению. Варьирование признаков было связано как со сроком посева, так и с индивидуальными особенностями образцов. Длина периода «всходы – 75% цветения» в зависимости от срока посева снижалась от первого посева (42,2 сут.) до четвертого (33,7 сут.). Аналогично менялись и другие признаки: так, длина периода «всходы – окончание цветения» уменьшалась от 62,6 до 53,0 сут., длина периода «всходы – первые бобы в стадии технической спелости» – от 48,3 до 39,7 сут., длина периода «всходы – образование 75% бобов в стадии технической спелости» – от 52,9 до 48,3 сут., длина периода «всходы – последние бобы в стадии технической спелости» – от 73,8 до 60,5 сут. Длины периодов «всходы – начало созревания семян» и «всходы – 75% созревания семян» были более продолжительными в первый и четвертый сроки посева (табл. 3).

Самая короткая длина периода от всходов до достижения бобов технической спелости наблюдалась у образцов в 3-й и 4-й сроки сева. Это делает возможным посев скороспелых сортов овощной вигны после злаковых культур, которые на юге России обычно убирают с поля в первой половине лета.

Сравнение данных за три года изучения отдельно по каждому сорту показало, что длина вегетационного периода от всходов до технической спелости бобов и до созревания семян у всех сортов уменьшается от первого посева к третьему, а затем опять увеличивается к четвертому посеву (рис. 4). Сокращение длины вегетационного периода у растений второго и третьего посева, видимо, обусловлено более высокими температурами летом. В первые месяцы весны (когда проходит первый посев) и осени (когда формируются бобы в четвертом посеве) длина межфазных периодов увеличивается за счет более низких температур, характерных для этих сезонов. Следует отметить, что самый короткий период вегетации во все годы и в разные сроки сева был у ‘Лянчихе’ (к-2056).

Дисперсионный анализ выявил, что посев в разные сроки достоверно влияет на продолжительность фенологических периодов «посев – всходы», «всходы – начало цветения», «всходы – 75% цветения», «всходы – формирование первых бобов в технической спелости» при $p < 0,02$ (доля влияния $\eta^2 = 33,7–55,2\%$); на число бобов

а

б ‘Самма Нова’ ‘Лянчихе’ ‘Астраханская Красавица’

Рис. 3. Овощные сорта вигны (опыт 2) (Астраханская обл., 2021-2023 гг.): **а** – общий вид поля, на котором представлены сорта, посеянные в 4 срока; **б** – фотографии сортов ‘Самма Нова’, ‘Лянчихе’, ‘Астраханская Красавица’ на делянках, посеянных в разные сроки: 30 мая, 19 июня, 6 июля, 24 июля (фото сделано 3 августа 2023 г.)

Fig. 3. Vegetable cowpea cultivars (experiment 2) (Astrakhan Province, 2021-2023): **a** – general view of the field featuring cultivars sown on 4 dates; **б** – photographs of the plots with cvs. ‘Samma Nova’, ‘Lyanchikhe’ and ‘Astrakhanskaya Krasavitsa’ sown on different dates: May 30, June 19, July 6, and July 24 (photo taken on August 3, 2023)

Таблица 3. Диапазон изменчивости фенологических, морфологических и хозяйственно ценных признаков у сортов вигны, посеянных в разные сроки (Астраханская обл., 2021–2023 г.)

Table 3. Variability ranges of phenological, morphological and important agronomic characters in cowpea cultivars sown on different dates (Astrakhan Province, 2021–2023)

Признак	Посев			
	30 мая	19 июня	6 июля	24 июля
Длина периода «посев – всходы», сут.	9,67	5,78	4,33	4,50
Длина периода «всходы – формирование первого листа», сут.	10,22	8,22	6,44	7,67
Длина периода «всходы – начало цветения», сут.	39,67	33,22	31,44	31,33
Длина периода «всходы – 75% цветения», сут.	42,22	37,00	34,89	33,67
Длина периода «всходы – окончания цветения», сут.	62,56	54,56	53,33	53,00
Длина периода «всходы – первые бобы в технической спелости», сут.	48,33	42,00	41,22	39,67
Длина периода «всходы – 75% бобов в технической спелости», сут.	52,89	47,56	47,67	48,33
Длина периода «всходы – последние бобы в технической спелости», сут.	73,78	61,33	64,33	60,50
Длина периода «всходы – начало созревания семян», сут.	59,11	52,67	51,78	55,83
Длина периода «всходы – 75% созревания семян», сут.	66,11	61,00	58,67	64,33
Длина стебля, см	66,89	72,22	81,33	70,17
Масса боба, г	8,21	8,24	9,25	7,50
Урожайность бобов с делянки, г	3321,70	2229,37	2685,75	1088,33
Число бобов с делянки, штук	411,00	300,11	266,11	143,67
Продуктивность бобов с растения, г	371,58	298,60	268,58	108,83
Масса 1000 семян, г	130,22	148,50	149,03	146,67
Урожайность семян с делянки, г	470,22	322,23	292,00	136,66
Продуктивность семян с растения, г	47,71	38,95	29,20	13,68

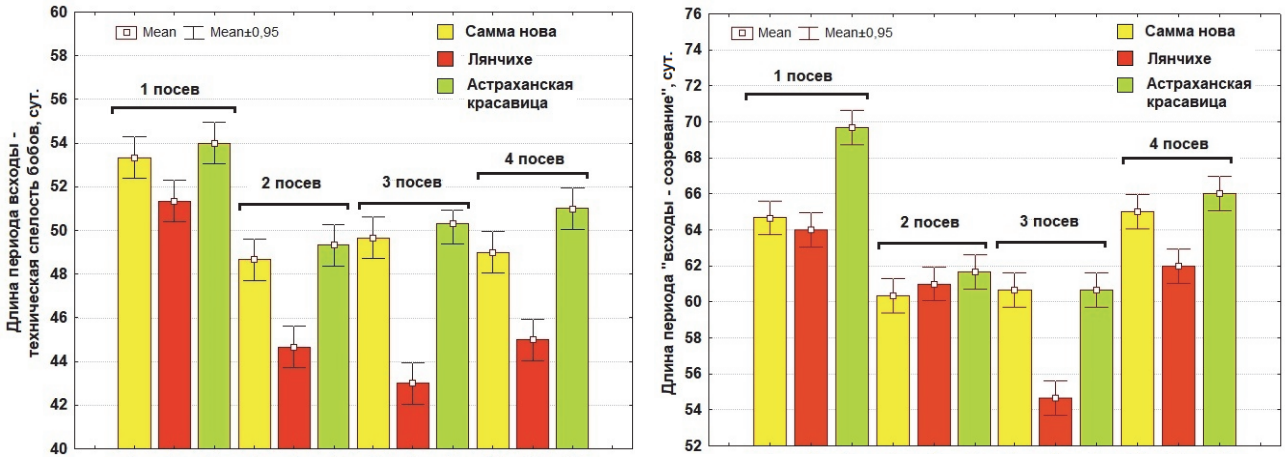


Рис. 4. Изменчивость фенологических признаков у овощных сортов вигны в разные сроки посева (Астраханская обл., 2021–2023 гг.)

Fig. 4. Variability of phenological characters in vegetable cowpea cultivars sown on different dates (Astrakhan Province, 2021–2023)

с делянки (p = 0,02, η^2 = 34,6%); на продуктивность семян с растения (p = 0,00, η^2 = 42,1%); на урожайность семян с делянки (p = 0,03, η^2 = 31,0%) (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2)[2]. Изменчивость остальных морфологических и хозяйственно ценных признаков не зависит от времени посева.

Варьирование высоты травостоя (p = 0,00, η^2 = 50,0%), длины растения (p = 0,00, η^2 = 60,0%), длины (p = 0,00, η^2 = 66,8%) и массы (p = 0,00, η^2 = 34,0%) боба, формы куста (p = 0,00, η^2 = 97,0%) и склонности к завиванию верхушки (p = 0,00, η^2 = 49,3%), окраски боба (p = 0,00, η^2 = 85,2%) определялось генотипом.

Установлено совместное достоверное влияние генотипа и сроков посева на изменчивость признака длины стебля от почвы до первого настоящего листа (срок посева: p = 0,00, η^2 = 15,9%; генотип: p = 0,00, η^2 = 43,2%).

От условий в разные годы изучения (фактор – год) зависела изменчивость длины периодов «всходы – формирование первого листа» (p = 0,04, η^2 = 23,9%) и «всходы – достижение первых бобов технической спелости» (p = 0,04, η^2 = 18,9%), а также урожайности бобов с делянки (p = 0,01, η^2 = 25,8%).

и года изучения («генотип × год») ($F_{(2;32)}$ = 3,27, p < 0,03, η^2 = 16,7%). Таким образом, нашими исследованиями установлено, что на изменчивость продуктивности бобов с растения действуют одновременно сроки посева, генотип и условия года.

Во втором опыте все образцы вигны имели продуктивность бобов выше средней во все годы исследования и при разных сроках посева. Однако в первый срок сева более высокие показатели продуктивности отмечались у двух сортов, ‘Самма Нова’ и ‘Астраханская Красавица’, во второй и третий – только у сорта ‘Астраханская Красавица’, а в четвертый – у сорта ‘Лянчихе’ (рис. 5). Из этого следует, что для каждого сорта оптимально разное время посева. Для посева весной лучше использовать сорт ‘Самма Нова’ или сорт ‘Астраханская Красавица’. В пожнивных и поукосных посевах после уборки зерновых культур в июне и начале июля лучше сеять сорт ‘Астраханская Красавица’, а в середине и конце июля – сорт ‘Лянчихе’. Это позволит более эффективно использовать посевные площади и одновременно повышать плодородие почвы в Астраханской области.

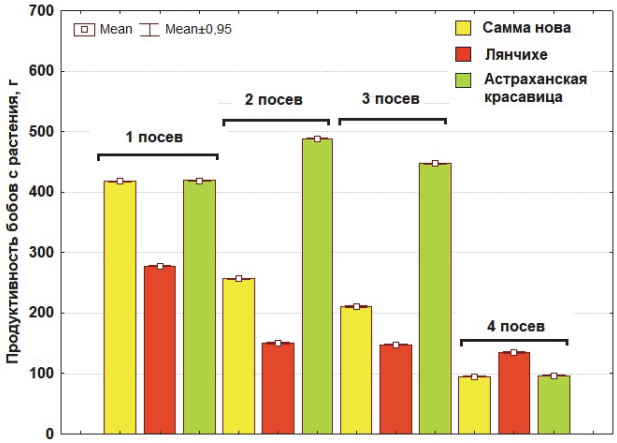


Рис. 5. Изменчивость средних показателей продуктивности бобов с растения в фазу технической спелости у овощных сортов вигны в разные сроки посева (Астраханская обл., 2021–2023 гг.)

Fig. 5. Variability of mean values of pod productivity per plant in the technical maturity phase of vegetable cowpea cultivars sown on different dates (Astrakhan Province, 2021–2023)

Показатели числа бобов с делянки (срок посева: p = 0,02, η^2 = 34,6%; год: p = 0,00, η^2 = 52,3%), продуктивности (срок посева: p = 0,01, η^2 = 42,1%; год: p = 0,00, η^2 = 37,6%) и урожайности (срок посева: p = 0,03, η^2 = 31,0%; год: p = 0,00, η^2 = 53,2%) семян в большей степени изменялись от воздействия условий года и времени посева.

На массу 1000 семян оказывали влияние все анализируемые факторы (генотип: p = 0,00, η^2 = 54,9%; срок посева: p = 0,04, η^2 = 11,7%; год: p = 0,01, η^2 = 11,5%). Также все три фактора действовали на продуктивность бобов с растения (генотип: p =0,03, η^2 = 17,4%; срок посева: p = 0,02, η^2 = 23,7%; год: p = 0,02, η^2 = 20,3%).

Факторы совместного взаимодействия «генотип × год» и «генотип × срок посева» не оказали достоверного влияния на изменчивость подавляющего большинства признаков. Только варьирование признака «склонность к завиванию верхушки побега» зависело как от генотипа (η^2 = 49,3%), так и от совместного влияния генотипа

[2] Приложение 2 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-80-92 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-80-92

Выводы

В итоге трехлетнего изучения лучших образцов овощной вигны из коллекции ВИР в Астраханской области получены следующие результаты:

- выявлены образцы с разной длиной вегетационного периода, пригодные к механизированному возделыванию, для использования в конвейере продукции для переработки на производстве: 49–52 сут. (к-817, к-2056), 53–55 сут. (к-869, к-1290, к-2057), 56–58 сут. (к-797, к-2058);
- установлено, что на показатель продуктивности бобов с растения влияет комплекс факторов – генотип, год (погодные условия) и сроки сева. Для одних сортов оптимален посев весной (‘Самма Нова’), для других – в конце весны и в начале лета (‘Астраханская Красавица’), для третьих – в середине лета (‘Лянчихе’). Комбинируя выделенные образцы в посевах, в разные сроки сева можно добиться бесперебойного получения зеленых овощных бобов в летне-осенний сезон;
- выделены образцы – источники ценных признаков: скороспелости – к-2056 (‘Лянчихе’), продуктивности бо-

бов – к-2058 ('Астраханская Красавица'), стабильной компактной формы куста и детерминантного типа роста – к-2056 ('Лянчихе') и к-2064 из Китая, которые могут найти применение в селекции сортов, пригодных для механизированной уборки.

Выявленные нами сорта вигны можно использовать, для получения овощных бобов в течение всего периода вегетации растений, что позволит обеспечивать перерабатывающие предприятия продукцией более длительное время.

References / Литература:

Boukar O., Massawe F., Muranaka S., Franco J., Maziya-Dixon B., Singh B. et al. Evaluation of cowpea germplasm lines for protein and mineral concentrations in grains. *Plant Genetic Resources: Characterization and Utilization*. 2011;9(4):515-522. DOI: 10.1017/S1479262111000815

Burlyaeva M.O., Gurkina M.V., Chebukin P.A. Studies of long-podded cowpea from VIR collection and the prospects of its cultivation in Russia. *Zemledelie = Crop Farming*. 2015;(1):45-48. [in Russian] (Бурляева М.О., Гуркина М.В., Чебукин П.А. Изучение спаржевой вигны из коллекции ВИР и перспективы ее возделывания в России. *Земледелие*. 2015;(1):45-48).

Burlyaeva M.O., Gurkina M.V., Chebukin P.A., Kiseleva N.A. The international descriptors for species of the genus *Vigna* Savi. St. Petersburg: VIR; 2016. [in Russian] (Бурляева М.О., Гуркина М.В., Чебукин П.А., Киселева Н.А. Международный классификатор видов рода *Vigna* Savi. Санкт-Петербург: ВИР; 2016).

Burlyaeva M.O., Gurkina M.V., Chebukin P.A., Perchuk I.N., Miroshnichenko E.V. New varieties of vegetable cowpea (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis* (L.) Verdc.) and prospects of their cultivation in southern Russia. *Vegetable Crops of Russia*. 2019;(5):33-37. [in Russian] (Бурляева М.О., Гуркина М.В., Чебукин П.А., Перчук И.Н., Мирошниченко Е.В. Новые сорта вигны (*Vigna unguiculata* subsp. *sesquipedalis* (L.) Verdc.) овощного использования, перспективные для возделывания в южных регионах России. *Овощи России*. 2019;(5):33-37). DOI: 10.18619/2072-9146-2019-5-33-37

De Ron A.M. Handbook of plant breeding. Vol. 10. Grain legumes. New York, NY: Springer Science; Business Media; 2015.

Fery F.L. New opportunities in *Vigna*. In: J. Janick, A. Whipkey (eds). *Trends in New Crops and New Uses*. Alexandria, VA: ASHS Press; 2002. p.424-428.

Gerrano A.S., Jansen van Rensburg W.S., Venter S.L., Shargie N.G., Amelework B.A., Shimelis H.A. et al. Selection of cowpea genotypes based on grain mineral and total protein content. *Acta Agriculturae Scandinavica. Section B: Soil and Plant Science*. 2018;69(2):155-166. DOI: 10.1080/09064710.2018.1520290

Ivanov N.R. Post-harvest fields of legume crops (Pozhnivnye posevy bobovykh kultur). Moscow; Leningrad; 1959. [in Russian] (Иванов Н.Р. Пожнивные посевы бобовых культур. Москва; Ленинград; 1959).

Ivanter E.V., Korosov A.V. Introduction to quantitative biology (Vvedeniye v kolichestvennuyu biologiyu). Petrozavodsk; 2011. [in Russian] (Ивантер Е.В., Коросов А.В. Введение в количественную биологию. Петрозаводск; 2011).

Pataczek L., Zahir Z.A., Ahmad M., Rani S., Nair R., Schafleitner R. et al. Beans with benefits – the role of mungbean (*Vigna radiata)* in a changing environment. *American Journal of Plant Sciences*. 2018;9(7):1577-1600. DOI: 10.4236/ajps.2018.97115

Pavlova A.M. Post-harvest grain legume crops under irrigation in the Central Asian republics and in the southern regions of the Kazakh SSR (Pozhnivnye zernovye bobovye kultury pri oroshenii v Sredneaziatskikh respublikakh i v yuzhnykh oblastyakh Kazakhskoy SSR). In: *Grain Legume Crops (Zernovye bobovye kultury)*. Moscow; 1960. p.216-221. [in Russian] (Павлова А.М. Пожнивные зерновые бобовые культуры при орошении в Среднеазиатских республиках и в южных областях Казахской ССР. В кн.: *Зерновые бобовые культуры*. Москва; 1960. С.216-221).

Perchuk I., Shelenga T., Gurkina M., Miroshnichenko E., Burlyaeva M. Composition of primary and secondary metabolite compounds in seeds and pods of asparagus bean (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) from China. *Molecules*. 2020;25(17):3778. DOI: 10.3390/molecules25173778

RIHMI–WDC. Specialized datasets for climate research: [website]. [in Russian] (ВНИИГМИ–МЦД. Специализированные массивы для климатических исследований: [сайт]). URL: http://aisori-m.meteo.ru/waisori/index0.xhtml [дата обращения: 30.01.2024].

Schmidt V.M. Mathematical methods in botany (Matematicheskiye metody v botanike). Leningrad: Leningrad State University; 1984. [in Russian] (Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Ленинград: Ленинградский государственный университет; 1984).

Singh B.B., Chambliss O.L., Sharma B. Recent advances in cowpea breeding. In: B.B. Singh, D.R. Mohan, K.E. Dashiell, L.E.N. Jackai (eds). *Advances in Cowpea Research*. Ibadan: IITA; JIRCAS; 1997. p.30-49.

Timko M.P., Singh B. Cowpea, a multifunctional legume. In: P.H. Moore, R. Ming (eds). *Genomics of Tropical Crop Plants*. New York, NY: Springer; 2008. p.227-258. DOI: 10.1007/978-0-387-71219-2_10

Vishniyakova M.A., Seferova I.V., Buravtseva T.V., Burlyaeva M.O., Semenova E.V., Filipenko G.I., Aleksandrova T.G., Egorova G.P., Yankov I.I., Bulyntsev S.V., Gerasimova T.V., Drugova E.V. VIR global collection of grain legume crop genetic resources: replenishment, conservation and studying. Guidelines. St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Вишнякова М.А., Сеферова И.В., Буравцева Т.В., Бурляева М.О., Семенова Е.В., Филипенко Г.И., Александрова Т.Г., Егорова Г.П., Яньков И.И., Булынцев С.В., Герасимова Т.В., Другова Е.В. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение. Методические указания. Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-79-5

Weather and Climate. Reference and Information Portal (Pogoda i klimat. Spravochno-informatsionny portal): [website]. [in Russian] (Погода и климат. Справочно-информационный портал: [сайт]). URL: http://www.pogodaiklimat.ru [дата обращения: 20.01.2024].

Zhuzhukin V.I., Bagdalova A.Z. Vigna – a valuable food crop for the Lower Volga region. *Advances in Current Natural Sciences*. 2017;(11):30-35. [in Russian] (Жужукин В.И., Багдалова А.З. Вигна – ценная продовольственная культура для нижнего Поволжья. *Успехи современного естествознания.* 2017;(11):30-35).

Информация об авторах

Марина Олеговна Бурляева, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, m.burlyaeva@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-3708-2594

Мария Владиславовна Гуркина, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Астраханская опытная станция – филиал ВИР, 416462 Россия, Астраханская обл., Приволжский р-н, с. Яксатово, m.gurkina-08@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-6169-6089

Екатерина Александровна Крылова, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.krylova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-4917-6862

Юлия Васильевна Ухатова, кандидат биологических наук, заместитель директора, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, y.ukhatova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-9366-0216

Information about the authors

Marina O. Burlyaeva, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, m.burlyaeva@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-3708-2594

Maria V. Gurkina, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Astrakhan Experiment Station – branch of VIR, Yaksatovo Village, Privolzhsky District, Astrakhan Province 416462, Russia, m.gurkina-08@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-6169-6089

Ekaterina A. Krylova, Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.krylova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-4917-6862

Yuliya V. Ukhatova, Cand. Sci. (Biology), Deputy Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, y.ukhatova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-9366-0216

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

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

Статья поступила в редакцию 21.10.2024; одобрена после рецензирования 25.11.2024; принята к публикации 09.02.2025.
The article was submitted on 21.10.2024; approved after reviewing on 25.11.2024; accepted for publication on 09.02.2025.

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья
УДК 635.65:633.37:631.52
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-93-105

Фенотипирование образцов гуара из коллекции ВИР в условиях полива и искусственной засухи в Волгоградской области

М. А. Вишнякова[1], Е. А. Дзюбенко[1], Н. В. Кочерина[1, 3], М. М. Агаханов[2], Р. А. Шаухаров[2]

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

[2] Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Волгоградская опытная станция – филиал ВИР, Краснослободск, Россия

[3] Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Маргарита Афанасьевна Вишнякова, m.vishnyakova.vir@gmail.com

Актуальность. Гуар (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) – новый интродуцент в ряде южных регионов Российской Федерации. Гуаровая камедь, ингредиент семян гуара, применяется в разных отраслях народного хозяйства и имеет стратегическое значение в газонефтяной промышленности. Для адресной интродукции необходимо выяснить адаптивный потенциал культуры, в частности ее отношение к засухе, которая характерна для большинства южных областей России.

Материал и методы. Объектом исследования служили 50 образцов гуара из коллекции ВИР, полевое фенотипирование которых проводили на Волгоградской опытной станции – филиале ВИР. Выборка создана по принципу максимальной репрезентативности генофонда культуры. Пятьдесят образцов изучали в 2023 г. и 30 наиболее продуктивных из них в 2024 г. в режимах капельного полива (П) разной степени интенсивности и искусственной засухи (З), создаваемой с начала плодообразования и до уборки. Исследование осуществляли в соответствии с методическими указаниями ВИР. Статистическая обработка данных проведена в программе Statistica 13.3.

Результаты. Главным оценочным критерием адаптивности к засухе считали семенную продуктивность растения, по которой выявлена дифференциация изученной выборки на три группы: толерантные к засухе, чувствительные к ней и нейтральные по отношению к водоснабжению. Изучаемые признаки проявляли разную степень изменчивости в режимах П и З. Показано сохранение выявленного по отношению к засухе статуса у большинства образцов в оба года исследования. Определены наиболее продуктивные образцы во всех трех группах.

Заключение. Режим точечного полива, использованный в 2023 г. (5 л/растение в неделю), оказался излишним для большинства изученных образцов. Примененный в 2024 г. вдвое меньший объем полива, судя по семенной продуктивности, был благоприятным для всех групп образцов. Независимо от группы, большинство образцов обнаружили тенденцию увеличения семенной продуктивности на оптимальном поливе.

Ключевые слова: гуар, интродукция, адаптивность, полив, искусственная засуха, семенная продуктивность

Благодарности: исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках проекта № 23-16-00195 от 15 мая 2023 г.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Вишнякова М.А., Дзюбенко Е.А., Кочерина Н.В., Агаханов М.М., Шаухаров Р.А. Фенотипирование образцов гуара из коллекции ВИР в условиях полива и искусственной засухи в Волгоградской области. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):93-105. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-93-105

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-93-105

Phenotyping of guar accessions from the VIR collection under irrigation and artificial drought conditions in Volgograd Province

Margarita A. Vishnyakova[1], Elena A. Dzyubenko[1], Natalia V. Kocherina[1, 3], Magamedgusein M. Agakhanov[2], Ramazan A. Shaukharov[2]

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

[2] N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Volgograd Experiment Station – branch of VIR, Krasnoslobodsk, Russia

[3] Agrophysical Research Institute, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Margarita A. Vishnyakova, m.vishnyakova.vir@gmail.com

Background. Guar (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.) is a newly introduced crop for southern regions of Russia. Guar gum, a component of guar seeds, is used in a number of sectors of the national economy, being strategically important for the gas and oil industry. Targeted introduction of guar requires better understanding of the crop's adaptive potential, and more specifically, its responses to droughts typical for most of Russia's southern areas.
Material and methods. Guar accessions from the VIR collection were phenotyped at Volgograd Experiment Station of VIR in 2023–2024. The studied set was selected to represent the crop's gene pool to the fullest extent possible. The same accessions were studied under drip irrigation and artificial drought conditions. The study was performed according to the guidelines developed at VIR. Statistica 13.3 software was used for statistical data processing.
Results. Seed productivity was accepted as the main criterion to assess the plant's adaptability to drought. On its basis, the studied set of accessions was differentiated into three groups: drought-tolerant, sensitive to drought, and neutral to water supply. The analyzed indicators manifested different degrees of variability under the conditions of irrigation and drought. The status revealed for the majority of accessions in the context of their responses to drought remained unchanged in both years of the study.
Conclusion. The drip irrigation scheme used in 2023 (5 L per plant per week) turned out to be excessive for most accessions, while the one half as lower in 2024 (2.5 L per plant per week) appeared favorable for the accessions of all three groups. With optimal irrigation, a majority of guar accessions exhibited a tendency toward increased seed productivity, regardless of the group.

Keywords: guar, introduction, adaptability, irrigation, artificial drought, seed productivity

Acknowledgements: this research was funded by the Russian Science Foundation (Project No. 23-16-00195 of May 15, 2023). The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Vishnyakova M.A., Dzyubenko E.A., Kocherina N.V., Agakhanov M.M., Shaukharov R.A. Phenotyping of guar accessions from the VIR collection under irrigation and artificial drought conditions in Volgograd Province. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):93-105. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-93-105

Введение

Гуар – однолетнее самоопыляющееся растение из семейства Fabaceae – новый интродуцент в Российской Федерации (РФ). Растение имеет стратегическое значение в силу широкого применения получаемой из семян камеди (углевод галактоманнан) в газонефтяной, бумажной, текстильной, фармацевтической, пищевой и других отраслях промышленности. Ежегодная потребность различных отраслей экономики России – не менее 15 тыс. тонн гуаровой камеди. Наша страна входит в пятерку ее топ-потребителей и вынуждена закупать этот ценный продукт за рубежом. Основное производство гуара сосредоточено в Индии и Пакистане (Startsev et al., 2017). В этой связи интродукция сельскохозяйственной культуры гуара, создание новых сортов, агроэкологическое испытание их в различных регионах РФ – актуальная и востребованная тема исследований.

Оптимальными условиями для производства гуара считают сумму эффективных температур воздуха выше 10°С не менее 3400–3500°С, а достаточным количеством осадков – 350–500 мм за вегетационный период. Имеющийся пока еще довольно ограниченный опыт получения производственных партий кондиционных семян в фермерских хозяйствах Краснодарского и Ставропольского краев, Астраханской и Ростовской областей внушает оптимизм по поводу перспективы использования отечественного сырья для получения камеди. Экспериментальные партии камеди, извлеченной из выращенных в РФ семян, показали, что по количеству и качеству она соответствует требуемым нормативам (Dzyubenko N.I. et al., 2017; Kruchina-Bogdanov et al., 2019; Dzyubenko E.A. et al., 2023). Это послужило импульсом для мобилизации нового материала в коллекцию ВИР, которая в наши дни насчитывает 206 образцов, инициировало исследования культуры (Kruchina-Bogdanov et al., 2019; Rakovskaya et al., 2019; Dzyubenko E.A. et al., 2023) и ее отечественную селекцию. В Государственном реестре селекционных достижений 2024 г. – 16 сортов гуара, из которых 15 созданы селекционерами РФ (https://gossortrf.ru/registry/).

Особенно актуально на данном этапе знание разнообразия генофонда по отношению к условиям выращивания, к биотическим и абиотическим стрессорам, в частности к засухе.

Гуар считается умеренно засухоустойчивым растением. Однако в Индии – ведущем производителе и экспортере семян гуара – его выращивают в разных эколого-географических нишах, на поливе и без полива. Неоднократно показана (Ashraf et al., 2002; Ali et al., 2015; Zubair et al., 2017; Meftahizadeh et al., 2019; Avola et al., 2020; Pandey et al., 2022), в том числе нами (Vishnyakova et al., 2024), генотипическая изменчивость реакции растений гуара на стресс засухи. В генбанках мира имеются образцы, идентифицированные как толерантные и восприимчивые к засухе (см. обзор Vishnyakova et al., 2023). Для адресного использования генофонда гуара в южных широтах РФ, где наблюдаются очень разные режимы увлажнения даже в пределах одной области (Gudko et al., 2024), знание дифференциации используемого материала по отношению к засухе крайне необходимо. Выявление адаптивного потенциала культуры – насущная задача также для вовлечения в российскую селекцию наиболее перспективных генотипов.

Поэтому *целью нашей работы*, результаты которой изложены в данной статье, была оценка проявления реакции образцов гуара из коллекции ВИР на стрессор временной (искусственной) засухи на уровне фенотипа в условиях Волгоградской области.

Материал, место и методы исследования

Изучали 50 образцов гуара из коллекции ВИР. Выборку создали по принципу максимальной репрезентативности генофонда культуры по географическому происхождению, селекционному статусу (15 сортов научной селекции, 3 – селекционные линии, остальные – местные сорта), по габитусу растений и т. п.

Полевое фенотипирование проводили в 2023–2024 гг. на Волгоградской опытной станции – филиале ВИР (Волгоградская ОС ВИР). Станция расположена в г. Краснослободске на противоположном от Волгограда берегу Волги (48°42’ с. ш. 44°34’ в. д.). Климат умеренно континентальный. Весна засушливая, с быстрым повышением дневных температур и частыми сильными ветрами. Лето сухое, знойное. Почвы – аллювиальные суглинки.

Экспериментальное поле разделили на две равные части: контроль – полив (П) и опыт – искусственная засуха (З). На каждой половине высевали один и тот же набор образцов. Над полем поставили тент из полиэтилена во избежание попадания естественных осадков.

В 2023 г. посев 50 образцов производили 28 апреля. На экспериментальных делянках площадью 1 м^2 семена высевали вручную в хорошо прогретую и предварительно пролитую почву с заглублением 3–5 см на расстоянии 10–15 см. Применяли систему капельного орошения с ориентацией на хорошо проявивший себя режим полива посевов гуара на Астраханской опытной станции ВИР – 5 л/растение в неделю. Уборку проводили 25–27 сентября. Сумма активных температур выше 10°С за время вегетации гуара составила 3286°С. За это время выпало 106,4 мм осадков. По результатам анализа структуры семенной продуктивности выборку разбили на 3 класса контрастных и нейтральных по отношению к засухе образцов и отобрали 30 наиболее продуктивных, по 10 из каждой группы, для изучения в 2024 г. В 2024 г. посев был проведен 18 апреля, уборка – 29–30 августа при созревании более 50% бобов у большинства растений. Во избежание их растрескивания уборку начали значительно раньше, чем в 2023 г. Полив по сравнению с 2023 г. уменьшили вдвое – до 2,5 л/растение в неделю.

Сумма активных температур выше 10°С за время вегетации гуара в 2024 г. составила 3348°С – выше, чем в 2023 г., сумма осадков – 119 мм. Среднемесячные температуры июня и июля, когда у гуара происходит формирование бобов, в 2024 г. были на 2,5 и 1,9°С выше, чем в 2023 г (рис. 1).

Полив всего массива продолжали до полного образования последнего боба в нижней кисти. После этого полив на опытной половине поля (З) прекращали с целью создания искусственной засухи: в 2023 г. – 27 июня, в 2024 г. – 13 июня и до уборки. На контрольной половине поля (П) полив проводили в установленном режиме до уборки.

Во время уборки анализировали структуру семенной продуктивности. Проводили измерения 6–7 растений каждого образца по 10 хозяйственно ценным признакам: высота растения (длина стебля), число ветвей, число узлов со зрелыми бобами, число узлов с невызревшими бобами; число бобов в узле; масса зрелых бобов с растения; длина боба; число семян в бобе; масса семян с расте-

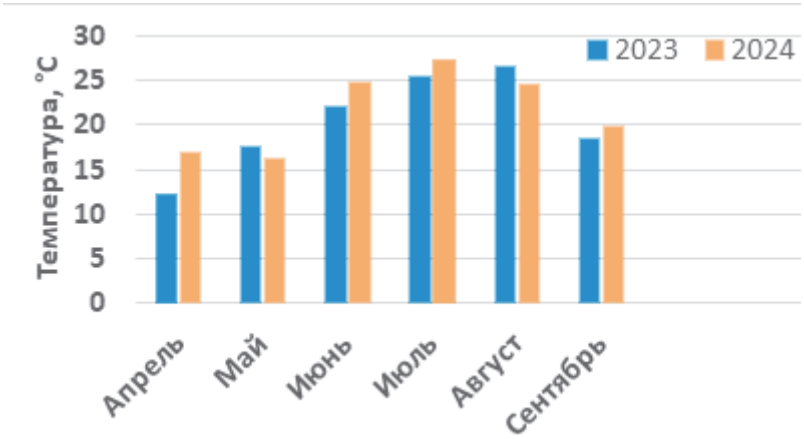


Рис. 1. Среднемесячные температуры воздуха в г. Волгограде в период вегетации гуара в 2023–2024 гг.

Fig. 1. Mean air temperatures in Volgograd during the growing season of guar in 2023–2024

ния; масса 1000 семян. Анализ проводили одновременно с контрольного (П) и опытного (З) полей.

По всем оцененным признакам вычисляли описательные статистики, а именно средние значения со стандартной ошибкой среднего $\bar{\chi} \pm SE$ и оценки вариабельности выборок – коэффициенты вариации. Рассчитаны наименьшие существенные разницы $НСР_{0,05}$ с использованием дисперсионного анализа, которые показывают то минимальное различие между средними, начиная с которого при выбранном уровне вероятности средние сравниваемые показатели существенно отличаются друг от друга. Для нахождения степени влияния режима выращивания, года эксперимента и генотипических свойств образцов на изучаемые признаки провели многофакторный дисперсионный анализ по всем получившимся фенотипическим данным. Уровень вероятности $p < 0,05$ считается допустимой границей статистической значимости, так как этот уровень включает в себя вероятность ошибки 5%. Статистические расчеты проводили с применением программы Statistica 13.3.

Результаты

Анализ структуры семенной продуктивности проводили на сноповом материале в процессе уборки. Результаты 2023 г. свидетельствовали, что в целом средние значения основных признаков семенной продуктивности и ее структурных элементов у изученных 50 образцов гуара оказались выше на засухе, чем на поливе. Это выражалось в большем числе узлов на растении, в том числе с созревшими бобами, массе зрелых бобов и созревших семян с растения и массе 1000 семян (табл. 1). Очевидно, к такому результату привела пролонгированная вегетация при избыточном поливе.

Показатель семенной продуктивности растения (г/раст.) был принят в качестве главного критерия адаптивности гуара к режиму водоснабжения. Среднее значение этого признака в режиме П у 50 изученных образцов составило 10,20 ± 1,00; в режиме З – 11,62 ± 0,78 г/раст.

Выявлены признаки с разной степенью изменчивости в режимах П и З. Таблица 1 суммирует средние значения признаков каждого образца в контрольном (П) и опытном (З) вариантах. Из нее видно, что рассчитанный коэффициент вариации по каждому режиму выращивания, позволяющий дать объективную оценку степени варьирования при сравнении любых совокупностей, указывает на значительную изменчивость признаков у большей части образцов. При поливе среднюю изменчивость демонстрируют длина боба (11,85%) и масса 1000 семян (14,10%), незначительную вариабельность – число семян в бобе (9,24%). В режиме засухи только признаки «высота растения» (19,87%), «длина боба» (12,81%), «число семян в бобе» (11,38%) и «масса 1000 семян» (14,98%) проявляют вариабельность средней степени, в отличие от остальных признаков, значения которых достаточно высоко варьируют как между образцами, так и в пределах образцов. Признаки, показывающие в обоих режимах вариабельность средней степени – высота растения, длина боба, число семян в бобе и масса 1000 семян – детерминируются в основном генотипом образца, условия среды на них влияют слабо.

В результате многомерного дисперсионного анализа практически везде установлено достоверное влияние факторов и их взаимодействий между собой на фенотипические признаки ($p < 0,05$), однако фактор «условия выращивания» (полив или засуха) не оказывает существенного влияния на число ветвей и число зрелых узлов на растении, другой фактор – «год эксперимента» – не показывает достоверное варьирование массы зрелых бобов с растения и длины боба (везде $p < 0,05$).

По массе зрелых семян с растения образцы гуара в режимах П и З в 2023 г. разделились на три группы, которые мы обозначили как толерантные к засухе, чувствительные к засухе и нейтральные по отношению к режиму водоснабжения. Первая группа имела сравнительно высокую семенную продуктивность в варианте З по отношению к режиму П (в среднем 15,9 и 6,4 г/раст. соответственно). Вторая группа образцов имела сравнительно высокую продуктивность в режиме П (в среднем 20,3 г/раст.) и низкую на опытном поле З (в среднем 10,20 г/раст.); близкие средние значения признака в обоих режимах наблюдали у третьей группы (11,4 г/раст. на поливе и 11,9 г/раст. на засухе). Из каждой группы отобрали по 10 образцов с максимальной семенной продуктивностью: в режиме П – 13,9–27,8 г/раст., в режиме З – 17,1–35,1 г/раст., образцы из третьей группы показывали максимальные значения семенной продуктивности в режиме П – 18,6 г/раст. и 19,0 г/раст. в режиме З.

Отрицательное влияние излишнего, по нашим наблюдениям, полива в 2023 г. выражалось в практическом отсутствии зрелых семян на растениях некоторых образцов в режиме П (пять образцов имели продуктивность

Таблица 1. **Средние значения признаков семенной продуктивности всех образцов гуара,выращенных на поливе и в условиях прекращения полива (засухи)** (Волгоградская опытная станция ВИР, 2023–2024 гг.)

Table 1. **Mean values of seed productivity indicators for all guar accessions grown under irrigation and artificial drought** (Volgograd Experiment Station of VIR, 2023–2024)

Статистические параметры / Statistical parameters	Высота растения / Plant height	Число ветвей / Number of branches	Число узлов / Number of clusters	Число бобов в узле / Number of pods per cluster	Число узлов на растении / Number of clusters per plant		Масса зрелых бобов с растения / Mature pod weight per plant	Длина боба / Pod length	Число семян в бобе / Number of seeds per pod	Масса созревших семян с растения / Mature seed weight per plant	Масса 1000 семян / 1000 seed weight
					с созревшими бобами / with mature pods	с невызревшими бобами / with unripe pods					
ПОЛИВ 2023 / IRRIGATION 2023											
Среднее	94,05* ± 3,46	5,52 ± 0,43	21,04 ± 1,41	4,32 ± 0,17	11,80 ± 1,06	9,40 ± 0,66	27,80 ± 2,65	5,44 ± 0,09	6,69 ± 0,09	10,20 ± 1,00	38,85 ± 0,79
Коэффициент вариации	26,02	55,50	47,25	28,00	63,59	49,73	66,66	11,85	9,24	69,03	14,10
$НСР_{0,05}$	6,71	3,61	15,84	1,59	10,74	9,68	28,24	0,73	1,16	10,7	
ЗАСУХА 2023 / DROUGHT 2023											
Среднее	112,55 ± 3,16	6,02 ± 0,57	25,67 ± 1,76	4,17 ± 0,22	16,31 ± 1,18	9,28 ± 0,74	31,96 ± 2,19	5,30 ± 0,10	6,12 ± 0,10	11,62 ± 0,78	40,75 ± 0,86
Коэффициент вариации	19,87	67,13	48,57	37,32	51,05	56,20	48,53	12,81	11,38	47,62	14,98
$НСР_{0,05}$	9,69	6,09	18,77	1,60	12,38	8,58	22,29	0,73	1,06	9,1	

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Статистические параметры / Statistical parameters	Высота растения / Plant height	Число ветвей / Number of branches	Число узлов / Number of clusters	Число бобов в узле / Number of pods per cluster	Число узлов на растении / Number of clusters per plant		Масса зрелых бобов с растения / Mature pod weight per plant	Длина боба / Pod length	Число семян в бобе / Number of seeds per pod	Масса созревших семян с растения / Mature seed weight per plant	Масса 1000 семян / 1000 seed weight
					с созревшими бобами / with mature pods	с невызревшими бобами / with unripe pods					
ПОЛИВ 2024 / IRRIGATION 2024											
Среднее	92.95 ± 2.26	7.0 ± 0.66	32.88 ± 2.83	4.24 ± 0.20	19.9 ± 2.12	12.97 ± 1.29	37.46 ± 3.07	5.52 ± 0.11	6.77 ± 0.15	16.14 ± 1.41	42,04 ± 0,68
Коэффициент вариации	13.34	51.72	47.12	25.48	58.43	54.45	44.91	10.89	12.24	47.79	8.81
$НСР_{0,05}$	4.34	2.69	25.16	0.00	17.23	12.17	29.94	0.53	1.01	13.28	
ЗАСУХА 2024 / DROUGHT 2024											
Среднее	90.98 ± 2.65	6.24 ± 0.54	24.74 ± 1.73	5.86 ± 0.16	15.71 ± 1.24	9.41 ± 1.23	29.02 ± 2.53	5.02 ± 0.07	5.75 ± 0.1	13.24 ± 1.24	42,16 ± 0,56
Коэффициент вариации	15.96	47.16	38.23	15.23	49.39	71.49	47.75	8.13	9.45	7.32	51.26
$НСР_{0,05}$	3.96	2.34	13.37	0.079	9.03	8.96	12.76	0.46	0.72	5.56	

Примечание: * – средние значения указаны со своей стандартной ошибкой средней $\bar{\chi} \pm SE$, кроме признака «масса 1000 семян», так как он исходно рассчитан по всем растениям каждого образца

Note: * – mean values are given with their standard error of the mean $\bar{\chi} \pm SE$, with the exception of 1000 seed weight, because it was initially calculated for all plants of each accession

менее 1 г), чего не наблюдали в режиме З, где минимальная семенная продуктивность равнялась 4,3 г/раст.

У высеянных для изучения в 2024 г. 30 образцов – по 10 наиболее продуктивных из каждой группы – в условиях уменьшенного вдвое полива, по сравнению с 2023 г., средние значения большинства анализируемых признаков оказались выше при поливе, чем при засухе. Это проявилось у основных показателей продуктивности: общее число узлов и число узлов со зрелыми бобами на растении, масса зрелых бобов и созревших семян с растения (см. табл. 1).

Так же как и в 2023 г., по получившимся коэффициентам вариации у большинства образцов наблюдалась значительная изменчивость признаков. К примеру, при поливе среднюю изменчивость демонстрируют высота растения (13,34%), длина боба (10,89%) и число семян в бобе (12,24%), масса 1000 семян показывает незначительную вариабельность (8,81%). В режиме засухи только признаки «высота растения» (15,96%) и «число бобов в узле» (15,23%) показывают вариабельность средней степени, низкую степень вариабельности демонстрируют длина боба (8,13%), число семян в бобе (9,45%) и масса созревших семян с растения (7,32%), в отличие от остальных признаков, значения которых достаточно высоко варьируют между образцами. Следует заметить, что наиболее сильное варьирование признаков в оба года отмечалось в режиме З. Также в течение всей продолжительности эксперимента (2023/2024) наиболее стабильной значимой корреляцией была связь между массой бобов с растения и семенной продуктивностью: r = 0,87–0,94 на поливе и r = 0,84–0,99 на засухе.

В 2024 г. анализ семенной продуктивности проводили по трем выявленным нами группам образцов. Толерантные к засухе образцы на поливе показали максимальные значения практически всех признаков продуктивности по сравнению с двумя другими группами (табл. 2). Средняя семенная продуктивность у этой группы на поливе равнялась 17,91 г/раст., у чувствительных к засухе – 15,44 г/раст. и у нейтральных – 15,11 г/раст. Однако образцы, отнесенные нами к первой группе, проявили максимальную среднюю продуктивность и в режиме З – 16,88 г/раст., сравнимую с той, что на поливе (меньше на 6%), тем самым подтвердив свой статус устойчивых к засухе образцов. Группа образцов, отнесенных нами в 2023 г. к засухочувствительным, в режиме З имела среднюю семенную продуктивность 10,63 г/раст. – в полтора раза меньше, чем на П, то есть также подтвердила в целом свой статус. Группа нейтральных по отношению к влагообеспеченности образцов снизила свою продуктивность на З по сравнению с П с 15,11 до 12,20 г/раст. (на 19,3%) (см. табл. 2). Эта группа образцов оказалась в 2024 г. не так стабильна на обоих режимах, как в 2023 г., обнаружив отклонения значения признака «г/раст.» в обе стороны (больше или меньше). Сравнительно близкие результаты в обоих режимах показали только три образца из десяти: к-52891, к-52931 и к-52932.

Таким образом, выявленная нами в 2023 г. дифференциация образцов по отношению к засухе в целом подтвердилась в 2024 г., при этом для образцов всех групп наиболее предпочтительным оказался режим П. Средняя продуктивность всего массива на поливе в 2023 г. была 10,2 г/раст., а в 2024 г. – 16,14 г/раст., что на 60,8% больше. Между тем отдельные образцы, оставаясь в той же группе, что и в 2023 г., в 2024 г. показали разительно отличные результаты. Так, американский сорт ‘Santa Cruz’ (к-52584), отнесенный к засухотолерантным, поскольку в 2023 г. практически не дал семян на поливе, но на засухе сформировал в среднем по 5,2 г/раст., в 2024 г. на засухе дал сопоставимый результат – 8,02 г/раст., а на поливе сформировал по 25,1 г/раст. Это свидетельство того, что даже засухоустойчивые генотипы предпочитают условия оптимального полива.

Аналогичное заключение можно отнести практически ко всем образцам всех трех определенных нами групп. Ряд из них показал в оба года близкие результаты, но большинство образцов сформировали максимальную семенную продуктивность в режиме П (рис. 2).

Выявлены наиболее продуктивные образцы, способные сформировать более 20 г семян на растении:

– из группы толерантных к засухе при ограниченном водоснабжении (З): к-52857, к-52910, к-52938, к-52945; на поливе (П): к-52584, 52937;

– из группы чувствительных к засухе на поливе (П): к-52860, к-52904, к-52918, к-52924;

– из группы нейтральных к режиму водоснабжения на засухе (З): к-52742; на поливе (П): к-52854, к-52932.

В этом списке преимущественно индийские и пакистанские образцы. Единственный сорт российской селекции, вошедший в третью группу и способный давать сравнительно высокую семенную продуктивность на засухе, – ‘Кубанский Юбилейный’ (к-52742), который при этом снижает продуктивность на поливе. В 2024 г. в режиме З его продуктивность была вдвое выше, чем в режиме П.

Обсуждение

Несмотря на устойчивую репутацию гуара как засухоустойчивого растения, исследования по влиянию воздействия засухи на его урожайность ограничены. Ранее в РФ предпринимали эколого-географическое изучение образцов гуара из коллекции ВИР на южных опытных станциях института, климатические условия которых отвечают критериям теплообеспеченности этой культуры (Волгоградской, Астраханской, Дагестанской и Кубанской), на богаре и при орошении. Основное внимание в этом исследовании уделяли свойствам камеди (Kruchina-Bogdanov et al., 2019). Убедительно показано, что при выращивании одного и того же набора из 13 образцов в режиме оптимального водоснабжения, которое было обеспечено только на двух станциях, многократно возрастала семенная продуктивность и формировались максимальные показатели удельной вязкости камеди (на поливе на Астраханской опытной станции ВИР), а максимальное процентное содержание камеди в семенах у всех образцов гуара фиксировали при их выращивании в условиях Волгоградской станции на капельном орошении (Kruchina-Bogdanov et al., 2019). Однако специальных экспериментов по выявлению засухоустойчивых образцов в коллекции ВИР не проводилось.

Основным методическим приемом исследований засухоустойчивости служит ограничение водопотребления культуры на разных стадиях развития растений. Мы прекращали полив в начале массового плодообразования и не возобновляли до уборки.

Работы по изучению толерантности гуара к засухе, проводившиеся в США (Stafford, McMichael, 1991), показали, что на уровне фенотипа водному стрессу подвержены семенная продуктивность, число бобов на растении и высота растения. В работе итальянских ученых показано, что признак, на который засуха воздействует менее всего, – число семян в бобе (Gresta et al., 2016; Avola et al.,

Таблица 2. Средние значения фенотипических признаков 30 образцов гуара в условиях полива и искусственной засухи в 2024 г. (Волгоградская опытная станция ВИР)

Table 2. Mean values of phenotypic characters in 30 guar accessions under irrigation and artificial drought in 2024 (Volgograd Experiment Station of VIR)

Статистические параметры / Statistical parameters	Высота растения Plant height	Число ветвей / Number of branches	Число узлов / Number of clusters	Число бобов в узле / Number of pods per cluster	Число узлов на растении / Number of clusters per plant		Масса зрелых бобов с растения / Mature pod weight per plant	Длина боба / Pod length	Число семян в бобе / Number of seeds per pod	Масса созревших семян с растения / Mature seed weight per plant	Масса 1000 семян / 1000 seed weight
					с созревшими бобами / with mature pods	с невызревшими бобами / with unripe pods					
ПОЛИВ / IRRIGATION											
Толерантные к засухе / Tolerant to drought											
Среднее	97,64 ± 1,62	5,38 ± 0,55	26,86 ± 3,05	3,82 ± 0.14	18,04 ± 2,43	8,78 ± 0,89	39,56 ± 4,25	5,81 ± 0,09	7,16 ± 0,15	17,91 ± 1,94	42,31 ± 1,18
Коэффициент вариации	11,73	71,63	80,25	26,07	95,05	71,42	75,.98	10,88	15,11	76,41	8,83
$НСР_{0,05}$	4,58	2,58	23,27	0,00	17,50	7,95	34,60	0,55	0,96	15,59	
Чувствительные к засухе / Sensitive to drought											
Среднее	94,7 ± 0,77	8,18 ± 0,63	35,38 ± 2,98	4,05 ± 0,13	20,0 ± 1,96	15,34 ± 1,41	35,42 ± 3,32	5.31 ± 0.07	6,66 ± 0,14	15,44 ± 1,57	42,18 ± 0,99
Коэффициент вариации	5,72	54,15	59,46	22,62	69,21	65,04	66,25	9,59	14,58	71,85	7,39
$НСР_{0,05}$	3,92	3,17	20,97	0,00	11,66	11,28	23,40	0,41	0,97	10,78	
Нейтральные по отношению к режиму водоснабжения / Neutral to water supply											
Среднее	85,44 ± 2,22	7,33 ± 0,49	34,98 ± 3,82	4,91 ± 0,14	21,27±2,80	13,79 ± 2,00	37,33 ± 4,04	5.46 ± 0.12	6,48 ± 0.16	15,14 ± 1,69	41,64 ± 1,42
Коэффициент вариации	18,04	45,82	75,56	19,94	91,06	100,53	74,97	15,52	17,55	77,47	10,81
$НСР_{0,05}$	4,57	2,20	30,54	0,00	21,36	16,12	30,79	0,61	1,11	13,02	

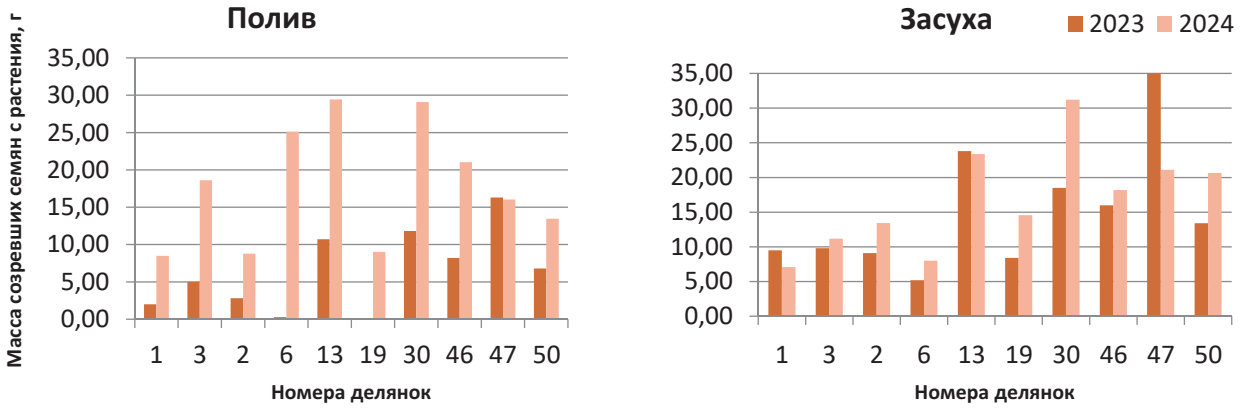
Таблица 2. Окончание

Table 2. The end

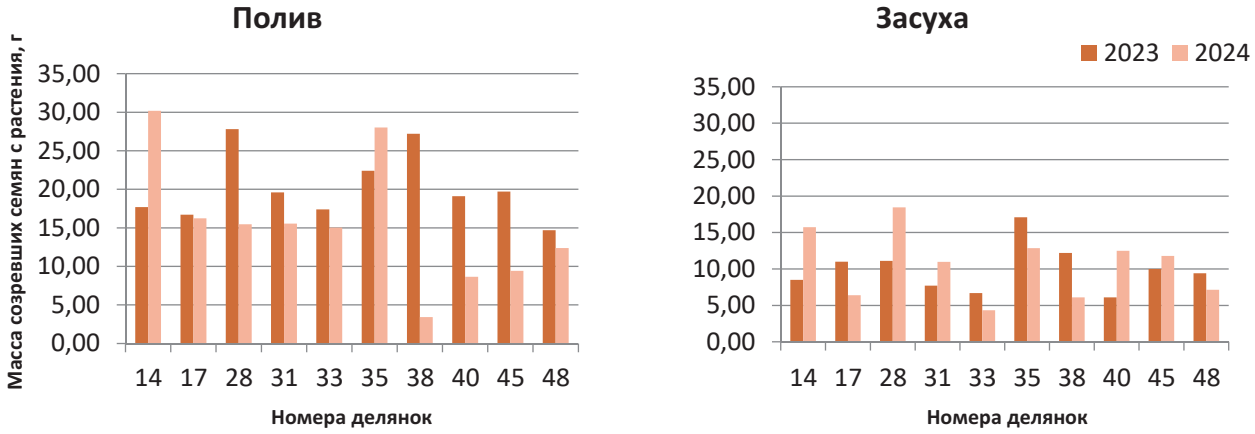
Статистические параметры / Statistical parameters	Высота растения Plant height	Число ветвей / Number of branches	Число узлов / Number of clusters	Число бобов в узле / Number of pods per cluster	Число узлов на растении / Number of clusters per plant		Масса зрелых бобов с растения / Mature pod weight per plant	Длина боба / Pod length	Число семян в бобе / Number of seeds per pod	Масса созревших семян с растения / Mature seed weight per plant	Масса 1000 семян / 1000 seed weight
					с созревшими бобами / with mature pods	с невызревшими бобами / with unripe pods					
ИСКУССТВЕННАЯ ЗАСУХА / ARTIFICIAL DROUGHT											
Толерантные к засухе / Tolerant to drought											
Среднее	96,28 ± 2,09	4,98 ± 0,39	19,26 ± 1,21	5,88 ± 0,05	15,14 ± 0,98	4,22 ± 0,37	35,72 ± 2,07	5.03±0.07	5,9 ± 0,08	16,88 ± 1,06	42,89 ± 0,79
Коэффициент вариации	15,38	55,25	44,38	5,84	45,86	61,92	41,05	9,83	9,67	44,51	5,84
$ННСР_{0,05}$	3,34	1,01	3,06	0,14	2,45	2,03	6,14	0,48	0,59	3,05	
Чувствительные к засухе / Sensitive to drought e											
Среднее	87,58 ± 1,46	6,72 ± 0,58	27,52 ± 2,34	5,95 ± 0,15	14,98 ± 1,47	13,70 ± 1,72	24,41 ± 2,01	5,05 ± 0,05	5,42 ± 0,07	10,63 ± 0,93	41,74 ± 1,08
Коэффициент вариации	11,75	61,10	60,15	17,58	69,26	88,56	58,17	6,64	9,29	62,04	8,16
$НСР_{0,05}$	3,96	3,51	20,01	0,00	13,21	14,05	16,48	0,39	0,49	6,84	
Нейтральные по отношению к режиму водоснабжения / Neutral to water supply											
Среднее	89,08 ± 2,36	7,02 ± 0,38	27,44 ± 1,74	5,75 ± 0,15	17,02 ± 1,46	10,32 ± 1,08	26,94 ± 2,59	5,0 ± 0,10	5,91 ± 0,14	12,20 ± 1,12	41,84 ± 1,09
Коэффициент вариации	18,72	38,45	44,77	18,53	60,59	73,89	67,88	13,60	16,45	65,06	8,25
$НСР_{0,05}$	4,28	1,76	11,25	0,00	7,99	6,24	13,40	0,47	0,98	6,06	

Примечание: * – средние значения указаны со своей стандартной ошибкой средней ($\bar{\chi} \pm SE$), кроме признака «масса 1000 семян», так как он исходно рассчитан по всем растениям каждого образца

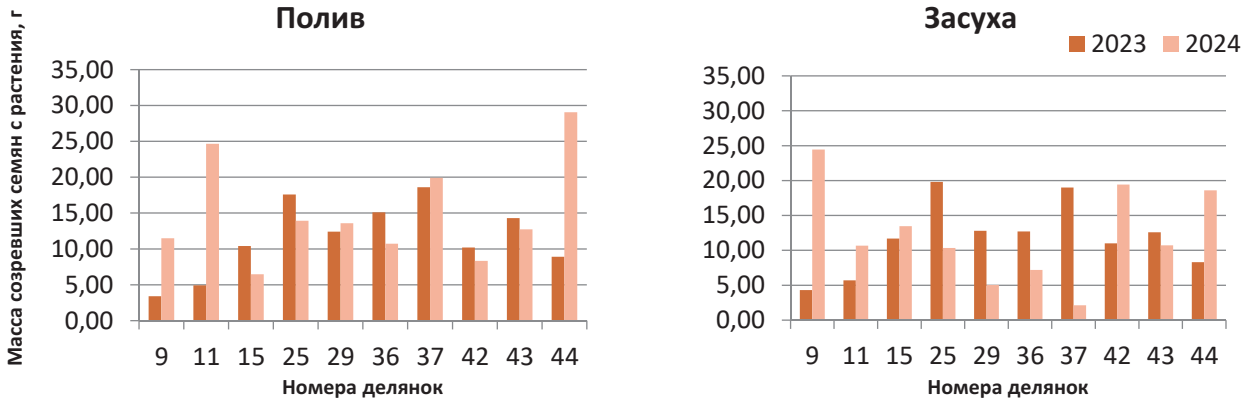
Note: * – mean values are given with their standard error of the mean ($\bar{\chi} \pm SE$), with the exception of 1000 seed weight, because it was initially calculated for all plants of each accession



Толерантные к засухе образцы / Drought-tolerant accessions
1 – к-52572; **3** – к-52575; **2** – к-52574; **6** – к-52584; **13** – к-52857; **19** – к-52877; **30** – к-52910; **46** – к-52937; **47** – к-52938; **50** – к-52945



Чувствительные к засухе образцы / Drought-sensitive accessions
14 – к-52860; **17** – к-52867; **28** – к-52904; **31** – к-52914; **33** – к-52916; **35** – к-52918; **38** – к-52924; **40** – к-52926; **45** – к-52934; **48** – к-52940



Нейтральные к режиму водоснабжения образцы / Accessions neutral to water supply
9 – к-52742; **11** – к-52854; **15** – к-52862; **25** – к-52891; **29** – к-52906; **36** – к-52919; **37** – к-52920; **42** – к-52929; **43** – к-52931; **44** – к-52932

Рис. 2. Сравнение семенной продуктивности образцов, классифицированных по отношению к засухе за два года исследования, при разных режимах водоснабжения: 2023 г. – 5 л/растение в неделю; 2024 г. – 2,5 л/растение в неделю

Fig. 2. Comparison of seed productivity among accessions ranged according to their drought resistance over the two years of studying under different water supply regimes: 2023 – 5 L per plant per week; 2024 – 2.5 L per plant per week

2020). В нашем исследовании получены аналогичные результаты. Более того, показана высокая положительная связь признаков «масса семян с растения» и «масса бобов с растения» в оба года (2023 и 2024) в обоих режимах П и З (r = 0,94–0,99 и r = 0,84–0,87), а значимая положительная корреляция между семенной продуктивностью и высотой растений на засухе (r = 0,41) зафиксирована только в 2024 г.

Известны работы по поиску оптимального режима орошения гуара. В частности, в условиях Сицилии использовали режимы: полного орошения (ПО, 100% почвенной влагоемкости), среднего (СО, 50%) и низкого (НО, 25%). Результатом ограниченного водоснабжения стало уменьшение числа бобов и массы семян на растении, высоты растения, индекса площади листа, эффективности водопользования. По сравнению с ПО двухлетнее среднее снижение урожайности семян для вариантов НО и СО – 49% и 26% соответственно. Общий вывод исследования: гуар обладает высоким потенциалом урожайности при 100-процентном восполнении дефицита воды в почве, но способен сохранять урожайность в условиях ограничения воды. Пятидесятипроцентный водный дефицит снижал урожайность культуры не более чем на 26%, что говорит об эффективности использования воды гуаром в условиях ее низкой доступности (Avola et al., 2020).

Как сказано выше, использованный нами в первый год исследования режим орошения 5 л/раст. в неделю заимствован из практики выращивания гуара в Астрахани. В условиях Волгограда он оказался излишним. Следует учитывать, что Волгоградская ОС ВИР расположена в зоне степей в умеренно континентальном климате, в то время как Астрахань – в зоне полупустынь с резко континентальным климатом. Сумма среднемесячных температур трех летних месяцев в Астрахани в 2023 г. была на 3,7°C, а в 2024 г. на 3,6°C выше, чем в Волгограде. Кроме того, восточные ветры в Астрахани обусловливают высокую сухость воздуха (https://ru.weatherspark.com), в то время как полиэтиленовый навес над нашим посевом в Волгограде создает несколько повышенную влажность воздуха в агроценозе по сравнению с тем, как если бы посев находился под открытым небом.

Режим полива 2,5 л/растение, использованный нами в 2024 г., мы называем оптимальным с определенной степенью условности. Поиск оптимальных доз орошения требует специального агротехнического анализа. Поэтому вывод, сделанный в процитированной выше работе G. Avola et al. (2020), мы принимаем как определенное руководство для использования данного режима орошения, поскольку при нем растения формируют сравнительно высокую для РФ семенную продуктивность, достигающую 25 и более г/раст.

В исследовании A. Alshameri с соавторами (Alshameri et al., 2017), наряду с уменьшением числа бобов при стрессе засухи в условиях Пакистана, отмечены уменьшение числа листьев, их площади, биомассы и высоты растений и увеличение периода от всходов до цветения. Имеется несколько свидетельств того, что при водном дефиците на разных фазах онтогенеза растений гуара они наиболее чувствительны к стрессу во время репродуктивной стадии, а именно при закладке цветков и цветении (Ahmed et al., 2011; Meftahizadeh et al., 2019; Avola et al., 2020; Baath et al., 2020).

Генотипическая изменчивость реакции растений гуара на стресс засухи, отмеченная в работе G. Avola et al. (2020), многократно отмечалась и другими исследователями. В генофонде культуры, как у большинства сельскохозяйственных растений, встречаются образцы, в разной степени толерантные к засухе (Ashraf et al., 2002; Ali et al., 2015; Zubair et al., 2017; Meftahizadeh et al., 2019; Pandey et al., 2022). Мы в нашем исследовании также выявили образцы, толерантные к засухе, чувствительные к ограниченному водоснабжению и нейтральные по отношению к нему. Последние можно было бы считать образцами с широкой адаптацией к режиму водоснабжения, однако семенная продуктивность большинства из них оказалась нестабильной по годам исследования в обоих режимах – П и З. Считаем, что исследование этой группы образцов нужно продолжить. Полученные результаты позволяют формировать пул генетических ресурсов для адресной интродукции, а также селекции сортов гуара, адаптированных к разным режимам водоснабжения.

Заключение

Впервые в РФ проведено полевое фенотипирование 50 образцов гуара из коллекции ВИР с целью определения отношения культуры к засухе. Изучение проводили на Волгоградской опытной станции ВИР в 2023–2024 гг. на поливе разной степени интенсивности и в режиме искусственной засухи, создаваемой в течение двух и более месяцев в период образования бобов. Выявлена дифференциация изучаемой выборки по отношению к водообеспечению на три группы: толерантные к засухе, чувствительные к засухе и нейтральные по отношению к водоснабжению. Режим точечного полива 5 л/растение в неделю оказался излишним для большинства изученных образцов. Оптимальным признан полив вдвое меньше – 2,5 л/растение в неделю. Большинство образцов сохранило выявленный статус по отношению к засухе в оба года изучения, несмотря на разное водоснабжение. При этом, независимо от группы образцов, обнаружилась тенденция увеличения семенной продуктивности на оптимальном поливе. Определены наиболее продуктивные образцы во всех трех группах.

References / Литература

Ahmed M.F.M., Mac D.M., Bashir A.A.G. Effect of water stress at different periods on seed yield and water use efficiency of guar under Shambat conditions. *Agricultural Sciences*. 2011;2(3):262-266. DOI: 10.4236/as.2011.23034

Ali Z., Ashraf M., Al-Qurainy F., Khan S., Akram N.A. Field screening of guar [*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.] accessions for enhanced forage production on hot drylands. *Pakistan Journal of Botany*. 2015;47(4): 1429-1437.

Alshameri A., Al-Qurainy F., Khan S., Nadeem M., Gaafar A.R., Tarroum M. et al. Appraisal of guar [*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.] accessions for forage purpose under the typical Saudi Arabian environmental conditions encompassing high temperature, salinity and drought. *Pakistan Journal of Botany*. 2017;49(4):1405-1413.

Ashraf M.Y., Akhtar K., Sarwar G., Ashraf M. Evaluation of arid and semi-arid ecotypes of guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) for salinity (NaCl) tolerance. *Journal of Arid Environments*. 2002;52(4):473-482. DOI: 10.1006/jare.2002.1017

Avola G., Riggi E., Trostle C., Sortino O., Gresta F. Deficit irrigation on guar genotypes (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.): effects on seed yield and water use efficiency. *Agronomy*. 2020;10(6):789 DOI: 10.3390/agronomy10060789

Baath G.S., Kakani V.G., Gowda P.H., Rocateli A.C., Northup B.K., Singh H. et al. Guar responses to temperature: Estimation of cardinal temperatures and photosynthetic parameters. *Industrial Crops and Products*. 2020;145:111940. DOI: 10.1016/j.indcrop.2019.111940

Dzyubenko E.A., Safronova V.I., Vishnyakova M.A. Objectives of guar breeding in the Russian Federation in connection with the prospects of domestic guar gum production (review). *Agricultural Biology*. 2023;58(1):43-59. DOI: 10.15389/agrobiology.2023.1.43eng

Dzyubenko N.I., Dzyubenko E.A., Potokina E.K., Bulyntsev S.V. Clusterbeans *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub. – properties, use, plant genetic resources and expected introduction in Russia (review). *Agricultural Biology*. 2017;52(6):1116-1128. [in Russian] (Дзюбенко Н.И. Дзюбенко Е.А., Потокина Е.К., Булынцев С.В. Гуар (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.): характеристика, применение, генетические ресурсы и возможность интродукции в России (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(6):1116-1128). DOI: 10.15389/agrobiology.2017.6.1116rus

Gresta F., Mercati F., Santonoceto C., Abenavoli M.R., Ceravolo G., Araniti F. et al. Morpho-agronomic and AFLP characterization to explore guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) genotypes for the Mediterranean environment. *Industrial Crops and Products*. 2016;86:23-30. DOI: 10.1016/j.indcrop.2016.03.038

Gudko V., Usatov A., Minkina T., Duplii N., Azarin K., Tatarinova T.V. et al. Dependence of the pea grain yield on climatic factors under semi-arid conditions. *Agronomy.* 2024;*14(*1):133. DOI: 10.3390/agronomy14010133

Kruchina-Bogdanov I.V., Miroshnichenko E.V., Shaukharov R.A., Kantemirova E.N., Golovina M.A., Abdullaev K.M. et al. Impact of growing conditions on the gum properties of different genotypes of guar (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub.). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2019;23(7):941-948. DOI: 10.18699/VJ19.570

Meftahizadeh H., Ghorbanpour M., Asareh M.H. Changes in phenological attributes; yield and phytochemical compositions of guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) landaraces under various irrigation regimes and planting dates. *Scientia Horticulturae*. 2019;256:108577. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.108577

Pandey K., Kumar R.S., Prasad P., Pande V., Trived P.K., Shirke P.A. Coordinated regulation of photosynthesis and sugar metabolism in guar increases tolerance to drought. *Environmental and Experimental Botany*. 2022;194:104701. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2021.104701

Rakovskaya N.V., Zabegaeva O.N., Dzyubenko E.A. Seed quality evaluation in the collection of *Cyamopsis tetragonoloba* after long-term storage under uncontrolled conditions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2019;180(4):48-58. [in Russian] (Раковская Н.В., Забегаева О.Н., Дзюбенко Е.А. Оценка качества семян коллекции циамопсиса четырехкрыльникового при длительном хранении в неконтролируемых условиях. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2019;180(4):48-58). DOI: 10.30901/2227-8834-2019-4-48-58

Stafford R.E.; McMichael B.L. Effect of water stress on yield components in guar. *Journal of Agronomy and Crop Science*. 1991;166(1):63-68. DOI: 10.1111/j.1439-037X.1991.tb00884.x

Startsev V.I., Livanskaya G.A., Kulikov M.A. Prospects of cultivating guar (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) in Russia. *Bulletin of the Russian State Agrarian Correspondence University*. 2017;24(29):11-15. [in Russian] (Старцев В.И., Ливанская Г.А., Куликов М.А. Перспективы возделывания гуара (*Cyamopsis tetragonoloba* L.) в России. *Вестник Российского государственного аграрного заочного университета*. 2017;24(29):11-15).

State Register for Selection Achievements Admitted for Usage. Volume 1. Plant varieties: [website]. [in Russian] (Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию. Том 1. Сорта растений: [сайт]). URL: https://gossortrf.ru/registry/ [дата обращения: 14.05.2024].

Vishnyakova M.A., Frolova N., Frolov A. Drought stress response in guar (*Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub): physiological and molecular genetic aspects. *Plants*. 2023;12(23):3955. DOI: 10.3390/plants12233955

Vishnyakova M.A., Shaukharov R.A., Gurina A.K., Kocherina N.V., Dzyubenko E.A., Cherevatskaya M.A. et al. Guar in the Russian Federation: an attempt to conceptualize the experience acquired. In: *Genepool and Plant Breeding (GPB 2024): Proceedings of the 7th International conference dedicated to the 95th anniversary of the birth of Academician of the Russian Academy of Sciences P.L. Goncharov (April 10–12, 2024, Novosibirsk, Russia)*. Novosibirsk: Institute of Cytology and Genetics, SB RAS; 2024. p.88-92. [in Russian] (Вишнякова М.А., Шаухаров Р.А., Гурина А.К., Кочерина Н.В., Дзюбенко Е.А., Черевацкая М.А. и др. Гуар в Российской Федерации: попытка осмысления полученного опыта. В кн.: *Генофонд и селекция растений: Материалы 7-й Международной конференции, посвященной 95-летию академика РАН П.Л. Гончарова (Новосибирск, Россия, 10–12 апреля 2024 г.)*. Новосибирск: Институт цитологии и генетики СО РАН; 2024. С.88-92). URL: https://conf.icgbio.ru/gpb2024/wp-content/uploads/sites/122/2024/04/GPB2024_09-04-2024-k2-compress.pdf [дата обращения: 19.06.2024].

Weather Spark. The Weather Year Round Anywhere on Earth: [website]. Available from: https://weatherspark.com/ [accessed Aug. 07, 2024].

Zubair M., Akhtar L.H., Minhas R., Qamar M.J., Bukhari S.J., Sadiq A. et al. Expediency of water and soil nutrients in irrigated and extreme drought conditions. *African Journal of Agricultural Research*. 2017;12(27):2310-2318. DOI: 10.5897/AJAR2017.12132

Информация об авторах

Маргарита Афанасьевна Вишнякова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растении имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, m.vishnyakova.vir@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-2808-7745

Елена Александровна Дзюбенко, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, elena.dzyubenko@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-4576-1527

Наталья Викторовна Кочерина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Агрофизический научно-исследовательский институт, 195220 Россия, Санкт-Петербург, Гражданский пр., 14, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растении имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, alle007@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8791-1899

Магамедгусейн Магамедганифович Агаханов, кандидат биологических наук, директор филиала, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Волгоградская опытная станция – филиал ВИР, 404160 Россия, Волгоградская область, Среднеахтубинский район, Краснослободск, квартал Опытная станция ВИР, 30, m.agahanov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-2438-9156

Рамазан Абатович Шаухаров, специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Волгоградская опытная станция – филиал ВИР, 404160 Россия, Волгоградская область, Среднеахтубинский район, Краснослободск, квартал Опытная станция ВИР, 30, romanshauharov@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-9794-104X.

Information about the authors

Margarita A. Vishnyakova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, m.vishnyakova.vir@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-2808-7745

Elena A. Dzyubenko, Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, elena.dzyubenko@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-4576-1527

Natalia V. Kocherina, Dr. Sci. (Biology), Senior Researcher, Agrophysical Research Institute, 14 Grazhdanskiy Ave., St. Petersburg 195220, Russia, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, alle007@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8791-1899

Magamedgusein M. Agakhanov, Cand. Sci. (Biology), Branch Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Volgograd Experiment Station – branch of VIR, 30 VIR Exp. Station Block, Krasnoslobodsk 404160, Russia, m.agahanov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-2438-9156

Ramazan A. Shaukharov, Specialist, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Volgograd Experiment Station – branch of VIR, 30 VIR Exp. Station Block, Krasnoslobodsk 404160, Russia, romanshauharov@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-9794-104X

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

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

Статья поступила в редакцию 28.10.2024; одобрена после рецензирования 28.11.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 28.10.2024; approved after reviewing on 28.11.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья
УДК 635.656:581.1:631.52(470.620)
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-106-120

Влияние погодных факторов на элементы семенной продуктивности гороха при репродукции коллекции ВИР на Адлерской опытной станции

Е. В. Семенова[1], Л. Ю. Новикова[1], А. П. Бойко[2], М. А. Вишнякова[1]

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

[2] Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Адлерская опытная станция – филиал ВИР, Сочи, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елена Викторовна Семенова, e.semenova@vir.nw.ru

Актуальность. Анализ влияния агроклиматических условий на формирование урожайности гороха в условиях влажных субтропиков Кавказа важен для выяснения оптимальных режимов тепло- и влагообеспеченности, а также для выявления образцов со стабильной продуктивностью в качестве исходного материала для селекции в регионе.
Материал и методы. Объект исследования – 453 образца гороха из коллекции ВИР, проходившие первичное полевое изучение на Адлерской опытной станции ВИР в 2020–2022 гг. Изучаемая выборка содержала разнообразный материал по направлениям использования образцов и географии их происхождения. Полевое фенотипирование выборки из коллекции гороха осуществляли в соответствии с методическими указаниями ВИР. Статистическая обработка данных проведена в программе Statistica 13.3.
Результаты. Доля влияния погодных условий на фенотипические признаки, определяющие урожайность гороха, в среднем составила 44,0%, генотипическая составляющая – 32,7%. Наибольшее влияние генотипа проявилось по отношению к числу непродуктивных узлов (97,0%), к массе 1000 семян (83,6%), длине стебля (81,1%), числу цветков в кисти (80,9%), максимальному числу семян в бобе (71,0%), крупности боба (68,3%), среднему числу бобов на растении (51,0%). Максимально высокое влияние среды выявлено по отношению к продолжительности вегетационного периода (79,0%) и периоду «всходы – цветение» (65,1%).
Заключение. Критическими для гороха в 2020–2022 гг. явились избыточные осадки и высокие температуры воздуха в период созревания. Закономерности формирования семенной продуктивности различны у сортов трех направлений использования: зернового, овощного и кормового. Выявлены наиболее продуктивные образцы, а также образцы со стабильной продуктивностью на фоне погодных флуктуаций в течение трех лет.

Ключевые слова: горох, погода, влажные субтропики Кавказа, коллекция ВИР, влияние среды и генотипа, ANOVA

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту FGEM-2022-0002 «Выявление возможностей генофонда бобовых культур для оптимизации их селекции и диверсификации использования в различных отраслях народного хозяйства».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Семенова Е.В., Новикова Л.Ю., Бойко А.П., Вишнякова М.А. Влияние погодных факторов на элементы семенной продуктивности гороха при репродукции коллекции ВИР на Адлерской опытной станции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):106-120. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-106-120

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-106-120

The effect of weather factors on seed productivity components in pea accessions from VIR during their reproduction at Adler Experiment Station

Elena V. Semenova[1], Liubov Yu. Novikova[1], Alexander P. Boyko[2], Margarita A. Vishnyakova[1]

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

[2] N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Adler Experiment Station – branch of VIR, Sochi, Russia

Corresponding author: Elena V. Semenova, e.semenova@vir.nw.ru

Background. An analysis of the effect of agroclimatic conditions on the formation of pea yields in the humid subtropics of the Caucasus is important to determine optimal modes of heat and moisture supply, as well as to identify accessions with stable productivity as source material for breeding in the region.
Material and methods. The materials of the study included 453 pea accessions from the VIR collection, which underwent a primary field study at Adler Experiment Station of VIR in 2020–2022. The studied set of accessions was characterized by diverse uses and various geographic origins. Field phenotyping was carried out in accordance with VIR's guidelines. Statistical data processing was performed using the Statistica 13.3 software.
Results. The effect size of the influence of weather conditions on phenotypic traits determining pea yield averaged 44.0%, and its genotypic component was 32.7%. The greatest effect of the genotype was manifested on the number of nonproductive nodes (97.0%), 1000-seed weight (83.6%), stem length (81.1%), number of flowers per raceme (80.9%), maximum number of seeds per pod (71.0%), pod size (68.3%), and average number of pods per plant (51.0%). The maximum influence of the environment was recorded for the durations of the growing season (79.0%) and the period from sprouting to flowering (65.1%).
Conclusion. Excessive precipitation and high air temperatures during the maturation period were critical for peas during the years of studying. The patterns of seed productivity formation differed among the cultivars grown for three different uses: grain, vegetable, and fodder. The most productive accessions were identified, as well as those with stable productivity under weather fluctuations across the three years of testing.

Keywords: pea, weather, humid Caucasian subtropics, VIR collection, effect of environment and genotype, ANOVA

Acknowledgements: the work was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0002 "Identifying possibilities in the genetic diversity of leguminous crops to optimize their breeding and diversify uses in various sectors of the national economy".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Semenova E.V., Novikova L.Yu., Boyko A.P., Vishnyakova M.A. The effect of weather factors on seed productivity components in pea accessions from VIR during their reproduction at Adler Experiment Station. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):106-120. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-106-120

Введение

Коллекция гороха ВИР насчитывает 8302 образца, поступивших из всех регионов мира, где возделывают горох, и представляет собой репрезентативную выборку мирового разнообразия вида *Pisum sativum* L.

Известно, что горох посевной – вид очень полиморфный и вместе с тем пластичный. По определению Л. И. Говорова: «Большое разнообразие экологических типов и форм гороха обеспечивает весьма широкие возможности его возделывания почти во всех земледельческих районах Земного шара» (Govorov, 1937, p. 254). Из истории Всесоюзного института растениеводства (ВИР) известно, что самой северной точкой, где работали с коллекцией гороха, была Полярная опытная станция (ОС) на Кольском полуострове (67°36’ с. ш., 33°38’ в. д.); в географических посевах его выращивали в Печорском крае, Якутии и на Камчатке. Самой южной точкой работы с коллекцией был Среднеазиатский филиал ВИР в окрестностях Ташкента (41°18’ с. ш., 69°15’ в. д.), где лимитирующими факторами возделывания гороха являются недостаток влаги и повреждение насекомыми-вредителями (Govorov, 1937).

По традиционному для зернобобовых делению на культуры холодного и теплого климата горох относится к первой группе. Критическими для развития гороха в начале вегетации считают температуры ниже 5°C, а в репродуктивную стадию – выше 26–28°C, особенно при условии их ежедневного повторения в течение нескольких суток (Bueckert et al., 2015). Высокие температуры в репродуктивную стадию, которая более подвержена негативному воздействию теплового стресса, чем вегетативная (Prasad et al., 2017; Lamichaney et al., 2021), приводят к нарушению опыления и завязывания семян, тем самым уменьшая число бобов на растении и массу боба (Mohapatra et al., 2020). Кроме негативного влияния на продуктивность растения, высокие температуры оказывают отрицательное воздействие на накопление азота в семенах, что связано с более короткой продолжительностью наполнения им семян и снижением скорости накопления семенами сухого вещества (Larmure et al., 2019). При температуре выше 25°C процессы роста замедляются, а после 35°C приостанавливаются (Stepanov, 1963). Последнее особенно актуально при поддержании жизнеспособности коллекции гороха на юге России.

Около 20 лет одна из локаций, где репродуцируют коллекцию гороха ВИР, – Адлерская опытная станция – филиал ВИР (Адлерская ОС ВИР). Она находится в зоне влажных субтропиков на юге Краснодарского края. Краснодарский край – лидер в стране по валовому сбору овощного гороха, а в 2023 г. вошел в тройку регионов Российской Федерации (РФ), которые получили рекордный урожай этой культуры (PROyugAgro, 2023). Благоприятные условия для культивирования гороха в этом регионе, тем не менее, имеют ежегодные флуктуации температурного режима и осадков, что в значительной степени сказывается на семенной продуктивности культуры.

В контексте работы ВИР это имеет значение для пополнения свежего семенного фонда в коллекции, а в региональном масштабе – для производства гороха в Краснодарском крае. Поэтому изучение влияния погодных факторов на элементы продуктивности гороха в условиях влажных субтропиков актуально для определения оптимальных условий при поддержании образцов коллекции на Адлерской ОС ВИР, а также для выявления исходного материала для селекции в Северо-Кавказском регионе.

Цель исследования – анализ влияния погодных условий на семенную продуктивность образцов гороха разных направлений использования в условиях влажных субтропиков на Адлерской ОС ВИР.

Материал и методы

Материалом служили 453 образца гороха, проходивших первичное трехлетнее изучение на Адлерской ОС ВИР в 2020–2022 гг. Изучаемая выборка содержала разнообразный материал по происхождению и по направлениям использования гороха. В нее включены образцы, поступившие из 35 стран мира. Максимальное число образцов из РФ – 103. Они представлены двадцатью регионами РФ, что отражает ареал производства и селекции культуры в стране. Сравнительно большое число новых образцов, составивших изучаемую выборку, поступило из Китая – 57, Швеции – 32, Болгарии – 31, США и Франции – по 30, Сирии и Таджикистана – по 28, Беларуси – 21, Германии – 14, Австралии – 10 и т. д. В целом выборка отражает состояние распространенности культуры в мире. По селекционному статусу в нее вошли преимущественно сорта научной селекции (AC) – 45%, а также местные сорта (LR) – 26% и селекционный материал (BR) – 29%; по направлению использования: зерновые (176), овощные (95), кормовые (пелюшка) (182).

Оценку материала осуществляли в соответствии с методическими указаниями по изучению зернобобовых культур (Vishnyakova et al., 2018) и Международным классификатором СЭВ рода *Pisum* L. (Makasheva et al., 1986).

Семена высевали на делянках длиной 2,5 м, с междурядьями 70 см, расстояние между семенами – 5 см, глубина заделки семян – 3–4 см. Даты посева: 07.03 в 2020 г., 14.03 в 2021 г. и 27.04 в 2022 г. На полях Адлерской ОС ВИР распространены аллювиальные луговые слабоненасыщенные слабогумусные маломощные тяжелосуглинистые почвы.

Проанализированы 12 признаков, из которых три фенологических, определяющих продолжительность межфазных периодов: «всходы – цветение» (ВЦ, сут.); «цветение – созревание» (ЦС, сут.); «всходы – созревание» (ВС), что по сути является вегетационным периодом (ВП, сут.), и 9 признаков структуры семенной продуктивности: «длина стебля» (см), «число цветков в кисти» (шт.), «крупность боба» (балл), «число непродуктивных узлов» (шт.), «максимальное число семян в бобе» (шт.), «среднее число бобов на растении» (шт.), «масса 1000 семян» (г), «семенная продуктивность растения» (г), «урожай с м^2» (г/м^2). Балльное обозначение приведено в соответствии с классификатором рода *Pisum* L. (Makasheva et al., 1986).

Метеорологические условия эксперимента

Адлерская ОС ВИР расположена на северо-восточном побережье Черного моря в Краснодарском крае. Климат влажный субтропический. Условия вегетации образцов гороха в годы исследования (2020–2022) были контрастными (рис. 1). Сумма температур за вегетацию («всходы – созревание») составила 1378, 1343, 1239°C по годам соответственно (в среднем 1320°C), средняя температура 15,5, 15,8 и 19,6°C (в среднем 17,0°C); суммы осадков 166, 398, 173 мм (в среднем 245 мм).

Условия вегетации в годы исследования охарактеризованы агрометеорологическими показателями: суммой активных (выше 10°C) температур за вегетацию ($\sum T$) °C;

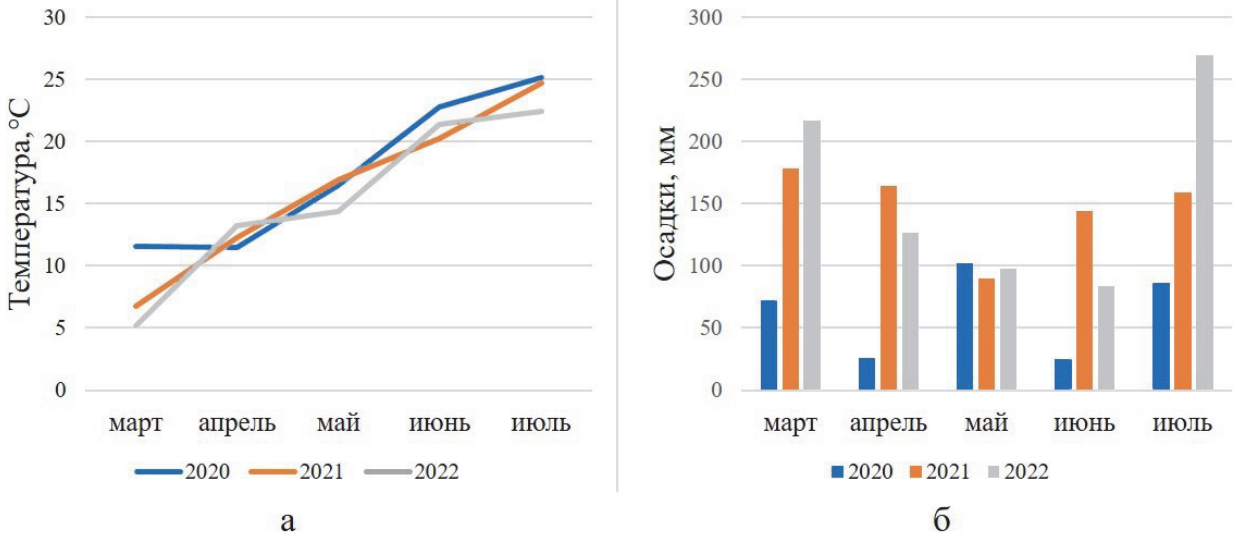


Рис. 1. Погодные условия вегетации гороха в 2020–2022 гг. на Адлерской опытной станции ВИР:
а) средняя месячная температура воздуха; б) месячная сумма осадков

Fig. 1. Weather conditions during pea growing seasons in 2020–2022 at Adler Experiment Station of VIR:
a) mean monthly air temperatures; б) monthly precipitation amounts

суммой осадков за этот период (P, мм) и гидротермическим коэффициентом Селянинова (ГТК). ГТК рассчитан по формуле (Mishchenko, 2009):

$$\text{ГТК} = \frac{P}{\sum T/10}$$

Оценка образцов по количественным признакам дана по их среднему значению за три года. Статистическая обработка проведена методами дисперсионного, корреляционного, регрессионного анализов в пакете Statistica 13.3. Связь урожайности и агрометеорологических показателей исследована коэффициентами корреляции Спирмена из-за малого количества лет наблюдений. В исследовании принят уровень значимости 5%.

Результаты

Фенологические наблюдения свидетельствуют о варьировании, порою значительном, дат наступления фенологических фаз и продолжительности межфазных периодов за три года изучения (табл. 1).

Как правило, посев гороха на Адлерской ОС ВИР осуществляется не позднее середины марта. В 2022 г. в связи с большим количеством осадков в марте – апреле посев был проведен на полтора месяца позже. Однако затем вегетация проходила при повышенных температурах и малом количестве осадков: в период ВЦ средняя температура была 18,4°C, в то время как в 2021 г. – 12,6°C, в 2020 г. – 14,0°C; в период ЦС в 2022 г. – 22,5°C, в 2021 и 2020 г. – 20,2 и 19,2°C соответственно.

При этом в период ВЦ в 2022 г. выпало мало осадков – 55 мм, в то время как в 2020 и 2021 г. – 104 и 220 мм соответственно.

Межфазные периоды ВЦ и ЦС были сопоставимы по продолжительности в 2020 и 2021 г., но укорочены по сравнению с этими показателями в 2022 г. (табл. 2).

В таблице 3 суммированы основные агроклиматические показатели за три года, семенная продуктивность растения и урожайность с квадратного метра. Очевидно, что наилучшим для урожайности был 2021 г., наихудшим – 2022 г.

Дисперсионный анализ показал (рис. 2), что на все 12 изученных признаков оказывали значимое влияние год и сорт (среда и генотип).

Наибольшее влияние генотипа проявилось по отношению к числу непродуктивных узлов (97,0%), к массе 1000 семян (83,6%), длине стебля (81,1%), числу цветков в кисти (80,9%), максимальному числу семян в бобе (71,0%), крупности боба (68,3%), среднему числу бобов на растении (51,0%). Влияние генотипа менее 50% наблюдалось по отношению к массе семян с растения (32,9%), урожайности семян (32,7%), продолжительности периодов ВЦ (29,6%) и ВС (14,7%). Соответственно, максимальное влияние среды проявилось на фенологию гороха – продолжительность ВС (79,0%) и ВЦ (65,1%), для остальных признаков оно было менее 50%. В частно-

Таблица 1. Даты посева и наступления основных фенофаз у образцов гороха за три года изучения на Адлерской опытной станции ВИР

Table 1. Dates of sowing and the onset of main phenophases for pea accessions during the three years of studying at Adler Experiment Station of VIR

Фенофазы / Phenophases	2020	2021	2022
Посев / Sowing	07.03	14.03	27.04
Всходы / Sprouting	20.03 – 25.03	29.03 – 02.04	08.05 – 12.05
Цветение / Flowering	26.04 – 03.06	03.05 – 10.06	01.06 – 28.06
Созревание / Maturation	30.05 – 29.06	11.06 – 07.07	21.06 – 27.07

Таблица 2. **Средние значения и показатели вариабельности хозяйственно ценных признаков 453 генотипов гороха в 2020–2022 гг. на Адлерской опытной станции ВИР**

Table 2. **Variability indicators and their mean values for useful agronomic characters in 453 pea genotypes grown in 2020–2022 at Adler Experiment Station of VIR**

Показатель / Indicator	2020		2021		2022	
	$\bar{\chi} \pm s_{\bar{\chi}}$	Min–Max	$\bar{\chi} \pm s_{\bar{\chi}}$	Min–Max	$\bar{\chi} \pm s_{\bar{\chi}}$	Min–Max
Всходы – цветение, сут.	51,8 ± 0,3	34,0–73,0	48,2 ± 0,2	31,0–69,0	35,1 ± 0,2	20,0–51,0
Цветение – созревание, сут.	37,2 ± 0,2	23,0–53,0	36,6 ± 0,2	27,0–54,0	28,0 ± 0,3	13,0–45,0
Всходы – созревание, сут.	89,0 ± 0,2	66,0–100,0	84,8 ± 0,2	70,0–100,0	63,1 ± 0,3	42,0–79,0
Урожайность, г/м^2	127,3 ± 3,1	1,2–345,6	145,8 ± 3,1	6,0–373,2	32,6 ± 1,1	0,6–138,0
Масса семян с 1 растения, г	14,0 ± 0,3	1,2–80,7	15,1 ± 0,3	1,3–34,9	6,3 ± 0,2	0,5–20,0
Среднее число бобов на растении, шт.	17,7 ± 0,4	6,0–83,3	15,8 ± 0,3	5,0–53,0	9,2± 0,2	1,0–19,7
Масса 1000 семян, г	170,8 ± 2,4	60,0–360,0	184,6 ± 2,6	44,0–382,0	153,0 ± 2,1	5,0–295,0
Средняя длина стебля, см	114,5 ± 1,8	29,0–217,0	115,1 ± 1,9	29,0–207,5	86,6 ± 1,9	13,5–197,5
Число цветков в кисти, шт.	1,6 ± 0,0	1,0–3,0	1,6 ± 0,0	1,0–2,5	1,5 ± 0,0	1,0–3,0
Крупность боба, балл	6,7 ± 0,1	3,0–9,0	6,7 ± 0,1	3,0–9,0	5,8 ± 0,1	3,0–9,0
Максимальное число семян в бобе, шт.	6,9 ± 0,1	4,0–11,0	6,9 ± 0,1	4,0–11,0	6,2 ± 0,1	2,0–10,0
Число непродуктивных узлов, шт.	14,2 ± 0,2	6,5–25,5	14,6 ± 0,2	4,5–26,0	14,6 ± 0,2	7,0–25,5

Примечание: $\bar{\chi}$ – среднее значение; $s_{\bar{\chi}}$ – стандартная ошибка среднего

Note: $\bar{\chi}$ – mean value; $s_{\bar{\chi}}$ – standard error of the mean

Таблица 3. **Гидротермические показатели и средние по выборке данные продолжительности вегетационного периода, продуктивности и урожайности гороха за три года репродукции на Адлерской опытной станции ВИР**

Table 3. **Hydrothermal indicators, and mean sample data for the duration of the growing season, productivity, and yield of pea accessions across the three years of their reproduction at Adler Experiment Station of VIR**

Годы / Years	Сумма осадков, мм / Total precipitation, mm	Сумма активных температур, °С / Sum of active temperatures, °C	Гидротермический коэффициент (ГТК) / Hydrothermal coefficient (HTC)	Период «всходы – созревание», сут. / Period from sprouting to maturation, days	Масса семян с растения, г / Seed weight per plant, g	Урожайность, г/м^2 / Yield, g/m^2
2020	166	1378	1,2	89,0 ± 0,2	14,0 ± 0,3	127,3 ± 3,1
2021	398	1343	3,0	84,8 ± 0,2	15,1 ± 0,3	145,8 ± 3,1
2022	173	1239	1,4	63,1 ± 0,3	6,3 ± 0,2	32,6 ± 1,1
Коэффициент вариации по годам, % / Coefficient of variation by year, %	53,7	5,5	52,9	17,6	40,6	59,6

сти, урожайность зависела от условий года немного больше, чем от генотипа (44,0%), а масса семян с растения – в той же степени, что и от генотипа (34,1%). Процент влияния года на остальные признаки составил: число непродуктивных узлов – 0,4%; число цветков в кисти – 2,9%; масса 1000 семян – 6,2%; крупность боба – 7,3%; число семян в бобе – 8,4%; длина стебля – 10,2%; среднее число бобов на растении – 26,7% (см. рис. 2).

Контрастность погодных условий по годам исследования привела к значительной вариабельности урожайности, коэффициент вариации средней урожайности составил 59,6% (табл. 3).

Структура урожайности гороха в группах разного направления использования.

По усредненным за 3 года (2020–2022 гг.) значениям изучены закономерности формирования урожайности гороха (табл. 4), которая была положительно связана

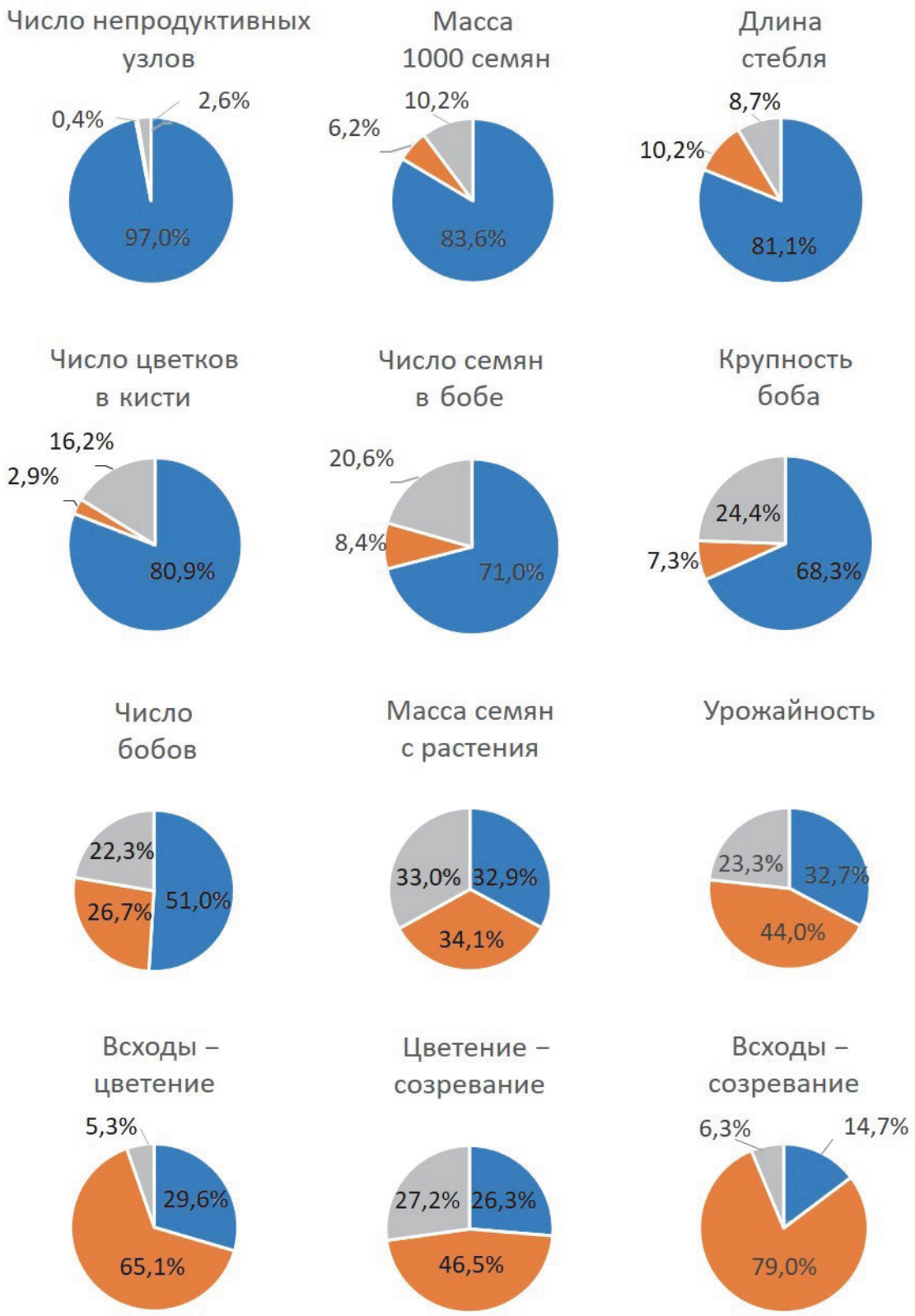


Рис. 2. Доля (%) влияния генотипа и среды на хозяйственно ценные признаки гороха на Адлерской опытной станции ВИР в 2020–2022 гг. (показатели расположены в порядке убывания роли генотипа). Обозначения: синий – процент влияния генотипа, оранжевый – среды, серый – иные факторы

Fig. 2. Effect size (%) of the influence of the genotype and environment on useful agronomic characters in peas at Adler Experiment Station of VIR, 2020–2022 (indicators are arranged in descending order for the genotype's effect). Designations: blue is the genotype's effect size percentage, orange is that of the environment, and gray denotes other random impacts

Таблица 4. **Коэффициенты корреляции признаков сортов гороха разных направлений использования**
(Адлерская опытная станция ВИР, 2020–2022 гг.)

Table 4. **Correlation coefficients for agronomic characters in pea cultivars of different uses**
(Adler Experiment Station of VIR, 2020–2022)

Показатель / Character	Урожайность / yield	Масса семян с растения / Seed weight per plant	Среднее число бобов на растении / Average number of pods per plant	Масса 1000 семян / 1000-seed weight	Средняя длина стебля / Average stem length	Число цветков в кисти / Number of flowers per raceme	Крупность боба / Pod size	Максимальное число семян в бобе / Maximum number of seeds per pod	Число непродуктивных узлов / Number of nonproductive nodes	Всходы – цветение / Sprouting to flowering	Цветение – созревание / Flowering to maturation	Всходы – созревание / Sprouting to maturation
Зерновой горох / Dry pea												
Урожайность		0,67*	0,27	0,46	–0,04	0,22	0,40	0,35	–0,04	–0,21	–0,17	–0,31
Масса семян с 1 растения	0,67*		0,31	0,43	–0,08	0,10	0,38	0,36	–0,19	–0,24	–0,14	–0,33
Среднее число бобов на растении	0,27	0,31		–0,10	0,16	0,19	0,02	0,15	0,10	0,12	–0,12	0,02
Масса 1000 семян	0,46	0,43	–0,10		–0,35	0,17	0,30	–0,04	–0,26	–0,45	0,01	–0,39
Средняя длина стебля	–0,04	–0,08	0,16	–0,35		–0,13	–0,11	–0,03	0,57	0,38	0,13	0,44
Число цветков в кисти	0,22	0,10	0,19	0,17	–0,13		0,03	–0,04	0,21	0,14	–0,04	0,10
Крупность боба	0,41	0,38	0,02	0,30	–0,11	0,03		0,60	–0,08	–0,14	–0,17	–0,26
Максимальное число семян в бобе	0,35	0,36	0,15	–0,04	–0,03	–0,04	0,60		0,01	0,02	-0,16	–0,10
Число непродуктивных узлов	–0,04	–0,19	0,10	-0,26	0,57	0,21	–0,08	0,01		0,60	0,00	0,54
Всходы – цветение	–0,21	–0,24	0,12	–0,45	0,38	0,14	–0,14	0,02	0,60		–0,28	0,67
Цветение – созревание	–0,17	–0,14	–0,12	0,01	0,13	–0,04	–0,17	–0,16	0,00	–0,28		0,53
Всходы – созревание	–0,31	–0,33	0,02	–0,39	0,44	0,10	–0,26	–0,10	0,54	0,67	0,53	
Овощной горох / Garden pea												
Урожайность		0,63	0,29	0,24	0,52	0,09	0,39	0,40	0,40	0,23	0,04	0,22
Масса семян с 1 растения	0,63		0,70	0,25	0,51	0,04	0,27	0,19	0,34	0,33	0,12	0,35
Среднее число бобов на растении	0,29	0,70		–0,01	0,32	0,16	–0,04	0,03	0,26	0,34	0,08	0,34
Масса 1000 семян	0,24	0,25	–0,01		0,37	–0,18	0,38	–0,19	0,17	0,10	0,21	0,20

Таблица 4. Продолжение
Table 4. Continued

Показатель / Character	Урожайность / yield	Масса семян с растения / Seed weight per plant	Среднее число бобов на растении / Average number of pods per plant	Масса 1000 семян / 1000-seed weight	Средняя длина стебля / Average stem length	Число цветков в кисти / Number of flowers per raceme	Крупность боба / Pod size	Максимальное число семян в бобе / Maximum number of seeds per pod	Число непродуктивных узлов / Number of nonproductive nodes	Всходы – цветение / Sprouting to flowering	Цветение – созревание / Flowering to maturation	Всходы – созревание / Sprouting to maturation
Средняя длина стебля	0,52	0,51	0,32	0,37		0,03	0,27	0,13	0,44	0,30	0,22	0,38
Число цветков в кисти	0,09	0,04	0,16	–0,18	0,03		0,05	0,18	0,18	0,03	0,08	0,08
Крупность боба	0,39	0,27	–0,04	0,38	0,27	0,05		0,58	0,06	0,00	0,11	0,06
Максимальное число семян в бобе	0,40	0,19	0,03	–0,19	0,13	0,18	0,58		0,03	0,02	0,00	0,02
Число непродуктивных узлов	0,40	0,34	0,26	0,17	0,44	0,18	0,06	0,03		0,64	–0,07	0,51
Всходы – цветение	0,23	0,33	0,34	0,10	0,30	0,03	0,00	0,02	0,64		–0,07	0,82
Цветение – созревание	0,04	0,12	0,08	0,21	0,22	0,08	0,11	0,00	–0,07	–0,07		0,52
Всходы – созревание	0,22	0,35	0,34	0,20	0,38	0,08	0,06	0,02	0,51	0,82	0,52	
Кормовой горох (пелюшка) / Forage pea												
Урожайность		0,89	0,35	0,52	0,29	0,10	0,59	0,37	0,07	–0,33	0,11	–0,26
Масса семян с 1 растения	0,89		0,31	0,58	0,30	0,09	0,62	0,33	0,04	–0,33	0,22	–0,19
Среднее число бобов на растении	0,35	0,31		–0,13	0,32	0,12	–0,03	0,02	0,22	0,00	0,07	0,06
Масса 1000 семян	0,52	0,58	–0,13		0,12	0,12	0,76	0,04	–0,08	–0,45	0,25	–0,30
Средняя длина стебля	0,29	0,30	0,32	0,12		0,17	0,24	–0,03	0,54	0,04	0,32	0,29
Число цветков в кисти	0,10	0,09	0,12	0,12	0,17		0,08	–0,12	0,20	–0,06	0,18	0,08
Крупность боба	0,59	0,62	–0,03	0,76	0,24	0,08		0,33	0,01	–0,31	0,11	–0,25
Максимальное число семян в бобе	0,37	0,33	0,02	0,04	–0,03	–0,12	0,33		–0,12	–0,13	–0,16	–0,26
Число непродуктивных узлов	0,07	0,04	0,22	–0,08	0,54	0,20	0,01	–0,12		0,39	0,10	0,49
Всходы – цветение	–0,33	–0,33	0,00	–0,45	0,04	–0,06	–0,31	–0,13	0,39		–0,46	0,73

Таблица 4. Окончание
Table 4. The end

Показатель / Character	Урожайность / yield	Масса семян с растения / Seed weight per plant	Среднее число бобов на растении / Average number of pods per plant	Масса 1000 семян / 1000-seed weight	Средняя длина стебля / Average stem length	Число цветков в кисти / Number of flowers per raceme	Крупность боба / Pod size	Максимальное число семян в бобе / Maximum number of seeds per pod	Число непродуктивных узлов / Number of nonproductive nodes	Всходы – цветение / Sprouting to flowering	Цветение – созревание / Flowering to maturation	Всходы – созревание / Sprouting to maturation
Цветение – созревание	0,11	0,22	0,07	0,25	0,32	0,18	0,11	–0,16	0,10	–0,46		0,27
Всходы – созревание	–0,26	–0,19	0,06	–0,30	0,29	0,08	–0,25	–0,26	0,49	0,73	0,27	
453 образца гороха разных направлений использования / 453 pea accessions of different directions of using												
Урожайность		0,76	0,34	0,49	0,13	0,22	0,42	0,26	0,07	–0,19	0,00	–0,19
Масса семян с 1 растения	0,76		0,42	0,50	0,11	0,14	0,46	0,26	–0,02	–0,19	0,09	–0,13
Среднее число бобов на растении	0,34	0,42		–0,05	0,25	0,18	–0,06	0,01	0,20	0,13	0,00	0,13
Масса 1000 семян	0,49	0,50	–0,05		–0,13	0,16	0,57	–0,05	–0,18	–0,41	0,17	–0,30
Средняя длина стебля	0,13	0,11	0,25	–0,13		–0,08	–0,11	–0,09	0,66	0,42	0,15	0,52
Число цветков в кисти	0,22	0,14	0,18	0,16	–0,08		0,08	–0,04	0,10	–0,06	0,07	–0,01
Крупность боба	0,42	0,46	–0,06	0,57	–0,11	0,08		0,47	–0,19	–0,34	0,05	–0,31
Максимальное число семян в бобе	0,26	0,26	0,01	–0,05	–0,09	–0,04	0,47		–0,12	–0,10	–0,11	–0,17
Число непродуктивных узлов	0,07	–0,02	0,20	–0,18	0,66	0,10	–0,19	–0,12		0,60	0,01	0,60
Всходы – цветение	–0,19	–0,19	0,13	–0,41	0,42	–0,06	–0,34	–0,10	0,60		–0,31	0,79
Цветение – созревание	0,00	0,09	0,00	0,17	0,15	0,07	0,05	–0,11	0,01	–0,31		0,34
Всходы – созревание	–0,19	–0,13	0,13	–0,30	0,52	–0,01	–0,31	–0,17	0,60	0,79	0,34	

Примечание: * на 5-процентном уровне значимы: для зернового гороха (число образцов n = 176) коэффициенты по модулю больше 0,15 (│r│ > 0,15); для овощного гороха (n = 95) │r│ > 0,19; для кормового (n = 182) │r│ > 0,13

Note: the following parameters are statistically significant at the 5% level: for grain peas (number of accessions n = 176), the modulus coefficients higher than 0.15 (│r│ > 0.15); for vegetable peas (n = 95), │r│ > 0.19; for fodder peas (n = 182), │r│ > 0.13

с массой семян с растения (r = 0,76). В свою очередь, масса семян с растения имела положительную корреляцию с массой 1000 семян (r = 0,50), числом бобов на растении (r = 0,42), крупностью боба (r = 0,46). Масса 1000 семян имела прямую связь с крупностью боба (r = 0,57), но отрицательно коррелировала с периодом ВЦ (r = –0,41).

Число бобов на растении имело слабую связь с длиной стебля (r = 0,25). Крупность боба отрицательно связана с периодом ВЦ (r = –0,34); длина стебля – положительно с периодом ВС (r = 0,52) и ВЦ (r = 0,42). Продолжительность вегетации больше зависела от продолжительности периода ВЦ (r = 0,79), чем ЦС (r = 0,34). Число непродуктивных узлов коррелировало с длиной стебля (r = 0,66), а также с продолжительностью периодов ВЦ и ВС. Число цветков в кисти имело слабые (r < 0,30) корреляции со всеми признаками.

Ранее нами было показано, что генотипы гороха разных направлений использования характеризуются существенными различиями по ряду морфологических и агрономических признаков (Semenova et al., 2022), определяющих в том числе структуру семенной продуктивности. Поэтому формирование этого показателя проанализировали для трех направлений использования по отдельности. В данной выборке образцы трех направлений использования достоверно (p < 0,001) различались по всем показателям, кроме продолжительности периода ЦС (p = 0,467). Поскольку для всех типов была характерна наибольшая связь урожайности с массой семян с растения (коэффициент корреляции варьировал от r = 0,63 до r = 0,89), проанализировали закономерности формирования массы семян с растения.

У **зернового гороха** (см. табл. 4) масса семян с растения формировалась в первую очередь за счет массы 1000 семян (r = 0,43), крупности боба (r = 0,38) и числа семян в бобе (r = 0,36). Менее влияло число бобов на растении (r = 0,31). Длина растения была связана с продолжительностью периодов ВС (r = 0,44) и ВЦ (r = 0,38) и числом непродуктивных узлов (r = 0,57). Продолжительность периода ЦС и число цветков в кисти слабо влияли на урожайность.

Овощной горох (см. табл. 4): масса семян с растения была связана с числом бобов на растении (r = 0,70), длиной стебля (r = 0,51), продолжительностью периодов ВС (r = 0,35) и ВЦ (r = 0,33). Масса 1000 семян была слабо связана с периодом ЦС (r = 0,21), крупностью боба (r = 0,38) и незначительно влияла на продуктивность растения (r = 0,25). Число цветков в кисти было независимо от других показателей.

Кормовой горох (пелюшка) (см. табл. 4) ближе к зерновому гороху по схеме формирования урожайности: масса семян с растения больше у образцов с более крупными бобами (r = 0,62) и массой 1000 семян (r = 0,58), но влияли также и число бобов на растении (r = 0,31), и продолжительность периода ЦС (r = 0,22). Относительно независим был блок признаков, связанных с длиной стебля, числом непродуктивных узлов и продолжительностью вегетации.

Поскольку ключевой задачей оценки коллекции является поиск источников ценных признаков, выявлены образцы с наибольшей урожайностью (табл. 5). Эти образцы достоверно отличались (по критерию Тьюки) только от наименее урожайных образцов из-за большой межгодовой вариабельности урожайности. Их урожайность составила 186,2–227,8 г/м^2. Все высокоурожайные образцы (см. табл. 5) характеризовались нестабильностью этого признака: коэффициент вариации урожайности был выше 36,3%, b_i > 1,5. Наблюдалась тенденция к большей стабильности группы высокоурожайных пелюшек (1,5 < b_i < 1,9) по сравнению со стабильностью высокоурожайных зерновых образцов (1,8 < b_i < 2,6).

Образцы с коэффициентом вариации урожайности менее 30% представлены в таблице 6. Высокой средней урожайностью (выше 150 г/м^2) выделились зерновые сорта: ‘Кабан’ (к-9682, РФ, Татарстан) – 167,6 г/м^2; ‘Дударь’ (к-10340, РФ, Воронежская обл.) – 150,2 г/м^2; ‘Крепыш’ (к-9725, РФ, Тюменская обл.) – 145,5 г/м^2 и пелюшки: (к-8766, РФ, Ленинградская обл.) – 177,4 г/м^2; ‘Богарный 126’ (к-9940, Таджикистан) – 172,0 г/м^2. При этом сорт пелюшки ‘Сахарный Кормовой’ (к-8766) был стабилен и по Эберхарту и Расселу (b_i = 1). Сорта зернового гороха ‘Кабан’ (к-9682) и ‘Дударь’ (к-10340) также были близки к стабильным генотипам по Эберхарту и Расселу (b_i = 0,8 и b_i = 0,9 соответственно). Эти три образца способны давать стабильные урожаи в условиях Адлерской ОС ВИР.

Таким образом, потенциально высокоурожайные сорта гороха с урожайностью выше 180 г/м^2 в условиях Адлерской ОС ВИР дают нестабильные урожаи. Однако удалось выявить сорта со стабильной урожайностью выше 150 г/м^2: это сорт пелюшки ‘Сахарный Кормовой’ (к-8766), сорта зернового гороха ‘Кабан’ (к-9682) и ‘Дударь’ (к-10340).

Обсуждение

Как известно, семенная продуктивность растения – один из важнейших признаков в структуре урожайности гороха и вместе с массой 1000 семян определяет индивидуальную продуктивность растений. Этот признак характеризуется как один из наиболее изменчивых у сельскохозяйственных культур, в том числе у гороха, и зависит от условий среды. В нашем опыте влияние среды на массу семян с растения составило в среднем по выборке 34,1%, на урожайность – 44,0%, то есть в обоих случаях было больше, чем детерминирование генотипом (32,9% и 32,7% соответственно). Максимальное влияние среды проявилось на фенологию гороха – на продолжительность периодов ВС – 79,0% и ВЦ – 65,1%. Для остальных признаков оно было менее 50%.

Поскольку образцы в течение трех лет выращивали в одних и тех же почвенно-климатических условиях, на одном сравнительно однородном по почвенному составу поле и с использованием одинаковых агротехнических приемов, основным фактором этого варьирования мы считаем агроклиматические переменные, а именно температуру воздуха и осадки.

Сумма активных температур для наиболее распространенных в РФ сортов гороха составляет за вегетацию 1200...1600°C (Mishchenko, 2009). Есть данные, что в целом для генофонда гороха верхняя граница этого показателя достигает 2790°C (Ayupov et al., 2019). Такая широкая амплитуда, на наш взгляд, отражает не столько требования культуры, сколько свидетельствует о ее высокой пластичности. К примеру, абиссинский горох, который «с успехом идет до полярного круга, хорошо произрастая также в степных условиях» (Vavilov, 1962, p. 485), в Эфиопии и в южных степях РФ за вегетацию набирает сумму активных температур в 1,5–2 раза большую, чем на севере РФ.

На сорте ‘Капитал’ (к-1692) показано, что при разнице в продолжительности вегетационного периода всего в пять дней на севере эта сумма была равна 1352°C, а на

Таблица 5. Наиболее урожайные образцы гороха, выявленные при изучении коллекции на Адлерской опытной станции ВИР, 2020–2022 гг.
Table 5. The most high-yielding pea accessions identified during the study of the collection at Adler Experiment Station of VIR, 2020–2022

№ по каталогу ВИР	Название	Происхождение	Урожайность, г/м²				Показатели стабильности			
			2020 г.	2021 г.	2022 г.	Средняя	s_x	V	b_i	s_i^2
Зерновой горох / Dry pea										
9826	Лump	Чехия	345,6	270,6	67,2	227,8	117,6	51,6	2,2	6726,1
8730	Линия 1673-89	РФ, Московская обл.	219,0	373,2	40,8	211,0	135,8	64,4	2,6	5843,7
8729	Линия 1678-89	РФ, Московская обл.	205,2	342,6	82,8	210,2	106,1	50,5	2,0	5268,4
9846	Багри 722/15	РФ, Орловская обл.	267,0	274,2	67,2	202,8	95,9	47,3	1,9	397,8
9845	Агра-769/7	РФ, Орловская обл.	270,6	261,6	56,4	196,2	98,9	50,4	2,0	1026,8
9805	Расул	РФ, Ульяновская обл.	210,6	291,0	73,2	191,6	89,9	46,9	1,8	1183,0
9890	Рас-678/7	РФ, Орловская обл.	296,4	249,6	16,8	187,6	122,3	65,2	2,3	4118,8
9888	Рас-305/13	РФ, Орловская обл.	249,0	298,8	21,0	189,6	121,0	63,8	2,4	14,1
8727	Линия 1670-89	РФ, Московская обл.	193,8	316,8	48,0	186,2	109,9	59,0	2,1	3663,6
Овощной горох / Garden pea										
10196	Bajka	Венгрия	235,8	298,2	73,2	202,4	94,9	46,9	1,9	392,9
Кормовой горох (пелюшка) / Forage pea										
8862	Агат	Белоруссия	238,8	297,6	110,4	215,6	78,2	36,3	1,6	472,1
9931	Ht 9616 HTD 5034	Польша	223,8	303,6	73,8	200,4	95,3	47,5	1,9	1054,0
9830	Ina	Чехия	237,0	262,8	86,4	195,4	77,8	39,8	1,6	4,2
9829	Dora	Чехия	272,4	240,6	72,0	195,0	88,0	45,1	1,7	2014,8
9828	Algera	Чехия	309,6	184,2	73,8	189,2	96,3	50,9	1,5	11863,5
Средняя урожайность 453 образцов			127,3	145,8	32,6	102,0	60,8	59,6	1,0	0,0

Примечание: s_x – стандартное отклонение; V – коэффициент вариации; b_i – коэффициент регрессии урожайности на условия среды по S. A. Eberhart и W. A. Russell (1966); s_i^2 – стандартное отклонение урожайности от линии регрессии на условия среды по S. A. Eberhart и W. A. Russell (1966)

Note: s_x – standard deviation; V – coefficient of variation; b_i – regression coefficient for yield versus environmental conditions, according S. A. Eberhart and W. A. Russell (1966); s_i^2 – standard deviation from the regression line for yield versus environmental conditions, according S. A. Eberhart and W. A. Russell (1966)

Таблица 6. Наиболее стабильные образцы гороха по коэффициенту вариации урожайности (Адлерская опытная станция ВИР, 2020–2022 гг.)

Table 6. The most stable pea accessions according to the coefficient of yield variation (Adler Experiment Station of VIR, 2020–2022)

№ по каталогу ВИР	Название образца	Происхождение	Урожайность, г/м²				Показатели стабильности*			
			2020 г.	2021 г.	2022 г.	Средняя	s_x	V	b_i	s_i^2
Зерновой горох / Dry pea										
9682	‘Кабан’	РФ, Татарстан	171,0	219,6	112,2	167,6	43,9	26,2	0,8	565,0
10340	‘Дударь’	РФ, Воронежская обл.	181,2	180,0	89,4	150,2	43,0	28,6	0,9	144,9
9725	‘Крепыш’	РФ, Тюменская обл.	194,4	151,8	90,0	145,4	42,8	29,5	0,7	1598,8
9950	Chlorotica	Швеция	94,8	169,8	93,0	119,2	35,8	30,0	0,5	2266,1
10462	Местный	Эквадор	67,8	96,6	51,0	71,8	18,8	26,2	0,3	265,8
Овощной горох / Garden pea										
9765	86-12	США	93,0	109,8	57,6	86,8	21,8	25,1	0,4	40,5
10501	Fruehe Harzerin	Германия	88,8	91,2	48,0	76,0	19,8	26,1	0,4	12,1
10294	96-14	США	69,0	80,4	38,4	62,6	17,8	28,3	0,4	12,3
9677	Helka × FR656	США	42,6	64,2	34,8	47,2	12,4	26,3	0,2	164,2
10499	‘Progress 9’	США	37,2	51,0	28,8	39,0	9,2	23,5	0,2	60,3
Кормовой горох (пелюшка) / Forage pea										
8766	‘Сахарный кормовой’	РФ, Ленинградская обл.	190,8	232,2	109,2	177,4	51,1	28,8	1,0	268,3
9940	‘Богарный 126’	Таджикистан	152,4	225,6	138,0	172,0	38,3	22,3	0,6	2016,8
8754	‘Kirke’	Эстония	134,4	180,6	83,4	132,8	39,7	29,9	0,8	538,1
10064	Acc-806	Сирия	131,4	123,0	63,0	105,8	30,5	28,8	0,6	189,2
10218	Acc-85	Сирия	93,0	130,2	69,6	97,6	25,0	25,6	0,4	434,6
10376	M-93-211	РФ, Вологодская обл.	106,8	126,0	66,0	99,6	25,0	25,1	0,5	52,3
10458	g.0000583	Китай	75,6	110,4	56,4	80,8	22,3	27,7	0,4	393,3
10471	б/н	Китай	26,4	34,8	28,2	29,8	3,6	12,1	0,1	31,1

Примечание: s_x – стандартное отклонение; V – коэффициент вариации; b_i – коэффициент регрессии урожайности на условия среды по S. A. Eberhart и W. A. Russell (1966); s_i^2 – стандартное отклонение урожайности от линии регрессии на условия среды по S. A. Eberhart и W. A. Russell (1966)

Note: s_x – standard deviation; V – coefficient of variation; b_i – regression coefficient for yield versus environmental conditions, according S. A. Eberhart and W. A. Russell (1966); s_i^2 – standard deviation from the regression line for yield versus environmental conditions, according S. A. Eberhart and W. A. Russell (1966)

юге – 1909°C (Makasheva, 1973). То есть для данного генотипа для созревания достаточно суммы температур гораздо меньшей, чем он получает на юге. Но генотипически заданная продолжительность вегетационного периода приходится здесь на более высокие среднесуточные температуры, поэтому набираемая сумма активных температур значительно выше.

Известно, что оптимальная температура в период формирования вегетативных органов гороха – 12–16°C. Наиболее благоприятная температура для формирования генеративных органов – 16–20°C, для развития бобов и налива семян – 16–22°C. При температуре выше 25°C прорастание и процесс роста замедляются, а после 35°C приостанавливаются (Stepanov, 1963).

В рамках нашего исследования температурные условия для вегетативного роста (период ВЦ) были благоприятными: в 2020 г. – 12–17°C (средняя – 14°C), в 2021 г. – 10–15°C (средняя – 12,6°C), в 2022 г – 15–22°C (средняя – 18,4°C). При этом в период ВЦ в 2022 г. выпало мало осадков – 55 мм, в то время как в 2020 и 2021 г. – 104 и 220 мм соответственно. Оптимальные условия создались в 2020 г.

Формирование бобов (ЦС) в 2020 г. происходило при температурах 16–24°C (средняя – 19,2°C), в 2021 г. – 15–22°C (средняя – 19,2°C), в 2022 г. – 22–23°C (средняя – 22,5°C). Соответствующие суммы осадков – 166, 398, 173 мм. В первые два года температурный режим можно определить как оптимальный, однако в 2020 г. в этот период выпало мало осадков, а в 2021 г. количество осадков в этот период было самым большим за годы изучения. Поскольку наибольшие урожайность и продуктивность растений наблюдались в 2021 г., можно считать гидротермические факторы этого года во время вегетации гороха благоприятными. В этот год наблюдался самый высокий ГТК – 3, что по системе Г. Т. Селянинова считается характерным для зон избыточного увлажнения (ГТК > 1,3). Следует отметить, что судя по значениям ГТК в годы нашего эксперимента и по многолетним данным, ГТК характеризует район Адлера как зону обеспеченного увлажнения (ГТК = 1,0–1,3) (Selyaninov, 1928). Положительная корреляция урожайности с ГТК Селянинова и осадками отмечена также в масштабном исследовании производства гороха в 5 районах Ростовской области в течение 13 лет на всех анализируемых участках (Gaevaya, Vasilchenko, 2016). Авторы пришли к заключению, что уровень влажности, соответствующий значению ГТК 1,23, вероятно, в целом достаточен для вегетации гороха.

В 2022 г. формирование бобов и налив семян (период ЦС) в нашем исследовании проходили при сравнительно повышенной температуре – среднесуточные 22,5°C – и большом количестве осадков – более 118 мм. ГТК для этого периода равнялся 1,9. Однако критически высоких температур (выше 26–28°C) на протяжении нескольких дней не наблюдалось, то есть воздействия на растения теплового стресса не было. Поэтому решающим фактором для низкой семенной продуктивности в 2022 г. следует считать избыточные осадки: обильные дожди в марте и апреле, что задержало посев на 50 сут. по сравнению с 2020 г., и в июле во время налива и созревания семян, что всегда критично для многих зернобобовых культур (Gataulina, Nikitina, 2024). Поздний посев также всегда негативно влияет на продуктивность зернобобовых культур, что диктует необходимость, особенно в южных регионах, при возможности сдвигать сроки посева гороха на более ранние сроки. Это позволяет избегать негативного влияния высоких температур во время вегетации (Gudko et al., 2024).

В предыдущем анализе результатов полевого фенотипирования гороха на Адлерской ОС ВИР (Semenova et al., 2022) определены основные отличительные признаки, по которым три группы направлений использования гороха достоверно отличались друг от друга. В данной работе акцент был сделан на признаки, в большей степени связанные с семенной продуктивностью растений. Показано, что у гороха разных направлений использования эти признаки различаются. Наиболее близки в этом отношении зерновой и кормовой горох, у овощного гороха схема формирования продуктивности отлична от этих групп. Это, в частности, выражается в том, что масса 1000 семян у овощного гороха незначительно влияет на семенную продуктивность растения по сравнению с зерновым и кормовым горохом.

Заключение

В течение трех лет исследования (2020–2022) 453 образцов коллекции гороха ВИР в условиях влажного субтропического климата на Адлерской ОС ВИР урожайность в значительной степени, в среднем на 44,0%, определялась условиями года, при этом влияние генотипа составило 32,7%, а семенная продуктивность определялась генотипом и средой в равной степени (34,1%). Максимальное влияние среды проявилось на продолжительности периода «всходы – цветение» (65,1%) и вегетационного периода в целом (79,0%), для остальных признаков оно было менее 50%. Растения гороха разных направлений использования по-разному формировали урожайность. У образцов зернового гороха и пелюшки, характеризующихся большим количеством бобов на растении, урожайность в первую очередь зависела от способности формировать более крупный боб, а у овощного, имеющего крупные бобы, от способности формировать большое число бобов. Определены группы как наиболее продуктивных, так и наиболее стабильных образцов всех направлений использования. Наблюдается тенденция к большей стабильности группы высокоурожайных кормовых сортов ($1,5 < b_i < 1,9$) по сравнению со стабильностью высокоурожайных зерновых ($1,8 < b_i < 2,6$).

Выявлены погодные факторы, влияющие на значительное варьирование урожайности образцов по годам.

References / Литература

Ayupov D.S., Davletov F.A., Asylbaev I.G., Kuznetsov I.Y., Akhmadullina I.I., Dmitriev A.M. et al. Selection of high-yielding, high-tech varieties of field pea (*Pisum sativum* L.). *Legume Research*. 2019;42(5):615-619. DOI: 10.18805/LR-474

Bueckert R.A., Wagenhoffer S., Hnatowich G., Warkentin T.D. Effect of heat and precipitation on pea yield and reproductive performance in the field. *Canadian Journal of Plant Science*. 2015;95(4):629-639. DOI: 10.4141/CJPS-2014-342

Eberhart S.A., Russell W.A. Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science*. 1966;6(1):36-40. DOI: 10.2135/cropsci1966.0011183X000600010011x

Gaevaya E.A., Vasilchenko A.P. Pea productivity depending on weather conditions of Rostov region. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2016;30(2):32-34. [in Russian] (Гаевая Э.А., Васильченко А.П. Урожайность гороха в зависимости от погодных условий Ростовской обла-

сти. *Достижения науки и техники АПК*. 2016;30(2):32-34).

Gataulina G.G., Nikitina S.S. Leguminous crops: a systematic approach to the analysis of growth, development, and crop formation (Zernobobovye kultury: sistemny podkhod k analizu rosta, razvitiya i formirovaniya urozhaya). Moscow: INFRA-M; 2024. [in Russian] (Гатаулина Г.Г., Никитина С.С. Зернобобовые культуры: системный подход к анализу роста, развития и формирования урожая. Москва: ИНФРА-М; 2024).

Govorov L.I. *Pisum L.* – Pea (Gorokh). In: N.A. Bazilevskaya, E.I. Barulina (eds). *Cultivated Flora of the USSR. Vol. IV. Grain Legumes* (*Zernovye bobovye*). Moscow; 1937. p.229-336. [in Russian] (Говоров Л.И. *Pisum L.* – Горох. В кн.: *Культурная флора СССР. Т. IV. Зерновые* бобовые / под ред. Н.А. Базилевской, Е.И. Барулиной. Москва; 1937. С.229-336).

Gudko V., Usatov A., Minkina T., Duplii N., Azarin K., Tatarinova T.V. et al. Dependence of the pea grain yield on climatic factors under semi-arid conditions. *Agronomy*. 2024;14(1):133. DOI: 10.3390/agronomy14010133

Lamichaney A., Parihar A.K., Hazra K.K., Dixit G.P., Katiyar P.K., Singh D. et al. Untangling the influence of heat stress on crop phenology, seed set, seed weight, and germination in field pea (*Pisum sativum* L.). *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:635868. DOI: 10.3389/fpls.2021.635868

Larmure A., Munier-Jolain N.G. High temperatures during the seed-filling period decrease seed nitrogen amount in pea (*Pisum sativum* L.): Evidence for a sink limitation. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1608. DOI: 10.3389/fpls.2019.01608

Makasheva R., Belekhova K., Kornejchuk V., Lehmann Chr., Pavelkova A. The international COMECON list of descriptors for the genus *Pisum* L. Leningrad: VIR; 1986. [in Russian] (Макашева Р., Белехова К., Корнейчук В., Леманн Х., Павелкова А. Международный классификатор СЭВ рода *Pisum* L. Ленинград: ВИР; 1986).

Makasheva R.Kh. Pea (Gorokh). Leningrad: Kolos; 1973. [in Russian] (Макашева Р.Х. Горох. Ленинград: Колос; 1973).

Mishchenko Z.A. Agricultural climatology (Agroklimatologiya). Kyiv: KNT; 2009. [in Russian] (Мищенко З.А. Агроклиматология. Киев: КНТ, 2009).

Mohapatra C., Chand R., Tiwari J.K., Singh A.K. Effect of heat stress during flowering and pod formation in pea (*Pisum sativum* L.). *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2020;26(6):1119-1125. DOI: 10.1007/s12298-020-00803-4

Prasad P.V.V., Bheemanahalli R., Jagadish S.V.K. Field crops and the fear of heat stress – Opportunities, challenges and future directions. *Field Crops Research*. 2017;200:114-121. DOI: 10.1016/j.fcr.2016.09.024

PROyugAgro. Kuban plans to collect a record pea harvest in 2023 (Kuban planiruyet sobrat rekordny urozhay gorokha v 2023 g.). RBC; July 25, 2023. [in Russian] (PROюгАгро. Кубань планирует собрать рекордный урожай гороха в 2023 г. РБК; 25.07.2023). URL: https://kuban.rbc.ru/krasnodar/freenews/64bf921b9a794720c4a91fcb [дата обращения: 05.03.2024].

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

Semenova E.V., Boyko A.P., Novikova L.Y., Vishnyakova M.A. Phenotypic traits differentiating the genetic resources of pea (*Pisum sativum* L.) by the type of use. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(7):599-608. [in Russian] (Семенова Е.В., Бойко А.П., Новикова Л.Ю., Вишнякова М.А. Фенологические признаки, определяющие дифференциацию генофонда гороха (*Pisum sativum* L.) по направлениям использования. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2022;26(7):599-608). DOI: 10.18699/VJGB-22-74

Stepanov V.N. About some features of the biology of peas, beans, and spring vetch in connection with breeding for earliness (O nekotorykh osobennostyakh biologii gorokha, bobov i yarovoy viki v svyazi s selektsiyey na skorospelost). In: *Novelties in the Pea, Bean and Spring Vetch Breeding Methods (Novoye v metodakh selektsii kormovykh bobov, gorokha i viki)*. Moscow; 1963. p.17-31. [in Russian] (Степанов В.Н. О некоторых особенностях биологии гороха, бобов и яровой вики в связи с селекцией на скороспелость. В кн.: *Новое в методах селекции кормовых бобов, гороха и вики*. Москва; 1963. С.17-31).

Vavilov N.I. World plant resources and their use in breeding (Mirovye rastitelnye resursy i ikh ispolzovaniye v selektsii). In: *N.I. Vavilov. Selected works. Vol. 3* (*N.I. Vavilov. Izbrannye trudy. T. 3*). Moscow; Leningrad: Nauka; 1962. p.474-491. [in Russian] (Вавилов Н.И. Мировые растительные ресурсы и их использование в селекции. В кн.: *Вавилов Н.И. Избранные труды. Т. 3*. Москва; Ленинград: Наука; 1962. С.474-491).

Vishniyakova M.A., Seferova I.V., Buravtseva T.V., Burlyaeva M.O., Semenova E.V., Filipenko G.I., Aleksandrova T.G., Egorova G.P., Yankov I.I., Bulyntsev S.V., Gerasimova T.V., Drugova E.V. VIR global collection of grain legume crop genetic resources: replenishment, conservation and studying. Guidelines. St. Petersburg: VIR; 2018. [in Russian] (Вишнякова М.А., Сеферова И.В., Буравцева Т.В., Бурляева М.О., Семенова Е.В., Филипенко Г.И., Александрова Т.Г., Егорова Г.П., Яньков И.И., Булынцев С.В., Герасимова Т.В., Другова Е.В. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых ВИР: пополнение, сохранение и изучение. Методические указания. Санкт-Петербург: ВИР; 2018). DOI: 10.30901/978-5-905954-79-5

Информация об авторах

Елена Викторовна Семенова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.semenova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-2637-1091

Любовь Юрьевна Новикова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующая отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, l.novikova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-4051-3671

Александр Петрович Бойко, доктор сельскохозяйственных наук, директор, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Адлерская опытная станция – филиал ВИР, 353340 Россия, Сочи, ул. Ленина, 95, aos.vir@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-1510-8546

Маргарита Афанасьевна Вишнякова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, заведующая отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, m.vishnyakova.vir@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-2808-7745

Information about the authors

Elena V. Semenova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.semenova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-2637-1091

Liubov Yu. Novikova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Head of a Department, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, l.novikova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-4051-3671

Alexander P. Boyko, Dr. Sci. (Agriculture), Director, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Adler Experiment Station – branch of VIR, 95 Lenina St., Sochi 354340, Russia, aos.vir@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-1510-8546

Margarita A. Vishnyakova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Head of a Department, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, m.vishnyakova.vir@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-2808-7745

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

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

Статья поступила в редакцию 25.03.2024; одобрена после рецензирования 23.01.2025; принята к публикации 09.02.2025.
The article was submitted on 25.03.2024; approved after reviewing on 23.01.2025; accepted for publication on 09.02.2025.

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья
УДК 634.75.632.527
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-121-130

Сравнение компонентов зимостойкости образцов рода *Fragaria* L. с разным феноритмотипом в камере искусственного климата

А. А. Харченко, Л. Ю. Новикова

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

Автор, ответственный за переписку: Анастасия Анатольевна Харченко, akkhara47@yandex.ru

Актуальность. В условиях России перезимовка является критическим фактором для культивирования сортов земляники садовой (*Fragaria × ananassa* (Weston) Duchesne ex Rozier). В качестве источника зимостойкости могут выступать виды рода *Fragaria* L., произрастающие в азиатских регионах России с резко континентальным климатом, которые пока мало изучены и слабо вовлечены в селекцию. Цель исследования – выделение источников высокой зимостойкости у представителей рода *Fragaria* в камере искусственного климата.
Материалы и методы. Опыты по определению зимостойкости 17 образцов рода *Fragaria* проводили в камере искусственного климата в зимний период 2022/2023 и 2023/2024 г. на основе методики Всероссийского НИИ селекции плодовых культур. Исследованы три компонента зимостойкости: морозостойкость в начале зимы, способность сохранять устойчивость к морозам после оттепелей в середине и в конце зимы.
Результаты. По среднему баллу наиболее устойчивыми оказались 5 образцов из азиатской части России: 3 образца *F. mandshurica* Staudt, *F. viridis* (Duchesne) Weston и сорт 'Александра' селекции Якутского НИИ сельского хозяйства. Первые четыре имеют летнезеленый феноритмотип, то есть уходят в зиму с побуревшими листьями. Эти образцы выдерживают низкие температуры начала зимы и сохраняют устойчивость к морозам после оттепелей середины зимы, однако к концу зимы некоторые из них теряют устойчивость к морозам после оттепелей. Для этих образцов из регионов с четким сезонным ходом температуры даже кратковременное повышение температуры означает наступление весны и вызывает быстрое раззакаливание.
Заключение. Виды *F. mandshurica*, *F. viridis* могут внести ценный вклад в селекцию на повышение зимостойкости сортов земляники.

Ключевые слова: *Fragaria* L., виды, компоненты зимостойкости, камера искусственного климата, ледяная корка, летнезеленый феноритмотип

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0004 «Совершенствование подходов и методов *ex situ* сохранения идентифицированного генофонда вегетативно размножаемых культур и их диких родичей, разработка технологий их эффективного использования в селекции».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

***Для цитирования*:** Харченко А.А., Новикова Л.Ю. Сравнение компонентов зимостойкости образцов рода *Fragaria* L. с разным феноритмотипом в камере искусственного климата. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):121-130. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-121-130

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-121-130

Comparison of winter hardiness components in *Fragaria* L. accessions with different phenorhythmotypes in an artificial climate chamber

Anastasiia A. Kharchenko, Liubov Yu. Novikova

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

Corresponding author: Anastasiia A. Kharchenko, akkhara47@yandex.ru

Background. Overwintering is a critical factor for strawberry cultivation in Russia. Those *Fragaria* L. spp. that grow in the Asian regions of Russia with an extreme continental climate, which have so far been little studied and are poorly involved in breeding practice, can serve as sources of winter hardiness. The objective of the study was to identify sources of high winter hardiness among the genus *Fragaria* L. under artificial climate conditions.
Materials and methods. Experiments to assess winter hardiness in 17 *Fragaria* accessions were conducted in an artificial climate chamber in the winters of 2022/2023 and 2023/2024 according to the guidelines of the All-Russian Research Institute of Fruit Crop Breeding. Three components of winter hardiness were studied: early-winter frost resistance, the ability to maintain frost resistance after midwinter thaws, and the same ability at the end of the winter season.
Results. Five accessions from the Asian part of Russia showed the highest average scores of resistance: 3 accessions of *F. mandshurica* Staudt, one of *F. viridis* (Duchesne) Weston, and cv. 'Aleksandra' developed at the Yakut Scientific Research Institute of Agriculture. The first four had a summergreen phenorhythmotype, i.e., they entered the winter with browned leaves. Those accessions withstood the low temperatures in the early winter and remained resistant to frosts after the midwinter thaw; however, some of them lost their post-thaw frost resistance by the end of the winter. For such accessions from regions with a clear seasonal temperature course, even a brief temperature increase means the onset of spring and causes rapid unhardening.
Conclusion. The species *F. mandshurica* and *F. viridis* can make a valuable contribution to the enhancement of winter hardiness in strawberry cultivars.

***Keywords*:** *Fragaria* L., species, winter hardiness, artificial climate chamber, ice crust, summergreen phenorhythmotype

Acknowledgements: the research was performed within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0004 "Improving the approaches and methods for *ex situ* conservation of the identified genetic diversity of vegetatively propagated crops and their wild relatives, and development of technologies for their effective utilization in plant breeding"
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

***For citation*:** Kharchenko A.A., Novikova L.Yu. Comparison of winter hardiness components in *Fragaria* L. accessions with different phenorhythmotypes in an artificial climate chamber. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):121-130. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-121-130

Введение

Земляника – растение умеренных широт с мягкой зимой. Повреждение растений земляники от низких температур является одним из основных факторов снижения урожайности и качества урожая в регионах с холодной зимой (Koehler et al., 2012). В условиях России для культивируемых видов перезимовка является критическим фактором (Shokayeva, 2018). Земляника хорошо переносит зимы при наличии мощного снежного покрова (Rao et al., 2020). Основными повреждающими факторами являются низкие температуры в начале зимы, когда земляника не успела закалиться, и в конце, когда она вышла из состояния покоя и устойчивость ее резко снизилась (Zubkova, Ozherelieva, 2019; Ozherelieva et al., 2020). Увеличившиеся в последние десятилетия рост температур и нестабильность температурных условий зимы повышают риски возделывания культуры (Sønsteby, Karhu, 2005; Bakaeva, 2015; Yang et al., 2020; Menzel, 2021). В условиях Северо-Запада РФ основными факторами риска являются понижение температуры почвы на глубине 10 см ниже –8°С, небольшая (до 20 см) высота снежного покрова, высокая (выше –4°С) средняя температура зимы (Kharchenko et al., 2023). Таким образом, наиболее значимыми факторами риска для земляники в условиях Северо-Запада России в зимний период являются оттепели в середине и конце зимы, а также сильные морозы при отсутствии снежного покрова. Повышение зимостойкости является одной из основных задач селекционной программы этой культуры (Koehler et al., 2012; Kulikov et al., 2021).

Выделяются четыре основные компонента зимостойкости плодовых и ягодных культур (Rezvyakova, 2015): первый – устойчивость сорта к раннезимним морозам; второй – величина максимальной морозостойкости сорта, которую он может развить в закаленном состоянии к середине зимы; третий – способность сорта сохранять устойчивость к морозам во время оттепелей; четвертый – способность сорта иметь высокую устойчивость к возвратным морозам, которые наступают через какое-то время после оттепелей. Кроме того, как и для других зимующих культур, зимние повреждения культуры могут быть вызваны выпреванием, зимним иссушением, вымоканием, выпиранием, ледяной коркой (Rakitina, 1977; Tumanov, 1979; Tyurina, 1993).

Мировое разнообразие рода *Fragaria* L. представлено, по мнению разных авторов, 20 или 24 видами (Hummer et al., 2011; Yang et al., 2020), однако в селекции используется лишь небольшая часть генофонда, преимущественно *F. × ananassa* (Weston) Duchesne ex Rozier. На территории России произрастает 8 дикорастущих видов земляники, наибольшее таксономическое разнообразие которых сосредоточено в азиатской части. В регионах Сибири с резко континентальным климатом произрастают наиболее морозостойкие виды земляники, такие как *F. orientalis* Losinsk., *F. mandshurica* Staudt, *F. viridis* (Duchesne) Weston. Некоторые экотипы видов рода *Fragaria* из регионов с экстремально низкими зимними температурами имеют редкий для рода летнезеленый феноритмотип, то есть уходят в зиму с побуревшими листьями.

В данной работе авторы сочли целесообразным использовать систему, предложенную G. Staudt, в которой он разделил вид *F. orientalis* на два вида, предложив все гермафродитные диплоидные растения с признаками *F. orientalis*, произрастающие в Якутии, Юго-Восточной части оз. Байкал, от Монголии до Хабаровского края, а также в Хэйлунцзяне, Цзилине и Северной Корее, считать *F. mandshurica* Staudt. Тетраплоидные растения, произрастающие от Хабаровского края до Амурской обл., в Приморском крае и Хэйлунцзяне, следует относить к виду *F. orientalis* (Staudt, 2003).

Землянику относят к растениям с зимнезеленым феноритмотипом (Liston et al., 2014). Однако в роде *Fragaria* встречаются популяции отдельных видов (*F. viridis*, *F. mandshurica*), произрастающие в условиях с ярко выраженным континентальным климатом, которые проявляют признаки растений летнезеленого феноритмотипа.

Феноритмотипы – группы растений с одинаковой длительностью и сходными сроками начала и конца вегетации, а также с одинаковым направлением смен основных фенологических состояний: вегетации и покоя (Vasfilova, 2020). Феноритмотип связан с происхождением растений, с эколого-генетическими особенностями их становления и развития (Golubev, 1965).

Изучение видового разнообразия, адаптивности рода *Fragaria* активно проводится с использованием как полевых, так и лабораторных методов (Lindén et al., 2002; Zubkova et al., 2022). Камеры искусственного климата позволяют определять и разделять отдельные компоненты устойчивости образцов плодовых и ягодных культур к повреждающим зимним факторам (Zubkova et al., 2022). Кроме того, они дают возможность исследования повреждений от такого повреждающего фактора зимнего периода, как ледяная корка, которое для земляники в нашей стране еще не проводилось.

Цель исследования – выделение источников высокой зимостойкости у представителей рода *Fragaria* на основе моделирования условий зимовки в камере искусственного климата.

Материалы и методы

Исследованы 17 образцов рода *Fragaria* из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) различного эколого-географического происхождения (9 образов из Европы, 7 из Азии, один из Южной Америки), представляющих сорта, межвидовые гибриды, дикие виды (табл. 1). Образцы характеризовались разным феноритмотипом: 4 летнезеленых (Л), 13 зимнезеленых (З).

Опыты по определению зимостойкости проводили в зимний период 2022/2023 и 2023/2024 г. За основу определения морозостойкости взята методика Всероссийского научно-исследовательского института селекции плодовых культур (ВНИИСПК) (Ozherelieva et al., 2019). Для искусственного промораживания растения земляники отбирали в 5-кратной повторности по каждому компоненту зимостойкости, в сентябре растения пересаживали в отдельные горшки, с ноября образцы помещали в холодильник при температуре –2°С. Закаливание и моделирование повреждающих факторов зимнего периода проводили в климатической камере отечественного производства ПРО КТВХ-70/150-1000. В оба года исследована морозостойкость по трем компонентам:

I компонент – закаливание, промораживание при –20°С, декабрь – январь, далее этот режим будет называться «зимостойкость-I»;

II компонент – оттепель, –15°С, январь (далее – «зимостойкость-II»);

III компонент – оттепель, –15°С, февраль – март (далее – «зимостойкость-III»).

Таблица 1. **Характеристика объектов исследования**

Table 1. **Characteristics of the research material**

№ по каталогу ВИР	Вид / сорт	Фенорит-мотип*	Происхождение
49728	*Fragaria mandshurica* Staudt	Л	Россия, Забайкальский край, Алханай
49754	*F. viridis* (Duchesne) Weston	Л	Россия, Иркутская обл., Ольхонский р-н
49719	F. mandshurica	Л	Россия, Якутия, окр. Якутска
49726	F. mandshurica	Л	Россия, Амурская обл., Зейский р-н
49701	*F. vesca* L. × *F. mandshurica* / ‘Александра’**	З	Россия, Якутия, Якутский НИИСХ
49702	*F. × ananassa* (Weston) Duchesne ex Rozier / ‘Берсеневская’	З	Россия, Якутия, Якутский НИИСХ
38139	F. viridis	З	Россия, Карачаево-Черкессия, Эльбрус
17725	F. viridis	З	Россия, Ленинградская обл., Лужский р-н
49744	*F. × ananassa* ‘Азия’	З	Италия
49730	*F. moschata* Duchesne ex Weston	З	Россия, Ленинградская обл., Кингисеппский р-н
38156	*F. orientalis* Losinsk. × ‘Di Milano’	З	Россия, Приморский край
15119	*F. chiloensis* (L.) Mill.	З	Южная Америка
49735	*F. viridis*	З	Россия, Воронежская обл.
13569	*F. × ananassa* ‘Фестивальная’	З	Россия, Санкт-Петербург, ВИР
49740	*F. × ananassa* / ‘Дукат’	З	Польша
49752	*F. × ananassa* / ‘Де Роял’	З	Франция
49919	*F. × ananassa* / ‘Пелагея’	З	Россия, Краснодарский край, Крымск, ВИР

Примечание: * – Л – летнезеленый фенoритмотип; З – зимнезеленый фенoритмотип; ** – в патенте на сорт ‘Александра’ в качестве отцовской формы указана *F. orientalis* якутского происхождения, которая по системе G. Staudt относится к *F. mandshurica*

Note: * – Л – summergreen phenorhythmotype, З – wintergreen phenorhythmotype; ** – the patent for cv. ‘Aleksandra’ names *F. orientalis* of Yakut origin as the paternal form, while according to G. Staudt’s taxonomic system it belongs to *F. mandshurica*

Закаливание проводилось 5 дней при –3°С, затем 5 дней при –5°С. Оттепель – три дня при +5°С. Промораживание проводилось экспозицией в течение 6 часов при заданной температуре. После промораживания растения отращивались 2 недели при температуре +18…+20°С, после чего степень подмерзания определялась по степени побурения на срезе рожков и корневищ по 5-балльной системе (0 – нет признаков подмерзания, 5 – растение полностью погибло).

Кроме того, для исследования процесса формирования зимостойкости проводились дополнительные опыты: в марте 2023 г. для трех образцов исследовали устойчивость к промораживанию при –15°С и –25°С; в опыте 2023/2024 г. анализировали устойчивость к оттепели и промораживанию при –15°С в декабре и феврале. В феврале 2024 г. изучалось влияние ледяной корки. Ледяную корку смоделировали с минимальной экспозицией – 5 дней.

Статистическую обработку производили методами непараметрической статистики в пакете Statistica 13.3. Использован коэффициент корреляции Спирмена. Достоверность различий характеристик групп образцов исследована критерием Манна – Уитни или Краскела – Уоллиса. Сравнение лет и режимов проведено критерием Вилкоксона. В работе принят уровень значимости 5%.

Результаты

Оценка зимостойкости образцов по основным компонентам

Зимостойкость-I (декабрь – январь, закаливание, –15°С) в среднем по 17 образцам составила в опыте 2022/2023 г. 3,1 балла (варьируя у образцов от 0 до 5 баллов), в 2023/2024 г. – 2,8 балла (0–4,8 балла) (табл. 2). Критерий Вилкоксона показал, что по выборке 17 образцов средняя зимостойкость-I за два года эксперимента достоверно не различалась (p = 0,281). Зимостойкость-II (январь, оттепель, –15°С) составила в среднем 3,7 балла в 2022/2023 г. (0,6–4,4 балла), в 2023/2024 г. – 3,2 балла (0,4–4,9 балла), различия между годами недостоверны (p = 0,276). Зимостойкость-III (февраль – март, оттепель, –15°С) в 2022/2023 г. составила в среднем по образцам 4,4 балла (2,5–5,0 баллов), балл повреждения достоверно снизился в 2023/2024 г. до 3,8 балла (2,8–4,4 балла;

Таблица 2. **Компоненты зимостойкости 17 образцов *Fragaria* L. при искусственном промораживании**
Table 2. **Winter hardiness components in 17 *Fragaria* L. accessions under artificial freezing conditions**

№ по каталогу ВИР	2022/2023 г.				2023/2024 г.				Итоговый балл
	I (декабрь–январь, закалка, –20°C)	II (январь, оттепель, –15°C)	III (февраль–март, оттепель, –15°C)	Средний балл	I (декабрь–январь, закалка, –20°C)	II (январь, оттепель, –15°C)	III (февраль–март, оттепель, –15°C)	Средний балл	
49728	0,0	2,7 ± 0,8	4,6 ± 0,2	2,4	0,0	2,6 ± 0,2	2,8 ± 0,4	1,8	2,1
49754	1,8 ± 0,5	0,6 ± 0,4	3,8 ± 0,7	2,1	1,5 ± 0,2	2,6 ± 0,3	3,5 ± 0,2	2,5	2,3
49719	0,4 ± 0,2	4,0	5,0 ± 0,0	3,1	0,0	0,6 ± 0,2	3,8 ± 0,1	1,5	2,3
49726	0,3 ± 0,2	3,0 ± 0,2	2,5 ± 0,8	1,9	1,3 ± 0,4	3,9 ± 0,2	3,6 ± 0,3	2,9	2,4
49701	1,4 ± 0,2	3,8 ± 0,2	4,3 ± 0,3	3,2	0,2 ± 0,2	0,4 ± 0,2	4,0 ± 0,2	1,5	2,4
49702	3,6 ± 0,2	3,6 ± 0,2	4,1 ± 0,1	3,8	2,1 ± 0,4	3,4 ± 0,4	4,0 ± 0,1	3,2	3,5
15119	3,4 ± 0,2	4,3 ± 0,1	4,6 ± 0,4	4,1	2,2 ± 0,2	3,2 ± 0,2	3,5 ± 0,3	3,0	3,5
49744	3,3 ± 0,4	4,1 ± 0,2	4,3 ± 0,2	3,9	3,2 ± 0,4	3,7 ± 0,3	2,9 ± 0,3	3,3	3,6
17725	4,1 ± 0,2	4 ± 0,2	4,5 ± 0,2	4,2	2,8 ± 0,5	3,4 ± 0,3	4,0 ± 0,5	3,4	3,8
38139	3,7 ± 0,3	4,2 ± 0,1	4,4 ± 0,2	4,1	2,7 ± 0,4	3,7 ± 0,1	4,1 ± 0,3	3,5	3,8
38156	3,6 ± 0,2	3,6 ± 0,2	4,5 ± 0,2	3,9	3,8 ± 0,1	3,8 ± 0,1	3,8 ± 0,2	3,8	3,9
49730	4,1 ± 0,2	4,0 ± 0,0	4,8 ± 0,1	4,3	3,5 ± 0,2	3,1 ± 0,1	4,1 ± 0,2	3,6	3,9
49735	4,2 ± 0,1	4,3 ± 0,2	4,7 ± 0,2	4,4	3,2 ± 0,3	2,9 ± 0,2	4,4 ± 0,2	3,5	4,0
49740	3,9 ± 0,1	3,6 ± 0,1	4,8 ± 0,0	4,1	3,6 ± 0,2	4,8 ± 0,1	4,3 ± 0,1	4,2	4,2
13569	5,0 ± 0,0	4,4 ± 0,2	4,5 ± 0,2	4,6	3,7 ± 0,2	3,5 ± 0,2	4,2 ± 0,2	3,8	4,2
49752	4,8 ± 0,1	3,9 ± 0,1	5,0 ± 0,0	4,6	3,8 ± 0,3	4,4 ± 0,4	4,0 ± 0,1	4,1	4,3
49919	4,8 ± 0,1	4,3 ± 0,2	4,9 ± 0,1	4,7	4,0 ± 0,2	4,9 ± 0,1	4,0 ± 0,2	4,3	4,5
Всего	3,1	3,7	4,4	3,7	2,4	3,2	3,8	3,2	3,4

p = 0,003). Таким образом, во второй год исследований устойчивость к низким температурам в середине зимы и к оттепелям в январе в среднем по выборке была такой же, а устойчивость к оттепели весной – выше. Поскольку с ноября растения в оба года находились в одинаковых контролируемых условиях, причиной различий являются лучшие условия вегетации 2023 г.

Корреляция трех компонентов зимостойкости (I, II и III) между собой в опыте 2022/2023 г. составила: I и II – r = 0,61, I и III – r = 0,45 (незначим, p = 0,070), II и III – r = 0,35 (незначим, p = 0,168); в опыте 2023/2024 г. соответственно – r = 0,65, r = 0,26 (незначим, p = 0,317) и r = 0,16 (незначим, p = 0,537). Корреляции между средними за два года компонентами выше, чем в отдельные года: соответственно r = 0,83, r = 0,54 и r = 0,47 (незначим, p = 0,058). Таким образом, наблюдается положительная сильная связь между компонентами I и II, средняя между I и III и незначимая между II и III.

Комплексную зимостойкость каждого образца в каждый год охарактеризовали средним значением балла поражения по трем компонентам (табл. 3, рис. 1). Средние значения зимостойкости образцов в первый и второй год исследования сильно коррелировали (r = 0,76). Средний по двум годам балл повреждения варьировал у образцов от 2,1 до 4,5 балла, по 17 образцам составил в среднем 3,4 балла. Образцы достоверно отличались средним баллом (p = 0,021).

Устойчивость первых пяти образцов в ранжированном ряду (2,1–2,4 балла) существенно ниже (p = 0,001 по критерию Манна – Уитни), чем у остальных (3,5–4,5 балла). Группа образцов с высокой устойчивостью – образцы из Азиатской части России разных видов: *F. viridis* (к-49754), 3 образца *F. mandshurica* (к-49728, к-49719, к-49726) и сорт ‘Александра’ (*F. vesca* × *F. mandshurica*; к-49701).

Сравнение зимостойкости групп разного феноритмотипа

Четыре из пяти высокоустойчивых образцов (кроме сорта ‘Александра’) имеют летнезеленый феноритмотип. Критерий Манна – Уитни подтвердил, что группа образцов с летнезеленым феноритмотипом достоверно превышает группу образцов с зимнезеленым феноритмотипом по средней зимостойкости (2,2 vs 3,9 балла, p = 0,001), по зимостойкости-I (0.6 vs 3.7 балла, p = 0,002) и зимостойкости-II (2,5 vs 3,7 балла, p = 0,006). Зимостойкость-III различается у групп разного феноритмотипа недостоверно (3,7 vs 4,3 балла, p = 0,079).

Таблица 3. **Компоненты зимостойкости и степень подмерзания образцов *Fragaria* L. летнезеленого и зимнезеленого феноритмотипов (среднее за два года исследования)**

Table 3. **Winter hardiness components and freezing degrees for *Fragaria* L. accessions of the summergreen and wintergreen phenorhythmotypes (mean for two years of studying)**

Феноритмотип	I (декабрь–январь, –20°C)			II (январь, оттепель, –15°C)			III (февраль–март, оттепель, –15°C)			Средний балл		
	$\bar{x}$*	min	max	$\bar{x}$	min	max	$\bar{x}$*	min	max	$\bar{x}$	min	max
летнезеленый	0,6 ± 0,3	0,0	1,6	2,5 ± 0,4	1,6	3,5	3,7 ± 0,3	3,0	4,4	2,2 ± 0,0	2,1	2,3
зимнезеленый	3,7 ± 0,3	1,3	4,8	3,7 ± 0,2	2,1	4,6	4,3 ± 0,1	3,6	4,6	3,9 ± 0,1	2,5	4,6

Примечание: * $\bar{x}$– среднее ± стандартная ошибка среднего; min – минимальное значение; max – максимальное значение

Note: * $\bar{x}$ – mean ± standard error of the mean; min – minimum value; max – maximum value

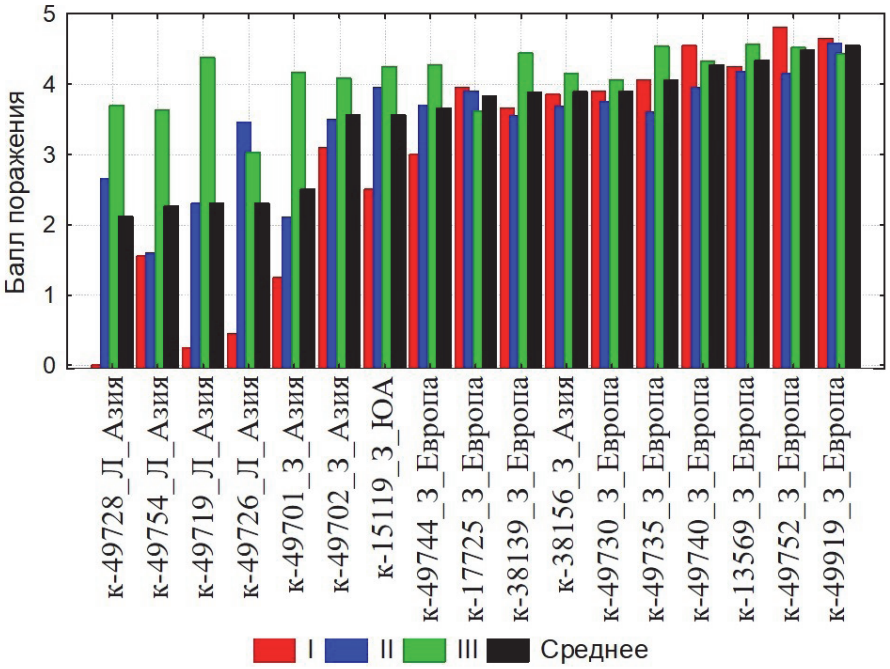


Рис. 1. **Средние за два года характеристики основных компонентов зимостойкости. Образцы расположены в порядке возрастания балла поражения. Обозначения образца: номер по каталогу, феноритмотип (Л – летнезеленый, З –зимнезеленый), регион происхождения (ЮА – Южная Америка). Цветом обозначены: красный – зимостойкость-I, синий – зимостойкость-II, зеленый – зимостойкость-III, черный – средний по трем компонентам балл**

Fig. 1. **Mean characteristics of the main winter hardiness components for two years. The accessions are arranged in the order of increasing damage scores. Accession designations: catalogue No., phenorhythmotype (Л – summergreen, З – wintergreen), region of origin (ЮА – South America). Color designations: red – winter hardiness I, blue – winter hardiness II, green – winter hardiness III, black – average score for three components**

Таким образом, образцы летнезеленого феноритмотипа в условиях камеры искусственного климата развивают значительную устойчивость в процессе закаливания и выдерживают с минимальными повреждениями низкие температуры середины зимы, они сохраняют устойчивость после оттепелей середины зимы. Однако к концу зимы некоторые из них быстро теряют устойчивость.

Сравнение устойчивости к морозу после оттепели в декабре, январе и феврале

Устойчивость к заморозкам снижается на протяжении зимы. В опыте 2023/2024 г. с декабря по январь балл повреждения морозом –15°C после оттепели +5°C достоверно ($p = 0,003$) повысился с 2,5 до 3,2 балла, то есть на 0,7 балла (рис. 2), а к февралю – до 3,8 балла (но различия с январем недостоверны, $p = 0,080$). При этом корреля-

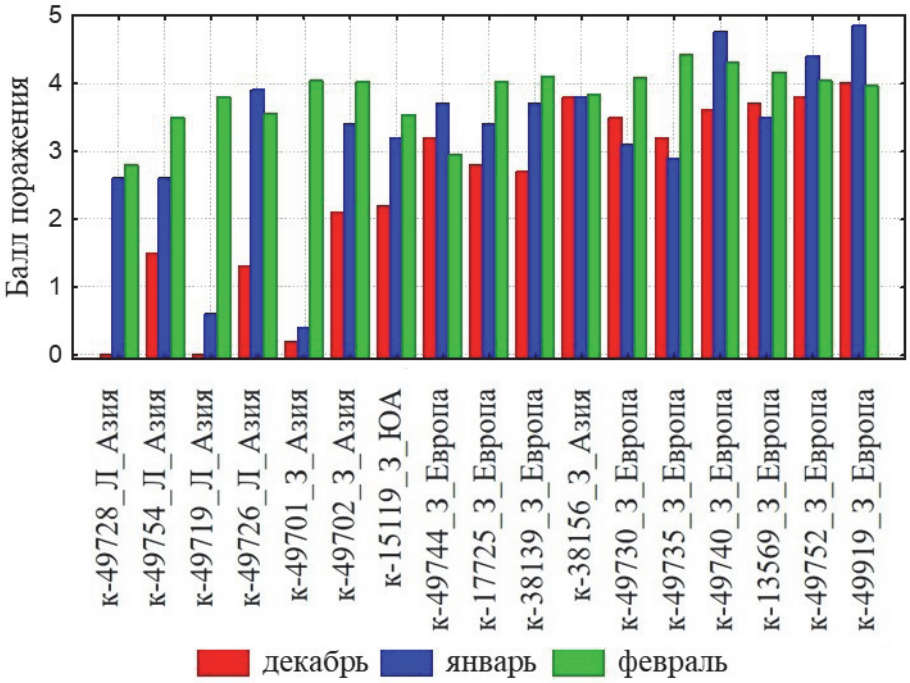


Рис. 2. Степень повреждения растений *Fragaria* L. при понижении температуры до –15°C после оттепели в декабре, январе и феврале, опыт 2023/2024 г.

Fig. 2. The degree of damage to *Fragaria* L. plants at temperatures down to –15°C after a thaw in December, January, and February, the 2023/2024 experiment

ция декабрьской и январской устойчивости у образцов составила r = 0,72, а связь с февральской недостоверна как у декабрьской (r = 0,43, p = 0,084), так и у январской устойчивости (r = 0,16, p = 0,537).

Декабрьская устойчивость к морозам после оттепели сильно коррелировала со способностью переносить низкие температуры декабря (r = 0,84), в январе связь устойчивости к оттепели с декабрьской морозостойкостью стала средней (r = 0,65), а в феврале стала незначимой (r = 0,26). Таким образом, к февралю образцы снизили устойчивость к оттепели независимо от способности переносить сильные морозы. Наиболее сильно (на 2,6 балла) потеряли устойчивость к оттепели между декабрем и январем образцы *F. mandshurica* летнезеленого феноритмотипа к-49728 и к-49726, а к февралю на 3,8 балла – сорт ‘Александра’ (к-49701) и образец *F. mandshurica* (к-49719). Сорт ‘Александра’ сохранил высокий уровень устойчивости к оттепели в декабре (0,2 балла) и январе (0,4 балла), но потерял устойчивость к февралю (4,0 балла). Можно предположить, что для этих образцов из региона с четким сезонным ходом температуры, для которого не характерны оттепели в середине зимы, рост температур означает наступление весны и инициирует быстрый выход из состояния вынужденного покоя.

Морозостойкость в конце зимы

У трех образцов с разной комплексной зимостойкостью в опыте 2022/2023 г. проверяли способность выдерживать низкие температуры (–15°C и –25°C) в конце зимы, в марте (табл. 4). При –15°C между сортами ‘Александра’ (1,9 балла) и ‘Азия’ (4,6 балла) различия достоверны (p = 0,005); при –25°C между образцами нет достоверных различий (p = 0,347), среднее повреждение составило 4,0 балла.

Таким образом, отдельные зимостойкие образцы рода *Fragaria* из Сибири способны выдерживать в марте понижение температуры до –15°C.

Таблица 4. Сравнение устойчивости к морозу в марте трех образцов *Fragaria* L., опыт 2022/2023 г.

Table 4. Comparison of frost resistance in March in three *Fragaria* L. accessions, the 2022/2023 experiment

№ по каталогу ВИР	Вид / сорт	Балл повреждения после промораживания					
		–15°C			–25°C		
		$\bar{x}$*	min	max	$\bar{x}$	min	max
49728	*F. mandshurica* (Забайкальский край)	4,3 ± 0,3	3,5	5,0	3,9 ± 0,3	3,0	5,0
49701	*F. vesca* × *F. mandshurica* / ‘Александра’ (Якутия)	1,9 ± 0,3	1,0	3,0	3,7 ± 0,5	2,0	5,0
49744	*F.* × *ananassa* / ‘Азия’ (Италия)	4,6 ± 0,3	3,5	5,0	4,5 ± 0,4	3,0	5,0

Примечание: * $\bar{x}$– среднее ± стандартная ошибка среднего; min – минимальное значение; max – максимальное значение

Note: * $\bar{x}$ – mean ± standard error of the mean; min – minimum value; max – maximum value

Ледяная корка

Устойчивость к ледяной корке, исследованная у всех образцов в феврале 2024 г., варьировала от 0 до 4 баллов, в среднем составила 1,4 балла (рис. 3). Из четырех образцов летнезеленого феноритмотипа три имели балл повреждения ниже среднего (0–0,6 балла), четвертый показал 1,8 балла. Сорт ‘Александра’ также показал высокую устойчивость (0,6 балла повреждения) к ледяной корке. Наименее устойчивыми к ледяной корке оказались два сорта – ‘Де Роял’ из Франции (к-49752) и ‘Пелагея’ из Краснодарского края (к-49919), наименее зимостойкие по основным компонентам (4,5 и 4,6 балла повреждения).

Образцы летнезеленого феноритмотипа развивают значительную устойчивость в процессе закаливания и выдерживают с минимальными повреждениями низкие температуры середины зимы – начала весны; они сохраняют устойчивость после оттепелей в середине зимы, однако к концу зимы некоторые из них быстро теряют устойчивость к морозам после оттепели.

Устойчивость к ледяной корке коррелирует с комплексной оценкой зимостойкости: наиболее зимостойкие образцы устойчивы к ледяной корке, наименее устойчивые – неустойчивы, образцы со средними значениями комплексной устойчивости показали широкий диапазон поражения ледяной коркой (от 0 до 2,8 балла).

Рис. 3. Средняя зимостойкость по основным компонентам и устойчивость к ледяной корке 17 образцов рода *Fragaria* L.

Fig. 3. Mean winter hardiness according to its main components and resistance to ice crust in 17 *Fragaria* L. accessions

Устойчивость к ледяной корке значимо коррелировала (0,68) со средней зимостойкостью по основным компонентам.

Таким образом, в целом устойчивость к ледяной корке коррелирует с комплексной оценкой зимостойкости. Наиболее зимостойкие образцы были устойчивы к ледяной корке, наименее устойчивые – неустойчивы, образцы со средними значениями комплексной устойчивости показали широкий диапазон повреждения ледяной коркой – от 0 до 2,8 балла.

Выводы

По среднему баллу трех компонентов зимостойкости, определенных в камере искусственного климата для 17 образцов, наиболее устойчивыми оказались 5 образцов из азиатской части России разных видов: 3 образца *F. mandshurica* (к-49728, к-49719, к-49726), один образец *F. viridis* (к-49754) и сорт ‘Александра’ (к-49701; *F. vesca* × *F. mandshurica*) селекции Якутского НИИСХ. Первые четыре имеют редкий для рода *Fragaria* летнезеленый феноритмотип, то есть уходят в зиму с побуревшими листьями.

Виды рода *Fragaria* из регионов Азии с резко континентальным климатом, такие как *F. mandshurica* и *F. viridis*, на данный момент практически не вовлеченные в селекцию, могут внести ценный вклад в повышение зимостойкости сортов земляники в различных регионах России.

References / Литература

Bakaeva N. Evaluation of winter hardiness of strawberry varieties under conditions of the CCHR. *Fruit Growing and Viticulture of South Russia*. 2015;31(1):74-80. [in Russian] (Бакаева Н.Н. Оценка зимостойкости сортов земляники в условиях ЦЧР. *Плодоводство и виноградарство Юга России*. 2015;31(1):74-80).

Golubev V.N. Ecological and biological characteristics of herbaceous plants and forest-steppe plant communities (Ekologo-biologicheskiye osobennosti travyanistykh rasteniy i rastitelnykh soobshchestv lesostepi), Moscow: Nauka; 1965. [in Russian] (Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи, Москва: Наука; 1965).

Hummer K.E., Bassil N., Njuguna W. *Fragaria*. In: Ch. Kole (ed.). *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. Temperate Fruits.* Berlin; Heidelberg: Springer; 2011. p.17-44. DOI: 10.1007/978-3-642-16057-8_2

Kharchenko A.A., Novikova L.Yu., Khudonogova E.G. Dependence of strawberries winter hardiness on soil temperature in the North-Western region of Russia. *Vestnik IrGSHA*. 2023;(114):49-58. [in Russian] (Харченко А.А., Новикова Л.Ю., Худоногова Е.Г. Зависимость зимостойкости земляники садовой от температуры почвы в Северо-Западном регионе России. *Вестник ИрГСХА*. 2023;(114):49-58). DOI: 10.51215/1999-3765-2023-114-49-58

Koehler G., Wilson R.C., Goodpaster J.V., Sønsteby A., Lai X., Witzmann F.A. et al. Proteomic study of low-temperature responses in strawberry cultivars (*Fragaria × ananassa*) that differ in cold tolerance. *Plant Physiology*. 2012;159(4):1787-1805. DOI: 10.1104/pp.112.198267

Kulikov I.M., Evdokimenko S.N., Tumaeva T.A., Kelina A.V., Sazonov F.F., Andronova N.V. et al. Scientific support of small fruit growing in Russia and prospects for its development. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2021;25(4):414-419. [in Russian] (Куликов И.М., Евдокименко С.Н., Тумаева Т.А., Келина А.В., Сазонов Ф.Ф., Андронова Н.В. и др. Научное обеспечение ягодоводства России и перспективы его развития. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2021;25(4):414-419). DOI 10.18699/VJ21.046

Lindén L., Palonen P., Hytönen T. Evaluation of three methods to assess winter hardiness of strawberry genotypes. *Acta Horticulturae*. 2002;567:325-328. DOI: 10.17660/ActaHortic.2002.567.69

Liston A., Cronn R., Ashman T.L. *Fragaria*: a genus with deep historical roots and ripe for evolutionary and ecological insights. *American Journal of Botany*. 2014;101(10):1686-1699. DOI: 10.3732/ajb.1400140

Menzel C. Higher temperatures decrease fruit size in strawberry growing in the subtropics. *Horticulturae*, 2021;7(2):34. DOI: 10.3390/horticulturae7020034

Ozherelieva Z., Prudnikov P., Zubkova M. Estimation of the frost resistance of the strawberry. *Biological Communications*. 2020;65(4):288-296. DOI: 10.21638/spbu03.2020.402

Ozherelieva Z.E., Prudnikov P.S., Zubkova M.I., Krivushina D.A., Knyazev S.D. Determination of frost resistance in strawberry under controlled conditions (guidelines) (Opredeleniye morozostoykosti zemlyaniki sadovoy v kontroliruyemykh usloviyakh [metodicheskiye rekomendatsii]). Orel: VNIISPK; 2019. [in Russian] (Ожерельева З.Е., Прудников П.С., Зубкова М.И., Кривушина Д.А., Князев С.Д. Определение морозостойкости земляники садовой в контролируемых условиях (методические рекомендации). Орел: ВНИИСПК; 2019).

Rakitina Z.G. On the reason for the destructive effect of ground ice crust. (O prichine gubitelnogo deystviya pritertoy ledyanoy korki). In: *Agrometeorological Aspects of Plant Overwintering* (*Agrometeorologicheskiye aspekty perezimovki rasteniy*). Leningrad: Gidrometeoizdat; 1977. p.92-99. [in Russian] (Ракитина З.Г. О причине губительного действия притертой ледяной корки. В кн.: *Агрометеорологические аспекты перезимовки растений*. Ленинград: Гидрометеоиздат; 1977. С.92-99).

Rao S.A., Mintenko A.S., Abbey L., Sing P. Wintering index and yield traits for early, mid, and late season strawberry for colder climates. *International Journal of Fruit Science*. 2020;20(2):1039-1053. DOI: 10.1080/15538362.2020.1774471

Rezvyakova S.V. Theoretical and practical foundations for increasing the bioresource potential of resistance of garden crops to temperature factors (Teoreticheskiye i prakticheskiye osnovy povysheniya bioresursnogo potentsiala ustoychivosti sadovykh kultur k temperaturnym faktoram) [dissertation]. Voronezh: Voronezh State Agricultural University; 2016. [in Russian] (Резвякова С.В. Теоретические и практические основы повышения биоресурсного потенциала устойчивости садовых культур к температурным факторам: дис. … докт. с.-х. наук. Воронеж: Воронежский государственный аграрный университет; 2016).

Shokayeva D.B. The dependence of strawberry yield upon injuries by low winter temperatures. *Bulletin of Altai State Agricultural University*. 2018;2(160):21-27. [in Russian] (Шокаева Д.Б. Зависимость урожайности земляники от повреждений низкими зимними температурами. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 2018;2(160):21-27).

Sønsteby A., Karhu S. Strawberry production, growth and development in northern climates. *International Journal of Fruit Science*. 2005;5(1):105-112. DOI: 10.1300/J492v05n01_10

Staudt G. Notes on Asiatic *Fragaria* species: III. *Fragaria orientalis* Losinsk. and *Fragaria mandshurica* spec. nov. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie*. 2003;124(4):397-419. DOI: 10.1127/0006-8152/2003/0124-0397

Tumanov I.I. Physiology of plant hardening and frost resistance (Fiziologiya zakalivaniya i morozostoykosti rasteniy), Moscow: Nauka; 1979. [in Russian] (Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. Москва: Наука; 1979).

Tyurina M.M. Scientific fundamentals of breeding for winter hardiness (Nauchnye osnovy selektsii na zimostoykost). In: *Breeding of Fruit and Berry Crops for Winter Hardiness (Selektsiya na zimostoykost plodovykh i yagodnykh kultur).* Moscow; 1993. p.17-29. [in Russian] (Тюрина М.М. Научные основы селекции на зимостойкость. В кн.: *Селекция на зимостойкость плодовых и ягодных культур*. Москва; 1993. С.17-29).

Vasfilova E.S. The relationship of the features of the seasonal plants development with the results of their introduction in the conditions of the Middle Urals. *Flora and Vegetation of Asian Russia*. 2020;2(38):48-55. [in Russian] (Васфилова Е.С. Взаимосвязь особенностей сезонного развития растений с результатами их интродукции в условиях Среднего Урала. *Растительный мир Азиатской России*. 2020;2(38):48-55). DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2020-2(48-55)

Yang J., Su D., Wei S., Chen S., Luo Z., Shen X. et al. Current and future potential distribution of wild strawberry species in the biodiversity hotspot of Yunnan Province, China. *Agronomy*. 2020;10(7):959. DOI: 10.3390/agronomy10070959

Zubkova M.I., Knyazev S.D., Ozherelieva Z.E. Evaluation of strawberry cultivars as sources of high winter hardiness and productivity. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(2):51-57. [in Russian] (Зубкова М.И., Князев С.Д., Ожерельева З.Е. Оценка сортов земляники садовой как источников высокой зимостойкости и продуктивности. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2022;183(2):51-57). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-2-51-57

Zubkova M.I., Ozhereleva Z.E. Some aspects of strawberry winter hardiness. *Contemporary Horticulture*. 2019;(1):60-74. [in Russian] (Зубкова М.И., Ожерельева З.Е. Некоторые аспекты зимостойкости земляники садовой. *Современное садоводство*. 2019;(1):60-74). DOI: 10.24411/2312-6701-2019-10107

Информация об авторах

Анастасия Анатольевна Харченко, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, akkhara47@yandex.ru, https:orcid.org/0000-0002-3983-0082

Любовь Юрьевна Новикова, доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, и. о. заведующего отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, l.novikova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-4051-3671

Information about the authors

Anastasiia A. Kharchenko, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, akkhara47@yandex.ru, https:orcid.org/0000-0002-3983-0082

Liubov Yu. Novikova, Dr. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Acting Head of a Department, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, l.novikova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-4051-3671

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

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

Статья поступила в редакцию 02.11.2024; одобрена после рецензирования 18.12.2024; принята к публикации 03.02.2025.
The article was submitted on 02.11.2024; approved after reviewing on 18.12.2024; accepted for publication on 03.02.2025.

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article
UDC 582.657:581.14
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-131-138

Ovaries with different heterozygosity levels of their genotypes have equal chances to reach maturity on a buckwheat plant: Is it the main condition for the start of the evolution toward selfing?

Aleksey N. Fesenko, Ivan N. Fesenko

Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, Orel, Russia

Corresponding author: Ivan N. Fesenko, ivanfesenko@rambler.ru

Background. Inbreeding depression (ID) usually reduces the competitive ability of an individual compared to one of outbred origin. Such competition could be especially clear between different ovaries developing on the same plant. It can be assumed that ovaries with higher level of heterozygosity will have an advantage in competition for resources.
Material and methods. Homostylous buckwheat lines (*Fagopyrum esculentum* Moench with approx. 3% of closely related selfer *F. homotropicum* Ohnishi germplasm) of different inbred generations (I_1 – I_6) were grown adjacent to the heterostylous cv. 'Molva', and the share of seeds resulting from cross-pollination was assessed for each variant using the recessive marker *det* (genotypes of the seeds were visualized according to phenotypes of the resulting plants).
Results and conclusions. The proportions of seeds originated from cross-pollination were similar across the inbreeding generations, with small stochastic variations. Thus, the ovaries resulting from both self- and cross-pollination have equal chances to reach maturity on the same plant. It looks like a fundamental condition for the start of the evolution toward self-pollination. The levels of ID at other developmental stages, apparently, are less crucial for the possibility of such evolution. For example, the ID in the analyzed material was strong (> 0.5 for both vegetative development and seed productivity). It highly likely reflects the level of ID of the common ancestor of *F. esculentum* and *F. homotropicum*. However, the strong ID did not make impossible the speciation of the self-pollinator *F. homotropicum*.

Keywords: inbreeding depression, developmental stage, self-pollination, outcrossing, buckwheat

Acknowledgements: the work was supported by the Ministry of Science and Higher Education within the framework of the state task assigned to the Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, Section No. FGZZ-2022-0006 "Handling of the breeding process for the development of new cultivars and genotypes of cereal, legume and groat crops with highly valuable traits of productivity, quality, and increased resistance to bio- and abiostressors".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Fesenko A.N., Fesenko I.N. Ovaries with different heterozygosity levels of their genotypes have equal chances to reach maturity on a buckwheat plant: Is it the main condition for the start of the evolution toward selfing? *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):131-138. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-131-138

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-131-138

Завязи с разным уровнем гетерозиготности генотипов имеют равные шансы достичь зрелости на растении гречихи: является ли это основным условием для начала эволюции самоопыления?

А. Н. Фесенко, И. Н. Фесенко

Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур, Орел, Россия

Автор, ответственный за переписку: Иван Николаевич Фесенко, ivanfesenko@rambler.ru

Актуальность. Эволюция от перекрестного опыления к самоопылению – известное явление у растений. Основным фактором, препятствующим развитию самоопыления, является инбредная депрессия (ИД), и работы об эволюции системы размножения у растений посвящены главным образом этой проблеме. Для описания ИД можно использовать два критерия: 1) силу, то есть уровень снижения величины того или иного показателя по сравнению с аутбредным контролем, и 2) стадию развития, на которой она проявляется. Вероятно, сила и характер проявления ИД в начале и конце жизненного цикла растения могут по-разному влиять на вероятность эволюции в сторону самоопыления.
Материал и методы. Гомостильные линии гречихи (*Fagopyrum esculentum* Moench с примерно 3% зародышевой плазмы самоопылителя *F. homotropicum* Ohnishi) с детерминантным типом роста (мутация *det*) разных инбредных поколений ($I_1 – I_6$) выращивали смежно с растениями гетеростильного сорта ‘Молва’ с индетерминантным типом роста, и долю семян, полученных в результате перекрестного опыления, оценивали для каждого варианта с помощью рецессивного маркера *det* (генотипы семян определяли по фенотипам полученных растений).
Результаты и заключение. Доли семян, возникших в результате перекрестного опыления, были близки в разных поколениях инбридинга с небольшими стохастическими вариациями. Таким образом, завязи, возникшие в результате самоопыления и перекрестного опыления, имеют равные шансы достичь зрелости на одном и том же растении, несмотря на различия по уровню гетерозиготности. Это выглядит как фундаментальное условие начала эволюции самоопыления. Уровни ИД на других стадиях развития, по-видимому, менее важны для возможности такой эволюции. Так, ИД по вегетативному развитию и семенной продуктивности в анализируемом материале превышала 0,5. Вероятно, это отражает уровень инбредной депрессии, характерный для общего предка *F. esculentum* и *F. homotropicum*. Таким образом, исходно сильная ИД не сделала невозможным возникновение самоопылителя *F. homotropicum*.

Ключевые слова: инбредная депрессия, стадия развития, самоопыление, перекрестное опыление, гречиха

Благодарности: работа выполнена при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования в рамках государственного задания Федерального научного центра зернобобовых и крупяных культур по теме № FGZZ-2022-0006 «Управление селекционным процессом создания новых сортов и генотипов зерновых, зернобобовых и крупяных культур с высокоценными признаками продуктивности, качества, повышенной устойчивостью к био- и абиострессорам».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Фесенко А.Н., Фесенко И.Н. Завязи с разным уровнем гетерозиготности генотипов имеют равные шансы достичь зрелости на растении гречихи: является ли это основным условием для начала эволюции самоопыления? *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):131-138. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-131-138

Introduction

The evolution of self-pollination is a common trend among plants (Takebayashi, Morrell, 2001; Igic, Busch, 2013; Wright et al., 2013). There are two main preconditions for such transition to be achievable. The first is a mutation that makes possible the setting of seeds as a result of self-pollination, and the second is a fairly high tolerance to inbreeding depression.

Self-fertile mutations occur sometimes, and their future depends on a number of environmental factors that have been widely discussed in the literature (Baker, 1955; Voylokov et al., 1998; Boggs et al., 2009; Cheptou, 2019; Cropano et al., 2021; Slatter et al., 2021). However, the main factor hindering the evolution of self-pollination is inbreeding depression (ID), and the works devoted to the evolution of the mating system in plants are focused mainly on this problem (Lande, Schemske, 1985; Husband, Schemske, 1996).

ID can be described in terms of its strength and also in terms of the plant's developmental stage at which it is expressed (Husband, Schemske, 1996). Some models suggest that ID greater than 0.5 prevents the transition to selfing (Lande, Schemske, 1985). However, it is likely that the strength and nature of the manifestation of the depression at the beginning and at the end of the plant's life cycle may have a different impact on the likelihood of evolution towards selfing.

An example of the recent evolution of selfing (apparently despite the initially very strong ID) is known in the genus *Fagopyrum* Mill. *F. esculentum* Moench (common buckwheat) is a heterostylous cross-pollinator cultivated as a grain crop (Figure).

Figure. Flowers of buckwheat: A – long-styled (pin), B – short-styled (thrum), and C – homostylous (flower diameter is about 8–10 mm)

Рисунок. Цветки гречихи: A – длинностолбчатый, B – короткостолбчатый, C – гомостильный (диаметр цветка – 8–10 мм)

Due to the almost complete range of homostyly mutations, most of which are self-fertile, buckwheat has become one of the objects for genetic studies of heterostyly (Fesenko, 1989). There were ideas to breed self-pollinating buckwheat cultivars using homostylous mutations. All attempts to create such cultivars failed due to severe inbreeding depression, which could not be overcome. However, a wild autogamous (i.e., highly tolerant to selfing) species was found to be very closely related to the cultivated common buckwheat (Ohnishi, Asano, 1999). The species was named *F. homotropicum* Ohnishi. Thus, the experiment that seemed impossible in the practice of buckwheat breeders and geneticists was successfully implemented in nature.

F. homotropicum was considered a useful resource for the development of inbreeding-tolerant material for buckwheat breeding. By now, a self-pollinating commercial cultivar of common buckwheat has not yet been released. However, some experiments with inbred lines allowed us to make some conclusions on the problem of the evolution of selfing, especially at early stages of such evolution, with special attention on inbreeding depression at various developmental stages. The results and relevant discussion are presented in this publication.

Material and methods

Plant material

F. esculentum cv. 'Demetra' with a determinate growth habit based on *det*-mutation, and cv. 'Molva' with an indeterminate growth habit, both bred at the Federal Scientific Center (FSC) of Legumes and Groat Crops; and

F. homotropicum, accession C9139 (Kyoto University collection), the species discovered by Prof. O. Ohnishi in Yunnan Province, China.

Obtaining a homostylous line through interspecific hybridization

The interspecific hybrid *F. esculentum* (cv. 'Demetra') × *F. homotropicum* (accession C9139) was obtained using the conventional method (without embryo rescue technique). The flower homostyly locus of *F. homotropicum* is tightly linked (recombination frequency = 0–2.4%) with the dominant allele of *SHT* (seed shattering habit) (Fesenko et al., 2006). Within F_2 segregation, a plant with homostylous flowers (see Figure) and nonshattering seeds was selected. The plant was used for backcrossing on *F. esculentum* (cv. 'Demetra'). Three backcrosses were made to obtain self-fertile material with approximately 94% of *F. esculentum* germplasm and 6% of *F. homotropicum*. Morphologically, such plants did not differ from the cultivated *F. esculentum*, with the exception of flower homostyly. The progeny of a BC_3F_1 homostylous plant was used for hybridization with *F. esculentum* to produce lines for the evaluation of inbreeding depression. The line was designated HL11.

Obtaining the set of lines for evaluating inbreeding depression

Since HL11 was not always homozygous for the homostyly gene, the F_1 hybrids *F. esculentum*, pin × HL11 were both homostylous and pin. The homostylous plants produced seeds due to self-pollination, while the pin-plants due to hand cross-pollination with homostylous ones. Therefore, progenies of the homostylous plants were considered the first inbred generation (I_1). To obtain the lines of the second inbreed generation, the seeds from homostylous plants of every individual line were used. Five seeds of each line were sown. Among the obtained plants, one with homostylous flowers was selected, the seeds of which were used to obtain the next generation. Every following inbred generation was obtained in the same manner, using seeds from one homostylous plant of every line of the previous generation. The progeny of the pin F_1 hybrids *F. esculentum*, pin × HL11 was used as the cross-pollinated control to evaluate inbreeding depression in all generations studied.

Evaluation of ID

The lines of all inbreed generations (I_1 – I_6) were previously obtained in an insect-free greenhouse. The lines were sown in the field together with the cross-pollinated control (see above). Twenty seeds of each line were planted. Sowing dates were May 25, 2018, May 22, 2019, and May 19, 2020. Plants were cut on August 10, 2018, August 15, 2019, and August 10, 2020.

ID was evaluated for the characteristics listed in Table 1 (see Results). To measure the area of the largest leaf, photographs of the leaves were taken with a scale, on which measurements were made using the AxioVision software. The photos were taken on July 10, 2018, and July 7, 2019. For each line, the largest leaves from 3 randomly selected plants were measured; the average was calculated and used in statistics. To evaluate the 'dry weight of a mature plant' and 'weight of seeds per plant', after counting the plants of each line that survived until harvesting, they were cut and dried. Those dried plants were then weighed and threshed. The resulting seeds were also weighed. The results obtained were used for the calculations. The value of inbreeding depression (δ) was calculated as described by R. Lande and D. W. Schemske (1985), i.e., $\delta = (w_o - w_i)/w_o = 1 - w_i/w_o$, where w_o is the trait value in the outcrossed progeny, and w_i is the trait value in the selfed progeny.

Evaluating competitive ability of ovaries

The evaluation of competitive ability of ovaries on a plant depends on the genotype's heterozygosity level. It was conducted by analyzing results of spontaneous hybridization of the inbred lines with the heterostylous cv. 'Molva'. The approach is described in detail in the Results section.

Results

Dynamics of inbreeding depression (ID) during long-term self-pollination of buckwheat

Dynamics of ID was typical for such cases. The ID for the resulted trait, i.e., the weight of seeds per plant, was the highest, as expected. The value of the trait decreased sharply after the first selfing (ID = 0.66 and 0.59 according to the data obtained in 2018 and 2019, respectively). The additional changes after subsequent self-pollinations were exponential (see Table 1).

The ID for the weight of a mature plant was also strong after the first self-pollination and increased exponentially during the following selfing. A similar trend is seen in another trait reflecting the strength of the plant's vegetative development, i.e., the area of the largest leaf on a plant, although the level of ID was lower compared to that for the mature plant weight (see Table 1).

The field germination rate showed low ID with little changes across generations. In 2018, the ID increased slightly from 0.12 in I_1 to 0.18 in I_4; in 2019, the ID remained within similar range across generations (see Table 1). The manifestation of the minimal depression is not associated with seed germination, only with the reduced fitness of some seedlings.

Table 1. **Characterization of buckwheat lines according to the manifestation of inbreeding depression (mean ± SE) in a series of self-pollination generations**

Таблица 1. **Характеристика линий гречихи по проявлению инбредной депрессии (X ± SE) в ряду поколений самоопыления**

Trait	Selfing generation					
	I_1	I_2	I_3	I_4	I_5	I_6
Year 2018						
Lines studied	50	50	50	50	50	50
Field germination rate	0.12 ± 0.014	0.15 ± 0.015	0.17 ± 0.015	0.18 ± 0.012	0.18 ± 0.013	0.17 ± 0.016
Largest leaf area	0.35 ± 0.014	0.38 ± 0.017	0.41 ± 0.013	0.54 ± 0.013	0.55 ± 0.010	0.58 ± 0.009
Dry weight of a mature plant	0.52 ± 0.023	0.72 ± 0.018	0.77 ± 0.017	0.81 ± 0.014	0.83 ± 0.014	0.85 ± 0.014
Weight of seeds per plant	0.66 ± 0.028	0.81 ± 0.020	0.87 ± 0.015	0.89 ± 0.013	0.92 ± 0.011	0.93 ± 0.009
Year 2019						
Lines studied	37	37	37	37	37	37
Field germination rate	0.12 ± 0.020	0.13 ± 0.025	0.12 ± 0.025	0.14 ± 0.027	0.15 ± 0.022	0.16 ± 0.020
Largest leaf area	0.29 ± 0.022	0.33 ± 0.020	0.39 ± 0.019	0.50 ± 0.015	0.49 ± 0.014	0.53 ± 0.012
Dry weight of a mature plant	0.51 ± 0.015	0.57 ± 0.018	0.62 ± 0.016	0.69 ± 0.023	0.79 ± 0.017	0.81 ± 0.015
Weight of seeds per plant	0.59 ± 0.030	0.69 ± 0.025	0.73 ± 0.027	0.83 ± 0.024	0.88 ± 0.024	0.89 ± 0.014

This conclusion was suggested by the fact that ID was not detected when the seeds were germinated in Petri dishes, i.e., under controlled conditions. Inbreeding also had no noticeable effect on the survival of emerging seedlings before harvesting (ID was at the level of 0.02–0.05 across generations for both years).

Does competitive ability of ovaries on a plant depend on the heterozygosity level of their genotypes?

ID usually reduces the competitive ability of an individual plant compared to a plant of the outbred origin. Such competition could be especially clear between different ovaries developing on the same plant. It can be assumed that if ID appears at the stage of ovary development, ovaries with higher level of heterozygosity will have an advantage in the competition for resources compared to those with more homozygous genotypes.

To assess this relationship, an experiment was conducted on the basis of the following assumptions: 1) the level of the line's (or plant's) homozygosity correlates with the generation of inbreeding; 2) on the given plant, ovaries resulting from self-pollination will obviously be more homozygous than ovaries resulting from cross-pollination; 3) all such lines have an equal tendency to cross-pollination with heterostylous *F. esculentum*, since they carry the same homostyly gene *S4*, introgressed from *F. homotropicum* C9139. So, if a higher level of heterozygosity in an ovary's genotype provides some advantages, the proportion of ovaries resulted from cross-pollination among ovaries that have turned into mature seeds should increase in later inbred generations.

The experimental design was as follows. Inbred lines I_1 – I_7 (= F_2 – F_8) with the determinate growth habit had been obtained previously under the conditions of an insect-free greenhouse using self-fertility of homostylous plants. In 2020, the lines were grown adjacent to the indeterminate cv. 'Molva' in the following order: 'Molva' – 'Molva' – inbred line – 'Molva' – 'Molva' – inbred line – 'Molva', etc. The length of the rows was 1.5 m. The distance between the rows was 30 cm. The sowing was manual. There were 30–35 plants of 'Molva' or 10–12 plants of one of the inbred lines in a row. Seeds were collected from all plants of each line. The number of seeds and number of plants of each line were taken into account to assess the average number of seeds per plant: the value was used for the across-lines statistics. The seeds were sown in 2021 to estimate the proportion of seeds resulted from cross-pollination using the morphological marker *det*: within the progenies, any plants with the indeterminate growth habit were hybrids with 'Molva', and the plants with determinate growth resulted from self-pollination. The results of the experiment are shown in Table 2.

Seed productivity, measured as the number of seeds per plant, decreased substantially with inbreeding. In the I_1 generation, the trait's mean value was 52.7 seeds per plant. This indicator dropped steadily across generations down to 13.2 seeds per plant in I_7: the decline confirms strong inbreeding depression for the trait.

In the context of this experiment, the fact is significant because when a plant can form fewer seeds, the competition among the developing seeds for assimilates becomes greater. Therefore, if ovaries with more heterozygous genotypes were advantageous, the increased competition could further increase the proportion of non-aborted ovaries (i.e., mature seeds) resulting from cross-pollination. However, we did not observe such a trend: there was some variation in this indicator, but it was stochastic, and with the exception of some excess in I_5, the proportion of seeds resulted from cross-pollination among all the seeds formed on plants within the lines of different inbred generations after growing adjacent to the heterostylous cultivar was almost the same. Thus, the seeds set as a result of both self-pollination and cross-pollination have equal chances for development on the same plant.

Table 2. **Seed productivity of inbred lines, and the dependence of the proportion of developed seeds from cross-pollination with the adjacent heterostylous cv. 'Molva' on the depth of inbreeding**

Таблица 2. **Семенная продуктивность инбредных линий и зависимость доли сформировавшихся семян, происходящих от переопыления с гетеростильным сортом 'Молва', от глубины инбридинга**

Inbreeding generation	Lines analyzed	Seeds per plant, Mean ± SE	Proportion of seeds from cross-pollination, Mean ± SE
I_1 (F_2)	22	52.7 ± 2.75	16.2 ± 1.51
I_2	21	34.6 ± 2.29	17.8 ± 1.27
I_3	21	15.2 ± 0.81	17.9 ± 1.83
I_4	21	15.1 ± 0.76	17.1 ± 2.09
I_5	21	14.5 ± 0.70	21.7 ± 1.75
I_6	21	13.6 ± 0.65	18.5 ± 1.75
I_7	21	13.2 ± 0.70	15.5 ± 1.55

Discussion

The cultivated cross-pollinator *F. esculentum* manifests a typical reaction to inbreeding. Main genetic load is eliminated mainly during two generations of selfing, and later the fitness continues reducing, down to a plateau, usually during three or four selfing generations. In the ontogenesis, ID was barely noticeable at the stage of seedling emergence, increased during further vegetative development (measured as the size of the largest leaf), and reached a maximum at the stage of grain filling, exceeding 0.5 (the level which allows the evolution of autogamy, according to some theoretical models). At the same time, the level of homozygotization does not influence competitive ability of developing seeds on a plant, i.e., the ovaries on the same plant resulted from both self- and cross-pollination have similar chances to reach maturity.

The phenomenon of ID enhancement during ontogeny has been documented for many species. Early-acting ID, i.e., ID at the stage of seed formation, also has been described in a number of published works; however, in most cases, the disturbances in seed development were due to strong deleterious recessives becoming homozygous. Such genetic load can be easily eliminated during self-pollination. In some cases, such mutations are maintained to provide early removal of selfed offsprings from a population and, therefore, to increase a share of outcrossed ones. It is especially useful when selfing prevention mechanisms are not very effective. Thus, selfing levels of aborted fruits of *Platypodium elegans* were 10% higher than those of seeds and seedlings; it was attributed to an early expression of genetic load (Hufford, Hamrick, 2003). Selfing levels of died seeds of *Caryocar brasiliense* were higher than those of viable seeds (Collevatti et al., 2009). Development of selfed seeds continuously varies in *Aconitum kusnezoffii*, i.e., the embryos are aborted at different stages; it was interpreted in terms of the expression of many deleterious alleles during seed maturation (Hao et al., 2012).

The embryonic lethality due to the homozygosity of strong deleterious recessives cannot be equated with the "true" ID. Such ovaries die in any case, regardless of the strength of competition for resources with other ovaries. The phenomenon of the effect of the genotype on competitiveness (if the competing genotypes do not carry embryonic lethals) has not yet been documented, apparently, for any plant species. In our work, the phenomenon of the absence of such competition was proved. This fact is very significant in the context of the evolution of self-pollination. So, if ovaries originated from outcrossing had advantages over the ones from self-pollination on the same plant, the evolution of autogamy would hardly be possible. Selfed ovaries would die off when any cross-pollination occurs, and mutations promoting selfing would tend to be eliminated from the population. When cross-pollination becomes impossible, self-pollinated ovaries might have a chance to develop. But if in a population that may have already partially adapted to selfing and reduced the level of ID the outcrossing is resumed, the outcrossed ovaries will prevent the development of selfed ones. On the other hand, if the heterozygosity level of the genotype of an ovary does not affect the probability that it will turn into a mature seed, less heterozygous ovaries have an opportunity to develop and, therefore, become the founders of self-pollinated lineages.

The absence of a noticeable effect of the level of heterozygosity in the ovary's genotype on its competitive ability during its development on a plant is very important for the start of the evolution towards self-pollination. The levels of ID at other developmental stages are apparently less crucial for a possibility of such evolution. Strong harmful recessives that cause selfed seeds to die off can be eliminated quite quickly after the process of such evolution has started. Further on, the elimination of weaker harmful alleles can gradually occur. This process can go on apparently for quite a long time. Ultimately, it is possible to obtain some optimal combination of genes, developing a sufficiently adapted self-pollinator, although complete disposal of ID at the later stages of ontogeny might fail to occur.

In this study, the selfed lines of *F. esculentum*, even the selfed interspecies hybrids *F. esculentum* × *F. homotropicum*, showed ID higher than 0.5. *F. esculentum* and *F. homotropicum* are very closely related species, obviously derived from a common ancestor. This ancestor had highly likely the same ID parameters as the cross-pollinator *F. esculentum*, i.e., ID > 0.5. However, it did not prevent the emergence of the autogamous species *F. homotropicum*.

Our experiment gives no answer to the question why the speciation of the self-pollinator *F. homotropicum* has started. The data presented do not allow us to speculate on this topic. It may have been the result of the isolation of small fragments of a crossbreeding population in mountains, where the self-fertility mutation became established. Apparently, it is not entirely correct to speculate how beneficial it is for a particu-

lar species to become a selfer. A more correct logic is that self-fertility mutations sometimes occur, but their evolutionary future, whether they will become founders of new species, or will be rejected by natural selection, depends on a number of conditions. Evidently, in most cases such mutations are eliminated from a population or maintained as a minor admixture. So, many self-fertile mutations of *F. esculentum* were isolated in a short time on experimental fields. It allows us to assume that such forms should arise quite often, but none of such mutants have become the basis for a new species in nature. However, there is an exception like *F. homotropicum*, when the one more self-fertile mutation was successfully combined with an increase in tolerance to ID.

Conclusion

This study showed that ovaries differing in heterozygosity levels of their genotypes had an equal chance to become mature seeds on a buckwheat plant. It looks like a key preadaptation for the possibility of evolution towards selfing. The levels of ID at the stages of autotrophic development are less important for the possibility of such evolution. So, the ID of vegetative development and seed yield in the cross-pollinating species *F. esculentum* significantly exceeds 0.5. It is highly likely that the ancestral form of contemporary buckwheat species manifested a similar ID level. Despite this fact, the emergence of the autogamous species *F. homotropicum*, closely related to *F. esculentum*, became possible.

References / Литература

Baker H.G. Self-compatibility and establishment after "long distance" dispersal. *Evolution*. 1955;9(3):347-349. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1955.tb01544.x

Boggs N.A., Nasrallah J.B., Nasrallah M.E. Independent S-locus mutations caused self-fertility in *Arabidopsis thaliana*. *PLoS Genetics*. 2009;5(3):e1000426. DOI: 10.1371/journal.pgen.1000426

Busch J.W., Delph L.F. The relative importance of reproductive assurance and automatic selection as hypotheses for the evolution of self-fertilization. *Annals of Botany*. 2012;109(3):553-562. DOI: 10.1093/aob/mcr219

Cheptou P.O. Does the evolution of self-fertilization rescue populations or increase the risk of extinction? *Annals of Botany*. 2019;123(2):337-345. DOI: 10.1093/aob/mcy144

Collevatti R.G., Estolano R., Garcia S.F., Hay J.D. Seed abortion in the bat pollinated neotropical tree species, *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae). *Botany*. 2009;87(11):1110-1115. DOI: 10.1139/B09-054

Cropano C., Place I., Manzanares Ch., Do Canto J., Lübberstedt Th., Studer B. et al. Characterization and practical use of self-compatibility in outcrossing grass species. *Annals of Botany*. 2021;127(7):841-852. DOI: 10.1093/aob/mcab043

Fesenko N.N. The system of buckwheat reproduction: three types of flower homostyly inheritance. In: N.V. Fesenko, L.I. Gudin, L.P. Lomteva, S.A. Stefanina (eds). *Proceedings of the 4th International Symposium on Buckwheat, Orel, Russia, 11–15 July 1989*. Orel; 1989. p.193-201.

Fesenko N.N., Fesenko I.N., Ohnishi O. Homostyly of two morphologically different lineages of *Fagopyrum homotropicum* Ohnishi is determined by locus *S4*, which is an *S*-locus related gene in the linkage group #4. *Fagopyrum*. 2006;23:11-15.

Hao Y.Q., Zhao X.F., She D.Y., Xu B., Zhang D.Y., Liao W.J. The role of late-acting self-incompatibility and early-acting inbreeding depression in governing female fertility in monkshood, *Aconitum kusnezoffii*. *PLoS One*. 2012;7(10):e47034. DOI: 10.1371/journal.pone.0047034

Hufford K.M., Hamrick J.L. Viability selection at three early life stages of the tropical tree, *Platypodium elegans* (Fabaceae, Papilionoideae). *Evolution*. 2003;57(3):518-526. DOI: 10.1111/j.0014-3820.2003.tb01543.x

Husband B., Schemske D.W. Evolution of the magnitude and timing of inbreeding depression in plants. *Evolution*. 1996;50(1):54-70. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1996.tb04472.x

Igic B., Busch J.W. Is self-fertilization an evolutionary dead end? *The New Phytologist*. 2013;198(2):386-397. DOI: 10.1111/nph.12182

Lande R., Schemske D.W. The evolution of self fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution*. 1985;39(1):24-40. DOI: 10.1111/j.1558-5646.1985.tb04077.x

Ohnishi O., Asano N. Genetic diversity of *Fagopyrum homotropicum*, a wild species related to common buckwheat. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 1999;46(4):389-398. DOI: 10.1023/A:1008640522979

Slatter L.M., Barth S., Manzanares Ch., Velmurugan J., Place I., Thorogood D. A new genetic locus for self-compatibility in the outcrossing grass species perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *Annals of Botany*. 2021;127(6):715-722. DOI: 10.1093/aob/mcaa140

Takebayashi N., Morell P.L. Is self-fertilization an evolutionary dead end? Revisiting an old hypothesis with genetic theories and a macroevolutionary approach. *American Journal of Botany*. 2001;88(7):1143-1150. DOI: 10.2307/3558325

Voylokov A., Korzun V., Börner A. Mapping of three self-fertility mutations in rye (*Secale cereal* L.) using RFLP, isozyme and morphological markers. *Theoretical and Applied Genetics*. 1998;97(1-2):147-153. DOI: 10.1007/s001220050879

Wright S.I., Kalisz S., Slotte T. Evolutionary consequences of self-fertilization in plants. *Proceedings. Biological Sciences*. 2013;280(1760):20130133. DOI: 10.1098/rspb.2013.0133

Information about the authors

Aleksey N. Fesenko, Dr. Sci. (Biology), Head of a Laboratory, Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, 10, bldg. 1, Molodezhnaya St., Streletsky Settlem., Orel 302502, Russia, fesenko.a.n@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-7658-3471

Ivan N. Fesenko, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, Federal Scientific Center of Legumes and Groat Crops, 10, bldg. 1, Molodezhnaya St., Streletsky Settlem., Orel 302502, Russia, ivanfesenko@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-3612-422x

Информация об авторах

Алексей Николаевич Фесенко, доктор биологических наук, заведующий лабораторией, Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур, 302502 Россия, Орел, пос. Стрелецкий, ул. Молодежная, 10, корп. 1, fesenko.a.n@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-7658-3471

Иван Николаевич Фесенко, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный научный центр зернобобовых и крупяных культур, 302502 Россия, Орел, пос. Стрелецкий, ул. Молодежная, 10, корп. 1, ivanfesenko@rambler.ru, https://orcid.org/0000-0002-3612-422x

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

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

The article was submitted on 01.07.2024; approved after reviewing on 28.10.2024; accepted for publication on 22.01.2025.
Статья поступила в редакцию 01.07.2024; одобрена после рецензирования 28.10.2024; принята к публикации 22.01.2025.

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.854.78
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-139-147

Наследование высокого содержания стеариновой кислоты в масле семян подсолнечника

Я. Н. Демурин[1], Ю. В. Чебанова[1], Т. А. Земцева[1], И. В. Киров[2]

[1] Федеральный научный центр Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта, Краснодар, Россия

[2] Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, Москва, Россия

Автор, ответственный за переписку: Яков Николаевич Демурин, genetic@vniimk.ru

Актуальность. Создание гибридов подсолнечника с полутвердым типом масла за счет повышенного содержания стеариновой кислоты привлекает внимание как диетологически обоснованная альтернатива пальмовому маслу и гидрогенизированным трансжирам. Изучение генетического контроля мутации высокостеариновости у различных источников необходимо для разработки научной стратегии селекции.
Материалы и методы. В работе использовали линии генетической коллекции: высокостеариновую высокоолеиновую ЛГ31, высокостеариновую низкоолеиновую ЛГ33, высокостеариновую низкоолеиновую ЛГ35, высокоолеиновую ВК1-клп, а также ВК101 и ВК580. Изучали семена поколений P, F_1 и F_2. Жирнокислотный состав определяли газожидкостной хроматографией на приборе «Хроматэк-Кристалл 2000».
Результаты. При скрещивании ВК580 × ЛГ33 в F_1 наблюдали неполное доминирование низкого содержания стеариновой кислоты с показателем h/d = –0,68 и расщепление в F_2 по дигенной схеме 9 : 6 : 1. При скрещивании ВК1-клп × ЛГ31 на высокоолеиновом фоне в F_1 также наблюдали неполное доминирование низкозначимого родителя с h/d = –0,76 с аналогичным дигенным расщеплением в F_2. Реципрокное скрещивание ВК101 × ЛГ35 показало в F_1 промежуточное наследование содержания стеариновой кислоты, а в F_2 наблюдали континуальное варьирование с появлением мутантного фенотипа линии ЛГ35 по дигенной схеме 15 : 1.
Заключение. Признак высокого содержания стеариновой кислоты контролировался дигенно. Линии ЛГ31 и ЛГ33, происходящие из одного источника, показали рецессивное наследование высокостеариновости, а линия ЛГ35 характеризовалась промежуточным наследованием признака. Высокостеариновый мутантный генотип es_1es_1 es_2es_2 максимально фенотипически экспрессировался в отсутствие мутации высокоолеиновости *Ol* масла семян.

Ключевые слова: линия, гибридизация, самоопыление, жирнокислотный состав, олеиновая кислота

Благодарности: исследования проведены в рамках выполнения проекта дополнительного финансирования № 082-3-2023-0005 «Разработка технологии создания гибридов подсолнечника с измененным жирнокислотным составом масла с использованием культуры незрелых зародышей и гидропонной системы выращивания растений» и гранта РНФ № 22-64-00076 в части изучения параметров варьирования жирнокислотного состава масла у инбредных линий генетической коллекции.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Демурин Я.Н., Чебанова Ю.В., Земцева Т.А., Киров И.В. Наследование высокого содержания стеариновой кислоты в масле семян подсолнечника. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):139-147. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-139-147

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-139-147

Inheritance of high stearic acid content in sunflower seed oil

Yakov N. Demurin[1], Yulia V. Chebanova[1], Tatiana A. Zemtseva[1], Ilya V. Kirov[2]

[1] V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, Krasnodar, Russia

[2] All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia

Corresponding author: Yakov N. Demurin, genetic@vniimk.ru

Background. Development of sunflower hybrids with a semisolid oil type induced by higher stearic acid content attracts attention as a nutritionally sound alternative to palm oil and hydrogenated trans fats. The genetic control of the high stearic mutation in different sources should be studied for the development of a scientific breeding strategy.
Materials and methods. The following lines from the genetic collection were tested: high-stearic high-oleic LG31, high-stearic low-oleic LG33, high-stearic low-oleic LG35, and high-oleic VK1-klp, as well as VK101 and VK580. Seeds of the P, F_1 and F_2 generations were studied. The fatty acid composition was analyzed with gas-liquid chromatography on a Chromatec-Crystal 2000 device.
Results. Incomplete dominance of low stearic acid content with h/d = −0.68 in F_1 and segregation in F_2 according to the digenic scheme 9 : 6 : 1 were observed in the VK580 × LG33 cross. Incomplete dominance of the low-stearic parent with h/d = −0.76 in F_1 and similar digenic segregation in F_2 were also recorded for the VK1-klp × LG31 cross on a high-oleic background. The reciprocal cross VK101 × LG35 showed intermediate inheritance of stearic acid content in F_1, while continual variation with the appearance of a mutant phenotype of the LG35 line according to the digenic scheme 15 : 1 was observed in F_2.
Conclusion. The trait of high stearic acid content was digenically controlled. Lines LG31 and LG33, originating from the same source, showed recessive inheritance of high stearic content, and line LG35 was characterized by intermediate inheritance of the trait. The high-stearic mutant genotype es_1es_1 es_2es_2 was phenotypically expressed to the maximum extent in the absence of a high-oleic mutation *Ol* in the seed oil.

Keywords: line, hybridization, selfing, fatty acids, oleic acid

Acknowledgements: the research was conducted within the framework of additional funding for Project No. 082-3-2023-0005 "Development of a technology for producing sunflower hybrids with modified fatty acid composition of oil using the culture of immature embryos and a hydroponic plant growing system". The research was also funded by the Russian Science Foundation under Grant No. 22-64-00076 in the part pertaining to studying the parameters of variation in the fatty acid composition of oil in inbred lines of the genetic collection.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Demurin Ya.N., Chebanova Yu.V., Zemtseva T.A., Kirov I.V. Inheritance of high stearic acid content in sunflower seed oil. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):139-147. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-139-147

Введение

Твердые жиры – необходимый компонент многих продуктов питания, таких как кондитерские изделия, выпечка, фритюр, маргарин и полуфабрикаты. Главными преимуществами этих жиров являются их твердофазное состояние при комнатной температуре и высокая окислительная стабильность. Твердость масел обусловлена высоким содержанием насыщенных жирных кислот: лауриновой ($C_{12:0}$), миристиновой ($C_{14:0}$), пальмитиновой ($C_{16:0}$) и стеариновой ($C_{18:0}$). Наиболее широко используемыми твердыми маслами являются гидрогенизированное растительное и фракционированное пальмовое.

На долю мирового потребления пальмового масла приходится до 35% от всех растительных масел. Оно широко используется в промышленности благодаря отсутствию трансжиров и значительному содержанию (до 40%) пальмитиновой кислоты в жирнокислотном составе, что приводит к повышению температуры плавления, высокому индексу окислительной стабильности, длительному сроку годности и относительно низкой стоимости (Sanyal et al., 2017). Однако увеличение производства пальмового масла наносит ущерб биоразнообразию за счет вырубки тропических лесов под плантации масличной пальмы, а повышенное потребление пальмитиновой кислоты ведет к увеличению уровня атерогенного «плохого» холестерина (LDL). В то же время потребление стеариновой кислоты не приводит к отрицательному диетологическому эффекту (Valenzuela et al., 2011). Наиболее богатыми стеариновой кислотой маслами являются масло какао и масло ши (24–37% и 29–55% $C_{18:0}$ соответственно), однако в масле какао содержится также до 30% пальмитиновой кислоты, в то время как в масле ши последней не более 8% (Honfo et al., 2014; Zzaman et al., 2014; Naik, Kumar, 2014).

Важным показателем пищевых масел является окислительная стабильность, связанная с содержанием ненасыщенных жирных кислот с двойными связями, так как именно они окисляются с накоплением токсичных продуктов прогоркания. Степень ненасыщенности жирных кислот, входящих в состав масла, интегративно показывает йодное число. Чем ниже данный показатель, тем более оксистабильно масло. Так, йодное число традиционного линолевого подсолнечного масла – 120–145 мг I_2/100 г, а масла ши – около 51 мг I_2/100 г. С диетологической точки зрения масло ши является наиболее полезным среди пищевых твердых масел.

Ежегодное производство масла ши составляет лишь 0,8 млн т, и такой объем не способен удовлетворить мировую потребность в твердых растительных маслах, в то время как мировое производство пальмового масла оценивается в 77,9, а подсолнечного – в 21,6 млн т.

Высокостеариновое высокоолеиновое подсолнечное масло может стать более полезной заменой пальмовому маслу и альтернативой дорогостоящему маслу ши благодаря также и агрономическим преимуществам подсолнечника как однолетней полевой культуры (Sanyal et al., 2017).

В масле семян подсолнечника содержатся две основные насыщенные жирные кислоты – пальмитиновая и стеариновая – с содержанием каждой на уровне 5% от суммы всех кислот. Селекционная работа, направленная на увеличение содержания насыщенных жирных кислот, стала возможной после открытия мутаций высокопальмитиновости и высокостеариновости. Все мутации высокостеариновости (HS) получены при использовании химического мутагенеза (Osorio et al., 1995; Fernández-Moya et al., 2002) и рассматриваются как перспективные в практической селекции.

Испанские ученые провели исследование генетического контроля высокого содержания стеариновой кислоты (около 25%) у мутантной линии подсолнечника CAS-3. Было показано, что признак контролируется двумя рецессивными аллелями в двух локусах Es_1 и Es_2. При этом ген es_1 оказывает более сильное влияние на повышение содержания $C_{18:0}$, чем es_2, а низкое значение стеариновой кислоты дикого типа показывает частичное доминирование (Pérez-Vich et al., 1999). Также был изучен генетический контроль каждого гена в отдельности и получены среднестеариновые линии CAS-19 и CAS-20 (Pérez-Vich et al., 2004b). В ходе гибридологического анализа высказывалось предположение о сцеплении аллелей высокостеариновости es_2 и высокоолеиновости *Ol* (Pérez-Vich et al., 2000). Дальнейшие исследования выявили еще один рецессивный ген es_3, вызывающий очень высокое содержание стеариновой кислоты (до 35%) у линии CAS-14 (Pérez-Vich et al., 2006b), причем максимальное проявление этого мутантного фенотипа происходит только в условиях повышенной температуры в период созревания семян и при отсутствии эпистатического действия со стороны мутации es_1.

Молекулярно-генетическое изучение мутаций высокостеариновости показало, что локус Es_1 локализован в первой группе сцепления (LG1), а Es_3 – в восьмой группе (LG8) на генетической карте подсолнечника (Pérez-Vich et al., 2006a). При этом для Es_3 установлен SSR-маркер с генетическим расстоянием 0,5 сМ. Кроме того, повышение содержания стеариновой кислоты у гомозиготы es_1es_1 могут вызывать еще три минорных гена из разных групп сцепления LG3, 11 и 13 (Pérez-Vich et al., 2004a).

Селекционным результатом вышеописанных исследований по биохимической генетике липидов стало создание первой в мире серии средне- и высокостеариновых высокоолеиновых гибридов подсолнечника с торговым названием «Нутрисан» аргентинской фирмой «Адванта» в 2008 г. (Sanyal et al., 2017).

В генетической коллекции подсолнечника Всероссийского научно-исследовательского института масличных культур имени В.С. Пустовойта (ВНИИМК) изучаются линии различного происхождения с высокими значениями (от 12 до 23%) стеариновой кислоты в масле семян (Demurin et al., 2022). Кроме того, во ВНИИМК впервые в России создан высокоолеиновый высокостеариновый гибрид подсолнечника Стеарин, переданный в госсортоиспытание в 2024 г. По качеству масла этот гибрид отличается высоким содержанием стеариновой (13%) и олеиновой (75%) кислот, что обуславливает как твердую консистенцию масла уже при температуре +5°С, так и его высокую окислительную стабильность (Demurin et al., 2024).

Цель исследования – провести гибридологический анализ признака высокого содержания стеариновой кислоты в масле семян подсолнечника у образцов генетической коллекции на различных генотипических средах.

Материалы и методы

Исследования проводили в период 2018–2023 гг. на экспериментальной базе ВНИИМК (г. Краснодар) в лаборатории генетики.

В работе использовали образцы генетической коллекции подсолнечника: высокостеариновую высокооле-

иновую линию ЛГ31 (HSHO), высокостеариновую низкоолеиновую линию ЛГ33 (HSLO), высокостеариновую низкоолеиновую линию ЛГ35, высокоолеиновую линию ВК1-клп (НО), линии со стандартным содержанием жирных кислот – ВК101 и ВК580. Линии ЛГ31 и ЛГ33 имеют общее происхождение от самоопыления и отбора из расщепляющейся гибридной популяции иностранного гибрида. Линия ЛГ35 связана родословной с селекционной линий ВК276 после направленного отбора на повышение содержания стеариновой кислоты.

Растения выращивали в полевых условиях и камерах фитотронно-тепличного комплекса (ФТК). Посев выполняли по схеме 70 × 35 см при густоте стояния 40 000 шт./га. В начале цветения растения изолировали с помощью индивидуальных сетчатых изоляторов и проводили самоопыление или гибридизацию с помощью ручных кастрации и опыления.

В каждом поколении (P, F_1 и F_2) оценивали содержание стеариновой кислоты как в средней пробе с корзинки, так и в отдельных семенах. Состав жирных кислот масла семян определяли на экспериментальной базе лаборатории биохимии с помощью метода газожидкостной хроматографии метиловых эфиров жирных кислот на приборе «Хроматэк-Кристалл 2000» с автоматическим дозатором ДАЖ-2М (рис. 1). Использовали капиллярную колонку SolGelWax 30 м × 0,25 мм × 0,5 мкм в токе газа-носителя – гелия, со скоростью 22 см/с, с программированием температуры в пределах 170–230°С. Получение ме-

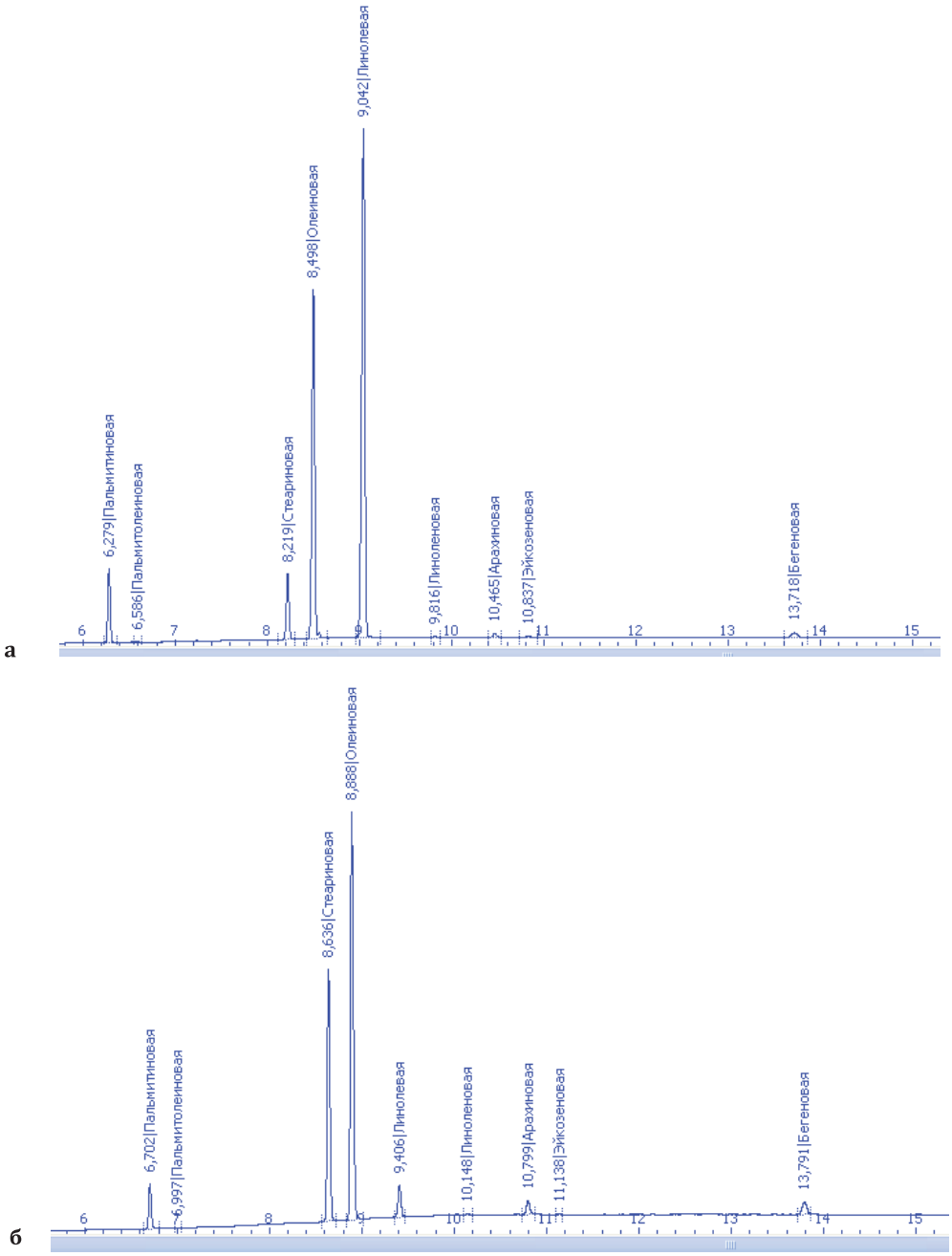


Рис. 1. Хроматограмма метиловых эфиров жирных кислот масла из семян линий подсолнечника: а – ВК101, норма, б – ЛГ31, HSHO

Fig. 1. Chromatogram of methyl esters of fatty acids in sunflower seed oil: а – VK101, standard, and б – LG31, HSHO

тиловых эфиров и их хроматографирование выполняли в соответствии с нормативными методами (GOST 31663-2012…, 2019; GOST P 31665-2012…, 2019). Для предварительной оценки жирнокислотного состава масла в семенах использовали метод ИК-спектрометрии на приборе MATRIX-I Bruker Optics по методике, принятой в лаборатории биохимии ВНИИМК.

Степень доминирования признака содержания стеариновой кислоты рассчитывали по формуле как соотношение h/d (Mather, Jinks, 1982). Статистическую обработку выполнили с помощью приложений ANOVA в Excel.

Результаты

Десятикратный размах варьирования содержания стеариновой кислоты у исходных родительских линий – от 2,0 до 21,2% – представлен в таблице 1. При этом мутация высокоолеиновости *Ol* у линии ЛГ33 снижает фенотипическую экспрессивность мутаций высокостеариновости с 21,2 до 15,4% по сравнению с линией ЛГ31.

Для проведения гибридологического анализа признака в 2020–2021 гг. проведены скрещивания линий генетической коллекции и получены семена F_1 и после самоопыления растений F_1 получены семена F_2.

При скрещивании линий ВК580 × ЛГ33 с различным содержанием стеариновой кислоты на низкоолеиновом фоне, то есть без участия мутации высокоолеиновости, в F_1 наблюдали неполное доминирование низкозначимого родителя при показателе h/d, равном –0,86 и –0,5, в среднем за два года –0,68, что указывает на рецессивность признака высокостеариновости (табл. 2).

В поколении F_2 ВК580 × ЛГ33 индивидуально анализировали 114 семянок. При этом наблюдали распределение значений на три фенотипических класса по содержанию стеариновой кислоты. В низкостеариновый класс вошли 74 семянки, в промежуточный – 31 и в высокостеариновый класс – 9 семянок (табл. 3). Данное распределение соответствует модели дигенного расщепления 9 : 6 : 1 при $\chi^2 = 5{,}24$, $p_0 > 0{,}05$.

При скрещивании линий с различным содержанием стеариновой кислоты ВК1-клп × ЛГ31 на высокоолеиновом фоне, то есть когда обе родительские линии гомозиготны по мутации высокоолеиновости, в поколении F_1 наблюдается аналогичное неполное доминирование содержания стеариновой кислоты с показателем h/d, равном –0,77 и –0,74, в среднем за два года –0,76. Кроме того, в данном случае присутствует и доминирование по олеиновой кислоте с h/d, равном 0,84 и 0,60, в среднем за два года 0,72, поскольку в F_1 снято эпистатическое действие мутаций *es* над *Ol* (табл. 4).

При скрещивании ВК1-клп × ЛГ31 в поколении F_2 наблюдали распределение значений содержания стеариновой кислоты на три фенотипических класса. Из 148 проанализированных семянок к низкостеариновому классу были отнесены 93, к промежуточному – 45 и к высокостеариновому – 10 семянок (табл. 5). Данное распределение соответствует модели дигенного генетического контроля 9 : 6 : 1 при $\chi^2 = 3{,}59$, $p_0 > 0{,}05$. При этом в масле одной семянки наблюдали одновременно высокое содержание стеариновой (21,4%) и олеиновой (64,8%) кислот, что предполагает гомозиготное состояние генов es_1, es_2 и *Ol*.

В условиях камеры искусственного климата ФТК в 2018–2019 гг. проведено реципрокное скрещивание нормальной линии ВК101 с другим источником высокостеариновости – линией ЛГ35. В F_1 наблюдали промежуточное наследование признака содержания стеариновой кислоты на низкоолеиновом фоне с близким к нулевому среднему значению степени доминирования h/d (табл. 6).

Таблица 1. Жирнокислотный состав масла семян инбредных линий подсолнечника генетической коллекции ВНИИМК

Table 1. Fatty acid composition of seed oil in inbred sunflower lines of the VNIIMK genetic collection

Линия, фенотип	Содержание жирных кислот, %				
	пальмитиновая	стеариновая	олеиновая	линолевая	другие
ЛГ31, HSHO	5,1	15,4	73,8	2,1	3,6
ЛГ33, HSLO	5,9	21,2	16,9	53,3	2,7
ЛГ35, HSLO	5,3	14,1	45,8	32,5	2,3
ВК1-клп, HO	3,7	2,8	89,4	2,1	2,0
ВК580, норма	5,6	2,0	31,2	59,9	1,2
ВК101, норма	5,6	6,1	46,5	39,8	2,0
$НСР_{05}$	0,4	1,3	2,4	2,3	-

Таблица 2. Наследование признака высокостеариновости в F_1 ВК580 × ЛГ33

Table 2. Inheritance of the high stearic content trait in F_1 of VK580 × LG33

Генотип	2020 г.		2021 г.	
	$C_{18:0}$, %	h/d	$C_{18:0}$, %	h/d
ВК580	3,2	–0,86	2,0	–0,5
F_1 ВК580 × ЛГ33	4,6		7,0	
ЛГ33	22,6		21,9	

Таблица 3. Гибридологический анализ мутации высокостеариновости в семенах F_2 ВК580 × ЛГ33, n = 114
Table 3. Hybridological analysis of the high-stearic mutation in the F_2 seeds of VK580 × LG33, n = 114

Поколение	Фенотип ($C_{18:0}$, %)	Генотип	Расщепление	Число семянок в классе, шт.
P_1 (ВК580)	2,0	$Es_1Es_1\ Es_2Es_2$	–	–
P_2 (ЛГ33)	21,9	$es_1es_1\ es_2es_2$	–	–
F_1	7,0	$Es_1es_1\ Es_2es_2$	–	–
F_2	3,1–6,9	$Es_1–\ Es_2–$	9	74
	7,0–18,0	$Es_1–\ es_2es_2,\ es_1es_1\ Es_2–$	6	31
	18,1–26,0	$es_1es_1\ es_2es_2$	1	9
χ^2 9 : 6 : 1 = 5,24, $p_0 > 0,05$				

Таблица 4. Наследование признаков высокостеариновости и высокоолеиновости в F_1 ВК1-клп × ЛГ31
Table 4. Inheritance of the high oleic and high stearic content traits in F_1 of VK1-klp × LG31

Генотип	2020 г.				2021 г.			
	$C_{18:0}$, %	h/d	$C_{18:1}$, %	h/d	$C_{18:0}$, %	h/d	$C_{18:1}$, %	h/d
ВК1-клп	3,3	–0,77	90,0	0,84	3,5	–0,74	89,8	0,60
F_1 (ВК1-клп × ЛГ31)	5,1		88,5		5,4		86,4	
ЛГ31	18,6		70,5		18,0		72,4	

Таблица 5. Гибридологический анализ мутации высокостеариновости в семенах F_2 ВК1-клп × ЛГ31, n = 148
Table 5. Hybridological analysis of the high-stearic mutation in the F_2 seeds of VK1-klp × LG31, n = 148

Поколение	Фенотип ($C_{18:0}$, %)	Генотип	Расщепление	Число семянок в классе, шт.
P_1 (ВК-1 клп)	3,5	$Es_1Es_1\ Es_2Es_2$	–	–
P_2 (ЛГ31)	18,0	$es_1es_1\ es_2es_2$	–	–
F_1	5,4	$Es_1es_1\ Es_2es_2$	–	–
F_2	1,8–6,9	$Es_1–\ Es_2–$	9	93
	7,0–14,7	$Es_1–\ es_2es_2,\ es_1es_1\ Es_2–$	6	45
	14,8–22,5	$es_1es_1\ es_2es_2$	1	10
χ^2 9 : 6 : 1 = 3,59, $p_0 > 0,05$				

Таблица 6. Наследование высокого содержания стеариновой кислоты в поколении F_1 реципрокных скрещиваний линий ВК101 и ЛГ35
Table 6. Inheritance of high stearic acid content in the F_1 generation from reciprocal crosses between the VK101 and LG35 lines

Генотип	$C_{18:0}$, %	h/d
ВК101	6,1	–
ЛГ35	11,6	–
F_1 ВК101 × ЛГ35	8,4	–0,16
F_1 ЛГ35 × ВК101	8,5	0,13

В 2019 г. в полевых условиях растения F_1 ЛГ35 × ВК101 принудительно самоопылили под индивидуальными изоляторами для получения семян F_2 с последующим анализом жирнокислотного состава масла (рис. 2).

В нашей работе использовали три линии, полученные из двух разных источников высокостеариновости. Линии ЛГ31 (15% $C_{18:0}$) и ЛГ33 (22% $C_{18:0}$) происходят из расщепляющейся популяции иностранного гибрида, однако первая создана на высокоолеиновом фоне, а вторая – на линолевом. Тем не менее в обоих случаях рецессивный мутантный фенотип контролируется дигенно. Эти наши данные соответствуют результатам изучения наследования признака высокостеариновости испанскими учеными. Кроме того, мы также подтверждаем не имеющий доказательного объяснения факт более высокого содержания стеариновой кислоты в фенотипе двойной гомозиготы es_1es_1 es_2es_2 на линолевом фоне по отношению к высокоолеиновому (Salas et al., 2014).

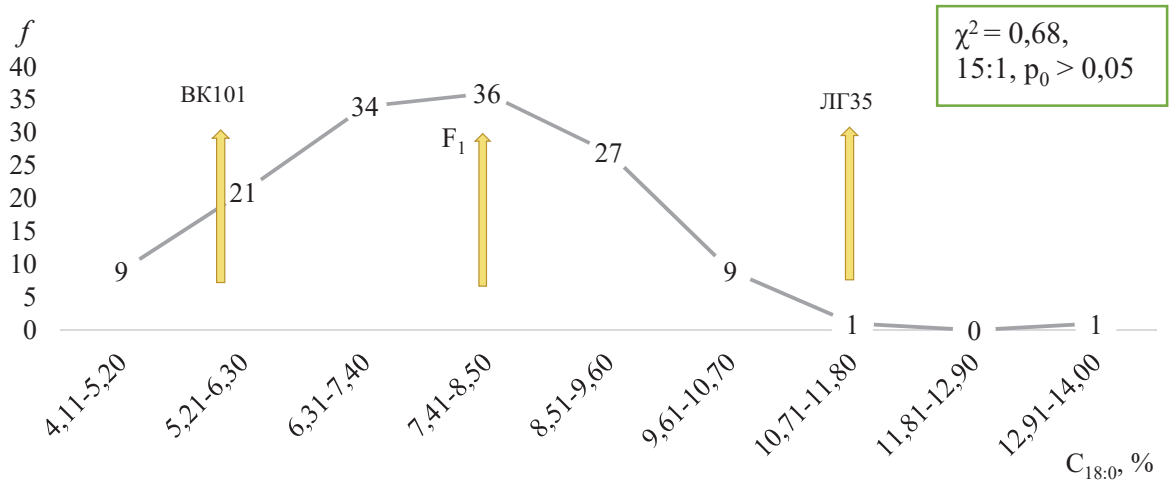


Рис. 2. Распределение значений содержания стеариновой кислоты в масле семян поколения F_2 ЛГ35 × ВК101, n = 138

Fig. 2. Distribution of stearic acid content values in the seed oil of the F_2 generation from LG35 × VK101, n = 138

При этом наблюдали континуальное варьирование без разделения на дискретные фенотипические классы с частотой появления 1/16 семянок (11 из 138 шт.) с мутантным фенотипом, соответствующим линии ЛГ35, что согласуется с дигибридной схемой наследования рецессивного признака 15 : 1 (χ^2 = 0,68, p_0 > 0,05).

Обсуждение

После обнаружения у подсолнечника мутаций высокого содержания стеариновой кислоты испанскими учеными в 90-е годы прошлого века (Osorio et al., 1995) было начато изучение генетического контроля этих мутаций, их биохимических особенностей, физико-химических свойств нового типа масла, а также предпринято их селекционное использование.

Если обобщить все публикации, то в генетическом контроле признака высокостеариновости участвуют рецессивные аллели как минимум пяти различных *Es*-генов: четыре в линии CAS-3 и один в линии CAS-14. Очевидно, что такой многофакторный контроль определяется многоэтапностью биосинтеза жирных кислот и триглицеридов.

Гипотетически максимальное фенотипическое проявление признака высокостеариновости возможно: (1) при блокировке активности фермента десатуразы, катализирующего превращение стеариновой кислоты в олеиновую в пластидах; (2) при повышении селективной активности фермента тиоэстеразы, высвобождающего стеариновую кислоту от АПБ с интенсификацией ее выхода из пластиды в цитоплазму; (3) при повышении селективной активности фермента ацилтрансферазы, способствующего избирательному встраиванию стеариновой кислоты в триглицериды на структурах ЭПР при биосинтезе олеосом.

Предложено обоснованное предположение о связи мутации es_1 с нарушением активности десатуразы стеариновой кислоты в клетках зародыша при созревании семян (Cantisán et al., 2000).

Второй источник признака высокостеариновости – линия ЛГ35 (14% $C_{18:0}$) – происходит из селекционного материала ВНИИМК. Он также показал дигенный контроль изучаемой мутации с промежуточным наследованием в F_1. В ходе дальнейшей работы предполагается провести тест на аллелизм двух наших источников высокостеариновости. Подобная работа испанских ученых по совмещению в одном генотипе разных мутаций высокостеариновости не привела к повышению уровня этой кислоты в масле, однако позволила установить важный факт эпистаза es_1 над es_3 (Pérez-Vich et al., 2006b).

В последнее время для расширения размаха наследственной изменчивости жирнокислотного состава масла наряду с химическим и физическим мутагенезом предлагается использовать и биологический мутагенез за счет активации транспозонов (Kirov, 2023).

Создание гибридов подсолнечника с высоким содержанием не атерогенной насыщенной стеариновой кислоты для получения твердых жиров без атерогенных транс-изомеров обосновано с диетологической точки зрения. При любом генетическом контроле биохимических признаков качества масла генотипом зародыша семени – рецессивном, как в случае с высокостеариновостью или доминантном, как в случае с высокоолеиновостью, – требуется создание обеих родительских линий с измененным признаком для сохранения желаемого уровня качества масла в товарных семенах гибрида.

Заключение

На основании менделевского генетического анализа признака высокого содержания стеариновой кислоты в масле семян подсолнечника – от 14 до 21% (при диком типе – от 2 до 6%) – у гибридов первого и второго поколений комбинации скрещивания высокостеариновых линий ЛГ31, ЛГ33 и ЛГ35 с низкостеариновыми ВК580, ВК1-клп и ВК101 сделано предположение о дигенном контроле высокостеаринового фенотипа. При этом для линий ЛГ31 и ЛГ33 в F_1 наблюдали неполное доминирование дикого типа, а для линии ЛГ35 – промежуточное наследование. Мутация высокоолеиновости *Ol* в гомозиготном состоянии снижает фенотипическую экспрессивность мутаций высокостеариновости у генотипа es_1es_1 es_2es_2 с 21,2 до 15,4% при сравнении линий ЛГ33 и ЛГ31.

References / Литература

Cantisán S., Martínez-Force E., Garcés R. Enzymatic studies of high stearic acid sunflower seed mutants. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2000;38(5):377-382. DOI: 10.1016/S0981-9428(00)00758-0

Demurin Y., Chebanova Y., Zemtseva T. Variability and inheritance of high stearic acid content in the seed oil of sunflower inbred lines. *Helia.* 2022;45(77):127-133. DOI: 10.1515/helia-2022-0016

Demurin Ya.N, Chebanova Yu.V., Zemtseva T.A., Peretyagina T.M., Rubanova O.A., Frolov S.S. High stearic sunflower hybrid Stearin. *Oil Crops*. 2024;2(198):126-129. [in Russian] (Демурин Я.Н., Чебанова Ю.В., Земцева Т.А., Перетягина Т.М., Рубанова О.А., Фролов С.С. Высокостеариновый гибрид подсолнечника Стеарин. *Масличные культуры*. 2024;2(198):126-129). DOI: 10.25230/2412-608X-2024-2-198-126-129

Fernández-Moya V., Martínez-Force E., Garcés R. Temperature effect on a high stearic acid sunflower mutant. *Phytochemistry*. 2002;59(1):33-38. DOI: 10.1016/s0031-9422(01)00406-x

GOST 31663-2012. Interstate standard. Vegetable oils and animal fats. Determination of methyl esters of fatty acids by gaz chromatography method. Moscow: Standartinform; 2019. [in Russian] (ГОСТ 31663-2012. Межгосударственный стандарт. Масла растительные и жиры животные. Определение методом газовой хроматографии массовой доли метиловых эфиров жирных кислот. Москва: Стандартинформ; 2019). URL: https://docs.cntd.ru/document/1200104486 [дата обращения: 30.11.2024].

GOST R 31665-2012. Interstate standard. Vegetable oils and animal fats. Preparation of methyl esters of fatty acids. Moscow: Standartinform; 2019. [in Russian] (ГОСТ Р 31665-2012. Межгосударственный стандарт. Масла растительные и жиры животные. Получение метиловых эфиров жирных кислот. Москва: Стандартинформ; 2019). URL: https://docs.cntd.ru/document/1200104357 [дата обращения: 30.11.2024].

Honfo F.G., Akissoe N., Linnemann A.R., Soumanou M., Van Boekel M.A.J.S. Nutritional composition of shea products and chemical properties of shea butter: a review. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2014;54(5):673-686. DOI: 10.1080/10408398.2011.604142

Kirov I. Toward transgene-free transposon-mediated biological mutagenesis for plant breeding. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(23):17054. DOI: 10.3390/ijms242317054

Mather K., Jinks J.L. Components of means: additive and dominance effects. In: K. Mather, J.L. Jinks (eds). *Biometrical Genetics*. 3rd ed. Boston, MA: Springer; 1982. p.65-81. DOI: 10.1007/978-1-4899-3406-2

Naik B., Kumar V. Cocoa butter and its alternatives: a review. *Journal of Bioresource Engineering and Technology*. 2014;1:7-17.

Osorio J., Fernández-Martínez J.M., Mancha M., Garcés R. Mutant sunflowers with high concentration of saturated fatty acids in the oil. *Crop Science*. 1995;35(3):739-742. DOI: 10.2135/cropsci1995.0011183x003500030016x

Pérez-Vich B., Garcés R., Fernández-Martínez J., Genetic control of high stearic acid content in the seed oil of the sunflower mutant CAS-3. *Theoretical and Applied Genetics*. 1999;99:663-669. DOI: 10.1007/s001220051282

Pérez-Vich B., Garcés R., Fernández-Martínez J.M. Genetic relationships between loci controlling the high stearic and the high oleic acid traits in sunflower. *Crop Science*. 2000;40(4):990-995. DOI: 10.2135/cropsci2000.404990x

Pérez-Vich B., Knapp S.J., Leon A.J., Fernández-Martínez J.M., Berry S.T. Mapping minor QTL for increased stearic acid content in sunflower seed oil. *Molecular Breeding*. 2004a;13(4):313-322. DOI: 10.1023/B:MOLB.0000034081.40930.60

Pérez-Vich B., Leon A.J., Grondona M., Velasco L., Fernández-Martínez J.M. Molecular analysis of the high stearic acid content in sunflower mutant CAS-14. *Theoretical and Applied Genetics*. 2006a;112(5):867-875. DOI: 10.1007/s00122-005-0188-8

Pérez-Vich B., Muñoz-Ruz J., Fernández-Martínez J.M. Developing midstearic acid sunflower lines from a high stearic acid mutant. *Crop Science*. 2004b;44(1):70-75. DOI: 10.2135/cropsci2004.7000b

Pérez-Vich B., Velasco L., Munoz-Ruz J., Fernández-Martínez J.M. Inheritance of high stearic acid content in the sunflower mutant CAS-14. *Crop Science*. 2006b;46(1):22-29. DOI: 10.2135/cropsci2004.0723

Salas J.J., Martinez-Force E., Harwood J.L., Venegas-Calerón M., Aznar-Moreno J.A, Moreno Pérez A.J. et al. Biochemistry of high stearic sunflower, a new source of saturated fats. *Progress in Lipid Research*. 2014;55:30-42. DOI: 10.1016/j.plipres.2014.05.001

Sanyal A., Merrien A., Decocq G., Fine F. Stearic sunflower oil as a sustainable and healthy alternative to palm oil. A review. *Agronomy for Sustainable Development*. 2017;37(3):18. DOI: 10.1007/s13593-017-0426-x

Valenzuela A., Delplanque B., Tavella M. Stearic acid: A possible substitute for trans fatty acids from industrial origin. *Grasas y Aceites*. 2011;62(2):131-138. DOI: 10.3989/gya.033910

Zzaman W., Issara U., Febrianto N., Yang T. Fatty acid composition, rheological properties and crystal formation of rambutan fat and cocoa butter. *International Food Research Journal*. 2014;21(3):1019-1023.

Информация об авторах

Яков Николаевич Демурин, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный научный центр Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта, 350038 Россия, Краснодар, ул. Филатова, 17, genetic@vniimk.ru, https://orcid.org/0000-0003-3903-020X

Юлия Владимировна Чебанова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный научный центр Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта, 350038 Россия, Краснодар, ул. Филатова, 17, aqvablue@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7421-4800

Татьяна Александровна Земцева, младший научный сотрудник, Федеральный научный центр Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В.С. Пустовойта, 350038 Россия, Краснодар, ул. Филатова, 17, kovalenko_tanya2010@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7912-904X

Илья Владимирович Киров, кандидат биологических наук, заведующий лабораторией, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии, 127550 Россия, Москва, ул. Тимирязевская, 42, kirovez@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-3885-3837

Information about the authors

Yakov N. Demurin, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, 17 Filatova St., Krasnodar 350038, Russia, genetic@vniimk.ru, https://orcid.org/0000-0003-3903-020X

Yulia V. Chebanova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, 17 Filatova St., Krasnodar 350038, Russia, aqvablue@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7421-4800

Tatiana A. Zemtseva, Associate Researcher, V.S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, 17 Filatova St., Krasnodar 350038, Russia, kovalenko_tanya2010@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-7912-904X

Ilya V. Kirov, Cand. Sci. (Biology), Head of a Laboratory, All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, 42 Timiryazevskaya St., Moscow 127550, Russia, kirovez@gmail.com, https://orcid.org/0000-0003-3885-3837

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

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

Статья поступила в редакцию 26.11.2024; одобрена после рецензирования 03.12.2024; принята к публикации 03.02.2025.
The article was submitted on 26.11.2024; approved after reviewing on 03.12.2024; accepted for publication on 03.02.2025.

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 634.72:577.2:632.4
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-148-157

Молекулярный скрининг сортов и отборных форм смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина по устойчивости к почковому клещу

А. С. Лыжин, Т. В. Жидехина

Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, Мичуринск, Россия

Автор, ответственный за переписку: Александр Сергеевич Лыжин, Ranenburzhetc@yandex.ru

Актуальность. Почковый клещ (*Cecidophyopsis ribis* Westw.) – опасный вредитель черной смородины (*Ribes nigrum* L.), поэтому создание устойчивых к *C. ribis* сортов – важное направление многих селекционных программ. Цель исследования – идентификация аллелей гена устойчивости к почковому клещу *Ce* у сортов и отборных сеянцев смородины черной селекции Федерального научного центра имени И.В. Мичурина.
Материалы и методы. Объектами исследования являлись 22 сорта и 41 отборная форма смородины черной. Выявление аллеля устойчивости *Ce* к почковому клещу проводили с использованием диагностических ДНК-маркеров GMresa и Ce-AFLP.
Результаты и выводы. Изучаемые сорта смородины черной характеризовались отсутствием маркеров GMresa и Ce-AFLP (рецессивный гомозиготный генотип *cece*). Среди проанализированных отборных селекционных форм смородины черной доминантный аллель резистентности *Ce* идентифицирован у 51,2% форм. Результаты, полученные для маркеров GMresa и Ce-AFLP, характеризовались 100-процентным совпадением распределения целевых ампликонов в изучаемой выборке. Перспективными генетическими источниками устойчивости смородины черной к *C. ribis*, защищенными геном *Ce*, являются отборные формы 1448-6-49 (762-5-82 × ‘Экзотика’), 1511-4-68 (977-31-54 × 747-1270), 34-3-20 (‘Шалунья’ × ‘Грация’), 35-4-135 (‘Грация’ × ‘Сенсей’), 35-4-148 (‘Грация’ × ‘Чернавка’), 35-5-4 (‘Кипиана’ × ‘Диво Звягиной’), 35-5-36 (‘Кипиана’ × ‘Чернавка’), 35-5-147 (1448-6-49 × ‘Диво Звягиной’), имеющие гетерозиготный генотип (*Cece*), и сеянцы 31-1-72 (1511-4-68 × ‘Лючия’), 31-2-33, 31-2-35 (‘Кипиана’ × св. оп.), 34-2-36 (‘Грация’ × св. оп.), 35-6-138 (1448-6-49 × самоопыление), 38-10-1, 38-10-5, 38-10-7, 38-10-9, 38-10-13, 38-10-16, 38-10-17 (‘Грация’ × ‘Дар Смольяниновой’), характеризующиеся гетерозиготным или доминантным гомозиготным генотипом (*Cece* или *CeCe*).

Ключевые слова: *Ribes nigrum*, *Cecidophyopsis ribis*, генотип, молекулярные маркеры, устойчивость, ген *Ce*

Благодарности: работа выполнена в рамках проекта Минобрнауки России по соглашению № 075-15-2021-1050 и тематического плана ФНЦ имени И.В. Мичурина по проекту FGSU-2022-0001.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Лыжин А.С., Жидехина Т.В. Молекулярный скрининг сортов и отборных форм смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина по устойчивости к почковому клещу. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):148-157. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-148-157

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-148-157

Molecular screening of black currant cultivars and selected forms developed at the I.V. Michurin Federal Scientific Center for resistance to gall mite

Alexander S. Lyzhin, Tatiana V. Zhidekhina

I.V. Michurin Federal Scientific Center, Michurinsk, Russia

Corresponding author: Alexander S. Lyzhin, Ranenburzhetc@yandex.ru

Background. The gall mite (*Cecidophyopsis ribis* Westw.) is a dangerous pest of black currant (*Ribes nigrum*), therefore the development of cultivars resistant to *C. ribis* is an important trend in many breeding programs. The objective of the study was to identify alleles of the gall mite resistance *Ce* gene in black currant cultivars and selected seedlings released at the I.V. Michurin Federal Scientific Center.
Materials and methods. The tested material included 22 cultivars and 41 selected forms of black currant. The gall mite resistance allele of the *Ce* gene was identified using diagnostic DNA markers: GMresa and Ce-AFLP.
Results and conclusion. The studied black currant cultivars were characterized by the absence of the GMresa and Ce-AFLP markers (recessive homozygous genotype *cece*). Among the analyzed selected forms of black currant, the dominant resistance allele *Ce* was identified in 51.2% of forms. The results obtained for the GMresa and Ce-AFLP markers showed 100% matching in the distribution of target amplicons within the studied sample. Promising genetic sources of black currant resistance to *C. ribis* protected by the *Ce* gene were identified: 1448-6-49 (762-5-82 × 'Ekzotika'), 1511-4-68 (977-31-54 × 747-1270), 34-3-20 ('Shalunya' × 'Gratsiya'), 35-4-135 ('Gratsiya' × 'Sensey'), 35-4-148 ('Gratsiya' × 'Chernavka'), 35-5-4 ('Kipiana' × 'Divo Zvyaginoy'), 35-5-36 ('Kipiana' × 'Chernavka'), and 35-5-147 (1448-6-49 × 'Divo Zvyaginoy'), with a heterozygous genotype (*Cece*), as well as seedlings 31-1-72 (1511-4-68 × 'Lyuchiya'), 31-2-33, 31-2-35 ('Kipiana' × open pollination), 34-2-36 ('Gratsiya' × open pollination), 35-6-138 (1448-6-49 × self-pollination), 38-10-1, 38-10-5, 38-10-7, 38-10-9, 38-10-13, 38-10-16, and 38-10-17 ('Gratsiya' × 'Dar Smolyaninovoy'), with a heterozygous or dominant homozygous genotype (*Cece* or *CeCe*).

Keywords: *Ribes nigrum*, *Cecidophyopsis ribis*, genotype, molecular markers, resistance, *Ce* gene

Acknowledgments: the research was performed within the framework of the project of the Ministry of Science and Higher Education of Russia under Agreement No. 075-15-2021-1050 and the theme plan of the I.V. Michurin Federal Scientific Center, Project No. FGSU-2022-0001.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Lyzhin A.S., Zhidekhina T.V. Molecular screening of black currant cultivars and selected forms developed at the I.V. Michurin Federal Scientific Center for resistance to gall mite. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):148-157. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-148-157

Введение

Почковый клещ (*Cecidophyopsis ribis* Westw.) – опасный вредитель черной смородины (*Ribes nigrum* L.). Поврежденные клещом почки перестают развиваться и со временем засыхают, при сильном заселении на восприимчивых сортах он может повредить до 80% почек. Урожай смородины от повреждения почек *C. ribis*, по сообщениям разных авторов, может снижаться в 1,5–4 раза (Zhidyokhina et al., 2013; Kikas et al., 2022). Почковый клещ также является переносчиком вируса реверсии смородины черной (blackcurrant reversion virus, BRV) (Juškytė et al., 2022; Moročko-Bičevska et al., 2022). Поэтому создание устойчивых к *C. ribis* сортов – важное направление многих селекционных программ по смородине (Bendokas et al., 2013; Sazonov et al., 2016; Mazeikiene et al., 2019).

Устойчивость к почковому клещу у смородины черной контролируется моногенно; идентифицировано два гена устойчивости – *Ce* (источник – крыжовник *R. uva-crispa* L.) (Knight et al., 1974) и *P* (источник – сибирский подвид смородины черной *R. nigrum* subsp. *sibiricum* E. Wolf.) (Anderson, 1971).

Для массового скрининга гибридного потомства и идентификации устойчивых генотипов с помощью методов маркер-опосредованной селекции разработаны диагностические ДНК-маркеры: ген *Ce* – маркеры GMresa (Brennan et al., 2009), Ce-AFLP (Mazeikiene et al., 2017), E40M43_236, E41M88_280 (Mazeikiene et al., 2019); ген *P* – маркеры E36M59_107, E40M43_289, E40M40_219, E45M40_222 (Mazeikiene et al., 2019). Маркер GMresa активно используется в молекулярно-генетических исследованиях смородины черной (Shavyrkina et al., 2015; Mezhnina, Urbanovich, 2017; Pikunova et al., 2019), остальные маркеры широкого применения до настоящего времени не нашли.

Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина – один из крупнейших центров изучения смородины черной в России. Научная селекция начата в 1948 г., учеными института создано 29 сортов смородины, из которых в настоящее время в Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию, включено 18 (Talovina et al., 2023; State Register…, 2024). В селекционной работе широко применяются методы отдаленной гибридизации, конвергентные скрещивания, беккроссы, сиб-скрещивания и инбридинг. Вовлечение в селекционный процесс генетически полиморфных и географически отдаленных исходных форм, в том числе дикорастущих представителей рода *Ribes* L. (*R. nigrum* subsp. *sibiricum* E. Wolf., *R. nigrum* subsp. *scandinavicum* Jancz., *R. ussuriensis* Jancz., *R. glutinosum* Benth., *R. procumbens* Pall., *R. dikuscha* Fisch., *R. bracteosum* Dougl., *R. petiolare* Dougl.), позволило создать уникальный селекционный фонд с высоким уровнем генетической изменчивости и обогащенной наследственностью. Основными направлениями исследований являются адаптивность к почвенно-климатическим условиям среды, устойчивость к вредителям и болезням, высокие продуктивность и товарно-потребительские качества ягод. Исследования по направленному конструированию новых сортов базируются на основе кодирующих агробиологические признаки идентифицированных олигогенов и полигенов с использованием выявленных в результате многолетней фенотипической оценки и гибридологического анализа источников и доноров. Работа по молекулярному маркированию генофонда смородины черной в институте начата в 2022 г. и стала продолжением многолетних исследований по ДНК-анализу плодовых и ягодных культур (Savel'ev et al., 2015; Lyzhin, 2019; Lyzhin, Luk'yanchuk, 2021, 2022).

Цель исследования – идентификация аллелей гена устойчивости к почковому клещу *Ce* у сортов и отборных сеянцев смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина.

Материалы и методы

Исследования проведены в 2022–2024 гг. Биологическими объектами являлись 22 сорта и 41 отборная форма смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина.

Идентификацию аллеля устойчивости смородины черной к почковому клещу *Ce* проводили с использованием маркеров GMresa (Brennan et al., 2009) и Ce-AFLP (Mazeikiene et al., 2017), разработанных на основе полиморфизма нуклеотидной последовательности AFLP фрагмента E41M88-280 (картирован на расстоянии 4,0 cM от гена *Ce*) в потомстве от скрещивания восприимчивой к *C. ribis* селекционной формы SCRI S36/1/100 ('Ben Alder' × 'Ben Loyal') с устойчивой EMRS B1834 (EMRS B1426 × 'Ben Lomond'). У образцов смородины, несущих ген *Ce*, с помощью праймеров GMresa(F) (5′-TTACCGCA GATACAAGGTGAAG-3′) и GMresa(R) (5′-GGACTAGGCCTTCT TATGAC-3′) амплифицируется фрагмент длиной 130 пн (Brennan et al., 2009), а с помощью праймеров Ce-AFLP(F) (5′-TTGAGACCTCCAAGTCCTGCT-3′) и Ce-AFLP(R) (5′-CTTG GCTTCGTTGTTAGATGC-3′) – фрагмент длиной 180 пн (Mazeikiene et al., 2017). В качестве положительного контроля наличия гена *Ce* использовали сорт смородины черной 'Кипиана', характеризующийся, согласно литературным данным (Shavyrkina et al., 2015; Pikunova et al., 2019), наличием диагностического маркера GMresa.

Использованные для анализа праймеры синтезированы НПК «Синтол» (Россия), компоненты реакционной смеси для ПЦР – фирмой Thermo Fisher Scientific (США). Амплификацию проводили в термоциклере T100 (Bio-Rad, США) по программам, описанным в оригинальных публикациях (Brennan et al., 2009; Mazeikiene et al., 2017).

Визуализацию и анализ ПЦР-фрагментов осуществляли методом электрофореза в 2-процентном агарозном геле. В качестве интеркалирующих красителей использовали Ethidium Bromide и dsGreen (Lumiprobe, Россия). Для определения размера ампликонов использовали Gene Ruler 100 bp DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific, США).

Фенотипическую оценку устойчивости проводили по шкале от 0 до 5 баллов, где 0 – признаков повреждения нет, 5 – очень сильное повреждение (более 50% почек).

Результаты обрабатывали методами математической статистики с использованием программы Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований установлено, что маркеры GMresa и Ce-AFLP у изучаемых сортов смородины черной ('Аксинья', 'Амирани', 'Багира', 'Воспоминание', 'Деметра', 'Диво Звягиной', 'Зеленая Дымка', 'Изумрудное Ожерелье', 'Кармелита', 'Маленький Принц', 'Память Мичурина', 'Пандора', 'Сенсей', 'Созвездие', 'Талисман', 'Тамерлан', 'Татьянин День', 'Чаровница', 'Чернавка', 'Черный Жемчуг', 'Шалунья', 'Элевеста') отсутствуют, что свидетельствует о гомозиготном состоянии рецессивного аллеля *ce*.

Восприимчивость большинства проанализированных сортов черной смородины к *C. ribis* подтверждается литературными данными. В полевых условиях устойчивостью к почковому клещу характеризовались сорта 'Амирани' и 'Шалунья' (Zhidyokhina et al., 2013), которые не имеют доминантного аллеля резистентности *Ce*. Устойчивостью к *C. ribis* по результатам полевой оценки (2019–2023 гг.) характеризуются сорта 'Аксинья', 'Деметра', 'Пандора', 'Сенсей' и 'Шалунья' (табл. 1), у которых диагностические маркеры аллеля *Ce* отсутствуют. Полученные результаты свидетельствуют о наличии у данных сортов других генов устойчивости к почковому клещу (предположительно – ген *P*).

Среди проанализированных отборных форм смородины черной (41 образец), полученных в том числе и с использованием доноров доминантного аллеля *Ce* – сортов 'Кипиана' и 'Грация' (Pikunova et al., 2012, 2019), количество генотипов с идентифицированными маркерами гена *Ce* составило 51,2%. При этом результаты, полученные для маркеров GMresa и Ce-AFLP, совпадают. Примеры электрофоретических спектров ПЦР-фрагментов изучаемых маркеров у отборных форм смородины представлены на рисунке 1, результаты идентификации суммированы в таблице 2.

Необходимо отметить, что у всех изучаемых генотипов для маркера GMresa характерен синтез дополнитель-

Таблица 1. Повреждение почковым клещом изучаемых генотипов смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина (2019–2023 гг.)

Table 1. Damage by gall mite to the studied black currant genotypes developed at the I.V. Michurin Federal Scientific Center (2019–2023)

Сорта, отборные формы / Cultivars, selected forms	Средняя степень повреждения почковым клещом, балл / Average damage by gall mite, points					
	2019 г.	2020 г.	2021 г.	2022 г.	2023 г.	X ± m
'Кипиана' (контроль)	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
'Аксинья'	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
'Амирани'	1	1,3	1	0	1	0,9 ± 0,2
'Багира'	0	0	1	0	0	0,2 ± 0,2
'Воспоминание'	1	0,2	0	0	0	0,2 ± 0,1
'Деметра'	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
'Диво Звягиной'	1	1,9	2	0	0	1,0 ± 0,4
'Зеленая Дымка'	1	1,4	1,3	0,5	0	0,8 ± 0,3
'Изумрудное Ожерелье'	0,6	1	0,2	0	0	0,4 ± 0,2
'Кармелита'	0	0	0	1	0	0,2 ± 0,2
'Маленький Принц'	1,6	3,4	3	2,5	2,5	2,6 ± 0,3
'Память Мичурина'	0	1	0	0	0	0,2 ± 0,2
'Пандора'	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
'Сенсей'	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
'Созвездие'	0	1	2	0	0	0,6 ± 0,4
'Талисман'	0	1	2	0	0	0,6 ± 0,4
'Тамерлан'	1	1,2	1,6	1	1	1,2 ± 0,1
'Татьянин День'	0,3	1	1	0	0	0,5 ± 0,2
'Чаровница'	1	2,4	2,8	2,6	2,2	2,2 ± 0,3
'Чернавка'	0	1	0,8	0	0	0,4 ± 0,2
'Черный Жемчуг'	1	2	1	1	1	1,2 ± 0,2
'Шалунья'	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
21-10-50	0	1	1	0	0	0,4 ± 0,2
27-3-25	0	1	0	0	0	0,2 ± 0,2
27-3-42	0	0	0	1	1	0,4 ± 0,2
29-4-116	0	3	4	3	4	2,8 ± 0,7
29-5-10	0	0	1	0	0	0,2 ± 0,2

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

Сорта, отборные формы / Cultivars, selected forms	Средняя степень повреждения почковым клещом, балл / Average damage by gall mite, points					
	2019 г.	2020 г.	2021 г.	2022 г.	2023 г.	X ± m
29-5-89	0	0	1	0	0	0,2 ± 0,2
29-6-40	1	0	1	1	0	0,6 ± 0,2
31-1-18	1	0	2	3	2	1,6 ± 0,5
31-1-34	0	0	0	0	0	0,0± 0,0
31-1-35	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
31-1-72	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
31-1-73	0	0	0	0	1	0,2 ± 0,2
31-1-78	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
31-2-33	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
31-2-34	1	0	0	1	1	0,6 ± 0,2
31-2-35	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
31-3-30	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
34-2-36	–	–	–	0	0	0,0 ± 0,0
34-3-20	–	–	–	0	0	0,0 ± 0,0
35-4-135	–	–	–	0	0	0,0± 0,0
35-4-148	–	–	–	0	0	0,0 ± 0,0
35-5-4	–	–	–	0	0	0,0 ± 0,0
35-5-36	–	–	–	0	0	0,0 ± 0,0
35-5-147	–	–	–	0	0	0,0 ± 0,0
35-6-138	–	–	–	0	0	0,0 ± 0,0
38-10-1	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
38-10-5	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
38-10-7	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
38-10-9	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
38-10-13	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
38-10-16	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
38-10-17	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
38-12-125	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
38-10-21	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
40-5-98	–	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
40-6-110	–	0	1	0	0	0,2 ± 0,2
40-6-111	–	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
40-6-112	–	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
40-6-113	–	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
1448-6-49	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0
1511-4-68	0	0	0	0	0	0,0 ± 0,0

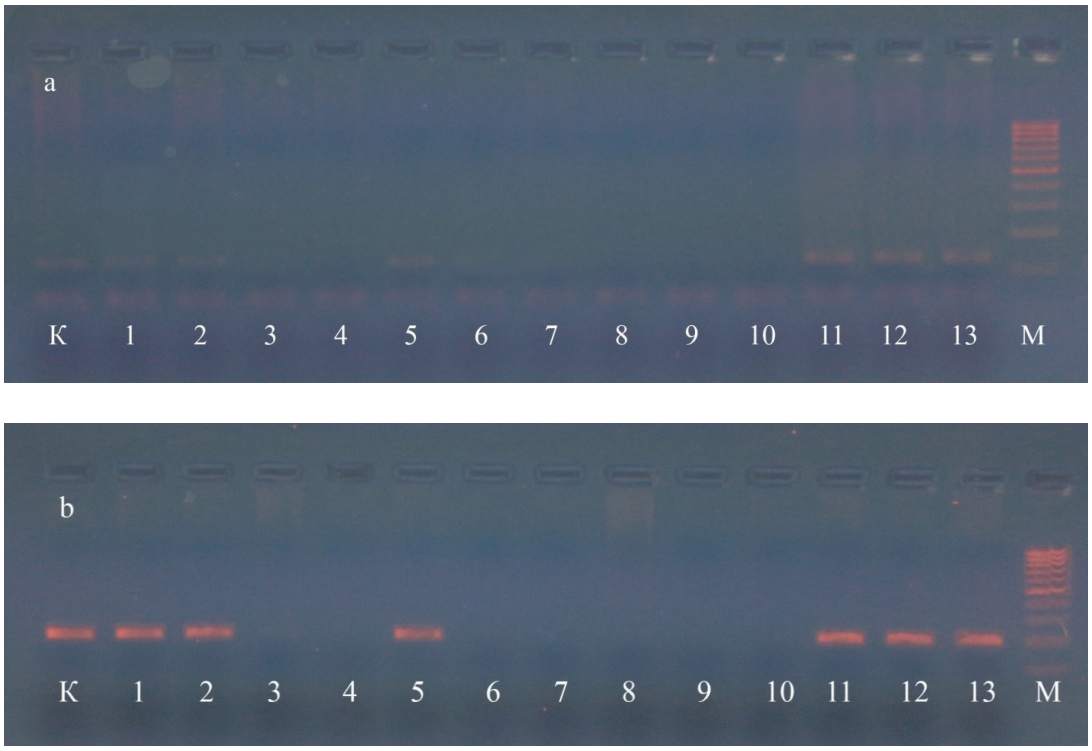


Рис. 1. Электрофоретический профиль маркеров GMresa (a) и Ce-AFLP (b) у отборных форм смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина: К – ‘Кипиана’ (контроль); **1** – 1448-6-49; **2** – 38-10-17; **3** – 27-3-42; **4** – 31-1-78; **5** – 31-1-72; **6** – 29-4-116; **7** – 27-3-25; **8** – 31-1-35; **9** – 31-1-73; **10** – 31-3-30, **11** – 34-2-36; **12** – 35-4-135; **13** – 38-10-1; **M** – маркер молекулярного веса ДНК

Fig. 1. Electrophoretic profile of the GMresa (a) and Ce-AFLP (b) DNA markers in the selected black currant forms developed at the I.V. Michurin Federal Scientific Center: K – ‘Kipiana’ (control); **1** – 1448-6-49; **2** – 38-10-17; **3** – 27-3-42; **4** – 31-1-78; **5** – 31-1-72; **6** – 29-4-116; **7** – 27-3-25; **8** – 31-1-35; **9** – 31-1-73; **10** – 31-3-30; **11** – 34-2-36; **12** – 35-4-135; **13** – 38-10-1; **M** – DNA molecular weight marker

Таблица 2. Аллельное состояние гена устойчивости к почковому клещу *Ce* у отборных форм смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина

Table 2. Allelic state of the gall mite resistance gene (*Ce*) in the selected black currant forms developed at the I.V. Michurin Federal Scientific Center

Отборные формы / Selected forms	Комбинация скрещивания / Cross combination	Маркер GMresa, 130 пн / GMresa marker, 130 bp	Маркер Ce-AFLP 180 пн / Ce-AFLP marker, 180 bp	Генотип / Genotype
‘Кипиана’ (контроль)	‘Экзотика’ × 762-5-82	1	1	*Cece*
21-10-50	13-5-146 × св. оп.	0	0	*cece*
27-3-25	‘Маленький принц’ × ‘Грация’	0	0	*cece*
27-3-42		0	0	*cece*
29-4-116	‘Кипиана’ × ‘Сенсей’	0	0	*cece*
29-5-10	1448-6-49 × ‘Сенсей’	0	0	*cece*
29-5-89	‘Тамерлан’ × 1511-4-68	0	0	*cece*
29-6-40	‘Тамерлан’ ×’ Грация’	0	0	*cece*
31-1-18	‘Диво Звягиной’ × 1448-6-49	0	0	*cece*
31-1-34	1448-6-49 × ‘Тамерлан’	0	0	*cece*
31-1-35	‘Грация’ × самоопыление	0	0	*cece*

Таблица 2. Окончание
Table 2. The end

Отборные формы / Selected forms	Комбинация скрещивания / Cross combination	Маркер GMresa, 130 пн / GMresa marker, 130 bp	Маркер Ce-AFLP 180 пн / Ce-AFLP marker, 180 bp	Генотип / Genotype
31-1-72	1511-4-68 × ‘Лючия’	1	1	*CeCe* или *Cece*
31-1-73		0	0	*cece*
31-1-78	‘Кипиана’ × ‘Диво Звягиной’	0	0	*cece*
31-2-33	‘Кипиана’ × св. оп.	1	1	*CeCe* или *Cece*
31-2-34		1	1	*CeCe* или *Cece*
31-2-35		1	1	*CeCe* или *Cece*
31-3-30	‘Грация’ × самоопыление	0	0	*cece*
34-2-36	‘Грация’ × св. оп.	1	1	*CeCe* или *Cece*
34-3-20	‘Шалунья’ × ‘Грация’	1	1	*Cece*
35-4-135	‘Грация’ × ‘Сенсей’	1	1	*Cece*
35-4-148	‘Грация’ × ‘Чернавка’	1	1	*Cece*
35-5-4	‘Кипиана’ × ‘Диво Звягиной’	1	1	*Cece*
35-5-36	‘Кипиана’ × ‘Чернавка’	1	1	*Cece*
35-5-147	‘1448-6-49’ × ‘Диво Звягиной’	1	1	*Cece*
35-6-138	‘1448-6-49’ × самоопыление	1	1	*CeCe* или *Cece*
38-10-1	‘Грация’ × ‘Дар Смольяниновой’	1	1	*CeCe* или *Cece*
38-10-5		1	1	*CeCe* или *Cece*
38-10-7		1	1	*CeCe* или *Cece*
38-10-9		1	1	*CeCe* или *Cece*
38-10-13		1	1	*CeCe* или *Cece*
38-10-16		1	1	*CeCe* или *Cece*
38-10-17		1	1	*CeCe* или *Cece*
38-12-125	‘Грация’ × св. оп.	0	0	*cece*
38-10-21	‘Грация’ × ‘Саратовская десертная’	0	0	*cece*
40-5-98	‘Чародей’ × ‘Грация’	0	0	*cece*
40-6-110	21-10-50 × самоопыление	0	0	*cece*
40-6-111		0	0	*cece*
40-6-112		0	0	*cece*
40-6-113	23-2-79 × самоопыление	0	0	*cece*
1448-6-49	762-5-82 × ‘Экзотика’	1	1	*Cece*
1511-4-68	977-31-54 × 747-1270	1	1	*Cece*

ного ампликона (размер менее 100 пн), наличие которого может использоваться в качестве контроля эффективности ПЦР и исключения ложноотрицательных результатов. Тем самым отпадает необходимость проведения предварительной ПЦР с микросателлитными праймерами для оценки чистоты и качества экстрагированной ДНК или мультиплексирования праймеров GMresa с SSR-праймерами. Вместе с тем в условиях эксперимента ампликоны маркера GMresa были трудно идентифицируемы (см. рис. 1, а), оптимизация условий ПЦР результатов не дала, поэтому для повышения надежности идентификации целевых ампликонов на электрофореграмме, для окрашивания гелей был использован не этидиум бромид, а краситель dsGreen (Lumiprobe, Россия), характеризующийся повышенной чувствительностью в отношении двухцепочечной ДНК (0,08 нг на полосу против 2 нг на полосу у бромистого этидия). Пример полученных электрофореграмм представлен на рисунке 2.

Отборные формы 34-3-20 (‘Шалунья’ × ‘Грация’), 35-4-135 (‘Грация’ × ‘Сенсей’), 35-4-148 (‘Грация’ × ‘Чернавка’), 35-5-4 (‘Кипиана’ × ‘Диво Звягиной’), 35-5-36 (‘Кипиана’ × ‘Чернавка’), 35-5-147 (1448-6-49 × ‘Диво Звягиной’) выделены в комбинациях скрещивания, где источником аллеля *Ce* является один из родителей, вторая родительская форма имеет рецессивный гомозиготный генотип и, следовательно, гибриды характеризуются гетерозиготным сочетанием аллелей гена *Ce* (*Cece*).

Для отборных форм 31-1-72 (1511-4-68 × ‘Лючия’), 31-2-33, 31-2-34, 31-2-35 (‘Кипиана’ × св. оп.), 34-2-36 (‘Грация’ × св. оп.), 35-6-138 (1448-6-49 × самоопыление), 38-10-1, 38-10-5, 38-10-7, 38-10-9, 38-10-13, 38-10-16, 38-10-17 (‘Грация’ × ‘Дар Смольяниновой’) известно аллельное состояние гена *Ce* только одного из родителей (гетерозиготное), поэтому ген *Ce* у них может быть как в гомозиготном (*CeCe*), так и гетерозиготном (*Cece*) состоянии.

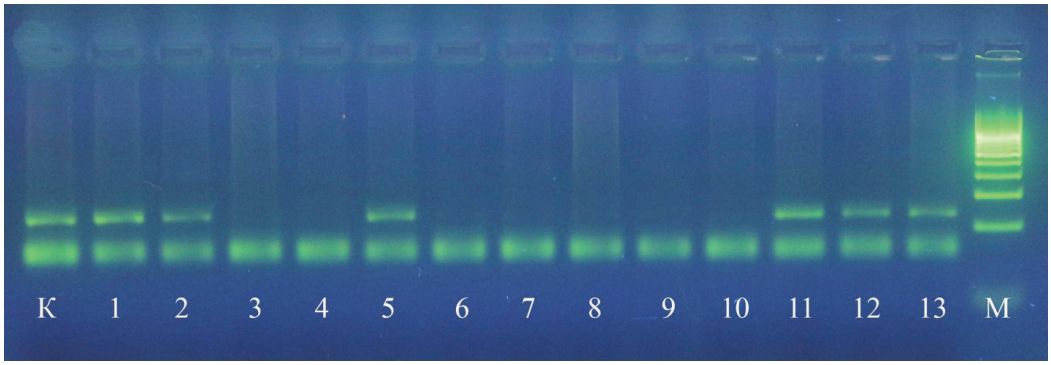


Рис. 2. Электрофоретический профиль маркера GMresa у отборных форм смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина (окрашивание геля красителем dsGreen):
К – ‘Кипиана’ (контроль); **1** – 1448-6-49; **2** – 38-10-17; **3** – 27-3-42; **4** – 31-1-78; **5** – 31-1-72; **6** – 29-4-116; **7** – 27-3-25; **8** – 31-1-35; **9** – 31-1-73; **10** – 31-3-30; **11** – 34-2-36; **12** – 35-4-135; **13** – 38-10-1; **М** – маркер молекулярного веса ДНК

Fig. 2. Electrophoretic profile of the GMresa DNA marker in the selected black currant forms developed at the I.V. Michurin Federal Scientific Center (gel staining with the dsGreen dye): K – ‘Kipiana’ (control); **1** – 1448-6-49; **2** – 38-10-17; **3** – 27-3-42; **4** – 31-1-78; **5** – 31-1-72; **6** – 29-4-116; **7** – 27-3-25; **8** – 31-1-35; **9** – 31-1-73; **10** – 31-3-30; **11** – 34-2-36; **12** – 35-4-135; **13** – 38-10-1; **M** – DNA molecular weight marker

Среди отборных форм смородины черной с идентифицированным геном *Ce* (21 сеянец) 11 форм получены с участием сорта ‘Грация’, 5 – с участием сорта ‘Кипиана’, 5 – с участием селекционных отборов. Все указанные исходные формы имеют в родословной сорта крыжовника, являющегося донором этого гена (Knight et al., 1974), что подтверждает наличие у них гена *Ce*.

Так как используемые маркеры являются доминантными, то на основании данных молекулярно-генетического анализа определить аллельное состояние гена *Ce* (гомозиготное по аллелю *Ce* или гетерозиготное) у форм с выявленными маркерами нельзя. Однако среди отборных форм, полученных с участием сортов ‘Грация’, ‘Кипиана’ и селекционных отборов 1448-6-49 и 1511-4-68, выявлены сеянцы с аллелем резистентности *Ce* (31-1-72, 31-2-33, 31-2-34, 31-2-35, 34-2-36, 34-3-20, 35-4-135, 35-4-148, 35-5-4, 35-5-36, 35-5-147, 35-6-138, 38-10-1, 38-10-5, 38-10-7, 38-10-9, 38-10-13, 38-10-16, 38-10-17) и формы с рецессивным аллелем *ce* в гомозиготном состоянии (27-3-25, 29-4-116, 29-5-10, 29-5-89, 29-6-40, 31-1-18, 31-1-34, 31-1-35, 31-1-73, 31-1-78, 31-3-30, 38-10-21, 38-12-125, 40-5-98). Полученные результаты свидетельствуют о гетерозиготном сочетании аллелей гена *Ce* у исходных форм – сортов ‘Грация’, ‘Кипиана’ и селекционных отборов 1448-6-49 и 1511-4-68.

Необходимо отметить, что по результатам полевой оценки устойчивости генотипов смородины к почковому клещу формы с идентифицированным геном *Ce* характеризовались различной степенью повреждения. Отборные формы 31-1-35 (‘Грация’ × самоопыление), 34-2-36 (‘Грация’ × св. оп.), 34-3-20 (‘Шалунья’ × ‘Грация’), 35-4-135 (‘Грация’ × ‘Сенсей’), 35-4-148 (‘Грация’ × ‘Чернавка’), 35-5-4 (‘Кипиана’ × ‘Диво Звягиной’), 35-5-36 (‘Кипиана’ × ‘Чернавка’), 35-5-147 (1448-6-49 × ‘Диво Звягиной’), 35-6-138 (1448-6-49 × самоопыление), 38-10-1, 38-10-5, 38-10-7, 38-10-9, 38-10-13, 38-10-16, 38-10-17 (‘Грация’ × ‘Дар Смольяниновой’) за годы исследований (2019–2023) не имели повреждений *C. ribis*. Некоторые растения отборных форм 1448-6-49 (762-5-82 × ‘Экзотика’), 31-1-72 (1511-4-68 × ‘Лючия’), 31-2-33 (‘Кипиана’ × св. оп.) в отдельные годы повреждались до 1,0 балла (очень слабое повреждение единичных почек) при средней степени повреждения 0,0 балла. У отборных форм 1511-4-68 (977-31-54 × 747-1270) и 31-2-34 (‘Кипиана’ × св. оп.) в отдельные годы отмечено повреждение единичных растений до 2,0 и 3,0 балла соответственно при среднем балле повреждения 0,0 и 0,6. Сорта смородины с геном *Ce* повреждаться почковым клещом не должны (в отличие от гена *P*, при наличии которого клещ погибает после проникновения в почки) (Mezhnina, Ur-

banovich, 2017; Yukhacheva et al., 2021). Поэтому повреждение некоторых форм с идентифицированными маркерными фрагментами гена *Ce*, предположительно, может быть обусловлено отсутствием аллеля устойчивости вследствие рекомбинации между маркером и геном (маркеры локализованы на расстоянии 4,0 сМ от гена), а также дифференциальным взаимодействием *C. ribis* и растения-хозяина. Большая вредоносность мичуринской популяции *C. ribis* косвенно подтверждается тем фактом, что у сорта 'Кипиана', неповреждаемого в условиях Орловской (Pikunova et al., 2012), Брянской (Sazonov, 2016), Мурманской (Yartseva, 2019) областей, в условиях Мичуринска в отдельные годы некоторые растения повреждаются до 1,0 балла.

Заключение

Таким образом, по результатам молекулярно-генетического анализа установлено, что изучаемые сорта смородины черной селекции ФНЦ имени И.В. Мичурина характеризуются гомозиготным состоянием аллеля *ce* (диагностические маркеры аллеля резистентности отсутствуют). Среди проанализированных отборных форм маркерные фрагменты гена *Ce* выявлены у 51,2% генотипов. Перспективными источниками устойчивости к *C. ribis* (ген *Ce*) являются:

– отборные формы 1448-6-49 (762-5-82 × 'Экзотика'), 1511-4-68 (977-31-54 × 747-1270), 34-3-20 ('Шалунья' × 'Грация'), 35-4-135 ('Грация' × 'Сенсей'), 35-4-148 ('Грация' × 'Чернавка'), 35-5-4 ('Кипиана' × 'Диво Звягиной'), 35-5-36 ('Кипиана' × 'Чернавка'), 35-5-147 (1448-6-49 × 'Диво Звягиной') – гетерозиготный генотип;

– отборные формы 31-1-72 (1511-4-68 × 'Лючия'), 31-2-33, 31-2-35 ('Кипиана' × св. оп.), 34-2-36 ('Грация' × св. оп.), 35-6-138 (1448-6-49 × самоопыление), 38-10-1, 38-10-5, 38-10-7, 38-10-9, 38-10-13, 38-10-16, 38-10-17 ('Грация' × 'Дар Смольяниновой') – гетерозиготный или доминантный гомозиготный генотип.

References / Литература

Anderson M.M. Resistance to gall mite (*Phytoptus ribes* Nal.) in the *Eucorcosma* section of *Ribes*. *Euphytica*. 1971;20:422-426. DOI: 10.1007/BF00035668

Bendokas V., Mazeikiene I., Baniulis D., Stanys V., Siksnianas T. Application of *P* gene donors in breeding of black currant resistant to gall mite. *Acta Horticulturae*. 2013;976:523-527. DOI: 10.17660/ActaHortic.2013.976.74

Brennan R., Jorgensen L., Gordon S., Loades K., Hackett C., Russell J. The development of a PCR-based marker linked to resistance to the blackcurrant gall mite (*Cecidophyopsis ribis* Acari: Eriophyidae). *Theoretical and Applied Genetics*. 2009;118(2):205-211. DOI: 10.1007/s00122-008-0889-x

Juškytė A.D., Mažeikienė I., Stanys V. An effective method of *Ribes* spp. inoculation with blackcurrant reversion virus under *in vitro* conditions. *Plants*. 2022;11(13):1635. DOI: 10.3390/plants11131635

Kikas A., Laurson P., Libek A. Evaluation of Belorussian and Estonian blackcurrant *Ribes nigrum* L. cultivars in Estonia. *Fruit Growing*. 2019;31(1):134-138.

Knight R.L., Keep E., Briggs J.B., Parker J. Transference of resistance to black currant gall mite *Cecidophyopsis ribis*, from gooseberry to black currant. *Annals of Applied Biology*. 1974;76(1):123-130. DOI: 10.1111/j.1744-7348.1974.tb01362.x

Lyzhin A., Luk'yanchuk I. Marker-assisted screening of promising forms in the strawberry breeding. *E3S Web of Conferences*. 2021;254:03002. DOI: 10.1051/e3sconf/202125403002

Lyzhin A.S. Creation of genetic passports of apple rootstock forms on the basis of microsatellite DNA polymorphism. *Achievements of Science and Technology of AIC*. 2019;33(2):11-13. [in Russian] (Лыжин А.С. Создание генетических паспортов подвойных форм яблони на основе анализа полиморфизма микросателлитных последовательностей ДНК. *Достижения науки и техники АПК*. 2019;33(2):11-13). DOI: 10.24411/0235-2451-2019-10203

Lyzhin A.S., Luk'yanchuk I.V. Allelic diversity of the *FaOMT* gene (mesifurane biosynthesis) in promising strawberry cultivars and selected forms developed at the I.V. Michurin Federal Science Center. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2022;183(2):122-128. [in Russian] (Лыжин А.С., Лукъянчук И.В. Аллельное разнообразие гена *FaOMT* (биосинтез мезифурана) у перспективных сортов и отборных форм земляники селекции Федерального научного центра имени И.В. Мичурина. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции.* 2022;183(2):122-128). DOI: 10.30901/2227-8834-2022-2-122-128

Mazeikiene I., Bendokas V., Baniulis D., Staniene G., Juskyte D.A., Sasnauskas A. et al. Genetic background of resistance to gall mite in *Ribes* species. *Agricultural and Food Science*. 2017;26(2):111-117. DOI: 10.23986/afsci.59410

Mazeikiene I., Juskyte A.D., Stanys V. Application of marker-assisted selection for resistance to gall mite and blackcurrant reversion virus in *Ribes* genus. *Zemdirbyste – Agriculture*. 2019;106(4):359-366. DOI: 10.13080/z-a.2019.106.046

Mezhnina O.A., Urbanovich O.Yu. Identification of black currant cultivars (*Ribes nigrum*) and the detection of genes associated with agronomic valuable traits using the molecular markers technology. *Molecular and Applied Genetics*. 2017;22:104-110. [in Russian] (Межнина О.А., Урбанович О.Ю. Идентификация сортов смородины черной (*Ribes nigrum*) и выявление генов хозяйственно-ценных признаков с помощью технологии молекулярных маркеров. *Молекулярная и прикладная генетика*. 2017;22:104-110).

Moročko-Bičevska I., Stalažs A., Lācis G., Laugale V., Baļķe I., Zuļģe N. et al. *Cecidophyopsis* mites and blackcurrant reversion virus on *Ribes* hosts: Current scientific progress and knowledge gaps. *Annals of Applied Biology*. 2022;180(1):26-43. DOI: 10.1111/aab.12720

Pikunova A.V., Knyazev S., Golyaeva O., Bahotskaya A., Kalinina O. Genome studies by means of DNA markers of the blackcurrant. *Russian Journal of Genetics*. 2019;55(9):1061-1071. DOI: 10.1134/S1022795419090102

Pikunova A.V., Knyazev S.D., Pavlovskaya N.E., Andrianova A. Yu. Marker-assisted breeding of black currant (Marker-oposredovannaya selektsiya chyornoy smorodiny). *Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2012;32(1):329-335. [in Russian] (Пикунова А.В., Князев С.Д., Павловская Н.Е., Андрианова А.Ю. Маркер-опосредованная селекция чёрной смородины. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2012;32(1):329-335).

Savel'ev N.I., Shamshin I.N., Savel'eva N.N., Lyzhin A.S. Polymorphism of the *Md-Exp7* gene for the biosynthesis of expansin in wild species of the genus *Malus* Mill. *Russian Journal of Genetics: Applied Research*. 2015;5(3):216-219. DOI: 10.1134/S2079059715030156

Sazonov F.F. The use of genetic resources in breeding of black currant on the resistance to pathogens and big bud mites. *Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2016;44:210-

214. [in Russian] (Сазонов Ф.Ф. Использование генетических ресурсов в селекции смородины чёрной на устойчивость к патогенам и почковому клещу. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2016;44:210-214).

Shavyrkina M.A., Knyazev S.D., Pikunova A.V. Molecular and genetic methods of selection of blackcurrant genotypes resistant to gall mite (*Cecidophyopsis ribis*). *Contemporary Horticulture*. 2015;4(16):31-35. [in Russian] (Шавыркина М.А., Князев С.Д., Пикунова А.В. Молекулярно-генетические методы отбора устойчивых к почковому клещу (*Cecidophyopsis ribis*) генотипов черной смородины. *Современное садоводство*. 2015;4(16):31-35).

State Register of Varieties and Hybrids of Agricultural Plants Admitted for Usage (National List): official publication. Moscow; Rosinformagrotekh; 2024. [in Russian] (Государственный реестр сортов и гибридов сельскохозяйственных растений, допущенных к использованию: официальное издание. Москва: Росинформагротех; 2024).

Talovina G.V., Zhidekhina T.V., Dunaeva S.E., Gur'eva I.V., Rodiukova O.S., Klimenko N.S., et al. Nomenclatural standards of black currant cultivars bred by the I.V. Michurin Federal Scientific Center. *Vavilovia*. 2023;6(2):3-32. [in Russian] (Таловина Г.В., Жидехина Т.В., Дунаева С.Е., Гурьева И.В., Родюкова О.С., Клименко Н.С. и др. Номенклатурные стандарты сортов смородины черной, созданных в «Федеральном научном центре им. И.В. Мичурина». *Vavilovia*. 2023;6(2):3-32). DOI: 10.30901/2658-3860-2023-2-o2

Yartseva M.A. Black currant in the Murmansk region. The results of the study of the collection of a sample of black currant varieties Kipiani in the Polar Branch of VIR OS. *Bulletin of Science and Education*. 2019;13-1(67):70-74. [in Russian] (Ярцева М.А. Смородина черная в условиях Мурманской области. Результаты изучения коллекционного образца черной смородины сорта Кипиана в филиале Полярной ОС ВИР. *Вестник науки и образования*. 2019;13-1(67):70-74). DOI: 10.24411/2312-8089-2019-11304

Yukhacheva E.Ya., Akulenko E.G., Yagovenko G.L. Evaluation of adaptivity and productivity of selected black currants hybrids. *Horticulture and Viticulture*. 2021;(3):11-15. [in Russian] (Юхачева Е.Я., Акуленко Е.Г., Яговенко Г.Л. Оценка адаптивности и продуктивности отборных гибридных форм смородины черной. *Садоводство и виноградарство*. 2021;(3):11-15). DOI: 10.31676/0235-2591-2021-3-11-15

Zhidyokhina T., Rodyukova O., Laugale V. Performance of blackcurrant cultivars bred at I.V. Michurin All-Russia Research Institute for Horticulture. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. Natural, Exact, and Applied Sciences*. 2013;67(2):184-187. DOI: 10.2478/prolas-2013-0029

Информация об авторах

Александр Сергеевич Лыжин, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, 393774 Россия, Тамбовская область, Мичуринск, ул. Мичурина, 30, Ranenburzhetc@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-9770-8731

Татьяна Владимировна Жидехина, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, заведующая отделом, заместитель директора по научной работе, Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, 393774 Россия, Тамбовская область, Мичуринск, ул. Мичурина, 30, berrys-m@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-9543-7069

Information about the authors

Alexander S. Lyzhin, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, I.V. Michurin Federal Scientific Center, 30 Michurina St., Michurinsk, Tambov Province 393774, Russia, Ranenburzhetc@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-9770-8731

Tatiana V. Zhidekhina, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Head of a Department, Deputy Director for Science, I.V. Michurin Federal Scientific Center, 30 Michurina St., Michurinsk, Tambov Province 393774, Russia, berrys-m@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-9543-7069

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

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

Статья поступила в редакцию 27.09.2024; одобрена после рецензирования 03.12.2024; принята к публикации 19.02.2025.
The article was submitted on 27.09.2024; approved after reviewing on 03.12.2024; accepted for publication on 19.02.2025.

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 634.511:575.21;575.22
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-158-169

Оценка сроков распускания почек у сортов и селекционных форм ореха грецкого из генофонда Краснодарского края и валидация SSR-маркеров QTL данного признака

И. И. Супрун[1], Е. А. Аль-Накиб[1], И. В. Степанов[1], Е. В. Лободина[1], С. Н. Щеглов[2]

[1] Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар, Россия

[2] Кубанский государственный университет, Краснодар, Россия

Автор, ответственный за переписку: Иван Иванович Супрун, supruni@mail.ru

Актуальность. Орех грецкий (*Juglans regia* L.) – самый распространенный вид рода *Juglans* L. Поздневесенние заморозки могут значительно снизить урожайность сортов. Создание сортов, вступающих в вегетацию позднее, позволяет избежать гибели молодых почек. Ранее были выявлены SSR-маркеры JRHR209732 и CUJRBO12, сцепленные с QTL признака «срок распускания почек». Целью нашей работы являлась оценка сроков наступления фенологической фазы «распускание почек» у сортов отечественной селекции и элитных форм генофонда Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия (СКФНЦСВВ), а также апробация и валидация маркеров JRHR209732 и CUJRB012, сцепленных с локусом, контролирующим данный признак, на образцах с относительно небольшой разницей в сроках распускания почек.

Материалы и методы. Объекты исследования – 32 элитные формы из генофонда СКФНЦСВВ и три сорта отечественной селекции, а также два сорта зарубежной селекции. Фенологическая оценка сроков распускания почек осуществлялась в течение трех лет (2022–2024). Генотипирование образцов проводили с помощью SSR-маркеров JRHR209732 и CUJRBO12. Анализ размеров ПЦР-продуктов аллелей целевых маркеров выполняли на генетическом анализаторе «НАНОФОР 05».

Результаты. По результатам фенологической оценки выявлены образцы, вступающие в вегетацию наиболее поздно по трем годам наблюдений, – 17-5-5, ‘Овен’. Восемь образцов отнесены к группе поздних в двух сезонах наблюдений – они также представляют ценность для селекции. Доказано, что в 2023 и 2024 г. распускание почек наступало раньше, чем в 2022 г. Влияние среднемесячной температуры марта играет решающую роль во вступлении в фазу начала распускания почек. Сопоставление данных по SSR-генотипированию и результатов фенологической оценки позволило достоверно установить аллельные варианты маркеров JRHR20973 и CUJRBO12, характерные для образцов с ранним и поздним сроком распускания почек у образцов, представляющих генофонд юга России.

Ключевые слова: *Juglans regia*, селекция, фенология, маркеры ДНК, генетическое разнообразие, позднее распускание почек

Благодарности: исследование выполнено за счет средств гранта Российского научного фонда и Кубанского научного фонда № 22-16-20061, (https://rscf.ru/project/22-16-20061/)
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Супрун И.И., Аль-Накиб Е.А., Степанов И.В., Лободина Е.В., Щеглов С.Н. Оценка сроков распускания почек у сортов и селекционных форм ореха грецкого из генофонда Краснодарского края и валидация SSR-маркеров QTL данного признака. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):158-169. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-158-169

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-158-169

Evaluation of the budbreak timing in walnut cultivars and breeding forms among the Kuban germplasm, and validation of the trait-related SSR-markers

Ivan I. Suprun[1], Ekaterina A. Al-Nakib[1], Ilya V. Stepanov[1], Elena V. Lobodina[1], Sergey N. Shcheglov[2]

[1] North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, Krasnodar, Russia

[2] Kuban State University, Krasnodar, Russia

Corresponding author: Ivan I. Suprun, supruni@mail.ru

Background. Walnut (*Juglans regia* L.) is the most widespread species within the genus *Juglans*. Late spring frosts can significantly reduce its yield. Development of cultivars that enter the growing season later helps to avoid the death of young buds. Earlier, during genetic studies, the SSR markers JRHR209732 and CUJRBO12 linked to the QTL of the "bud bursting time" character were identified. The objective of this study was to assess the budbreak timing in domestic cultivars and elite forms from the Krasnodar gene pool, as well as to test and validate the markers JRHR209732 and CUJRB012 linked to the locus controlling late bud bursting in walnut genotypes with relatively small differences in budbreak timing.
Materials and methods. The material of the study included 32 elite breeding forms from the local gene pool, 3 domestic cultivars, and 2 cultivars of foreign origin. Phenological assessment of the budbreak time was carried out for three years (2022–2024). Genotyping of 35 accessions was performed using the SSR markers JRHR209732 and CUJRBO12. The sizes of PCR products of target marker alleles were assessed on a NANOPHOR 05 genetic analyzer.
Results. Phenological assessment helped to identify accessions 17-5-5 and 'Oven' with the latest start of the growing season in three years of observations. Eight genotypes were classified as late in two seasons – they are also valuable for breeding. In 2023 and 2024, the budbreak was observed to occur earlier than in 2022. The effect of the mean monthly temperature in March played a decisive role in entering the phase when the budbreak started. Comparison of the SSR genotyping data with the results of the phenological assessment made it possible to reliably validate the allelic variants of the JRHR20973 and CUJRBO12 markers, characteristic of the accessions with early and late budbreaks among the walnut gene pool maintained in southern Russia.

Keywords: *Juglans regia*, breeding, phenology, DNA markers, genetic diversity, late bud bursting

Acknowledgements: the research was funded from a grant of the Russian Science Foundation and the Kuban Science Foundation (No. 22-16-20061, https://rscf.ru/project/22-16-20061/).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Suprun I. I., Al-Nakib E.A., Stepanov I.V., Lobodina E.V., Shcheglov S.N. Evaluation of the budbreak timing in walnut cultivars and breeding forms among the Kuban germplasm, and validation of the trait-related SSR-markers. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):158-169. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-158-169

Введение

Орех грецкий (*Juglans regia* L.) – широко распространенный вид рода *Juglans* L. Возделывание ореха грецкого развито по всему миру в регионах с умеренным климатом (США, Китай, Иран, Турция, Франция и т. д.). Изучение фенологических фаз развития ореха грецкого является неотъемлемой частью селекции и сортоизучения данной культуры. Изменения сроков прохождения фенологических фаз развития зависит от условий окружающей среды и флуктуаций климата (Chmielewski, Rötzer, 2001). Поздневесенние заморозки являются одним из основных лимитирующих факторов развития ореха грецкого, отрицательно влияющих на урожайность сортов (Soveili, Khadivi, 2023). Начало вегетации ореха грецкого должно протекать позднее, чем наступают возможные весенние заморозки (Kramer et al., 2017). Создание сортов с более поздними сроками начала вегетации имеет большое значение для решения вопроса, связанного с негативными последствиями поздневесенних заморозков.

Актуальность исследований по поиску форм ореха грецкого с поздним распусканием почек подтверждается количеством работ, проводимых селекционерами по всему миру. Работы по выявлению генотипов ореха грецкого с поздним распусканием почек ведутся в странах, где производство ореха грецкого ограничено погодными условиями весной. Так, к примеру, в Турции проводились исследования по отбору новых перспективных форм с комплексом таких ценных признаков, как позднее распускание почек, латеральное плодоношение, а также устойчивость к патогенам среди деревьев местных популяций (Akca, Ozongun, 2004). Иранскими исследователями проведена масштабная селекционная работа по скрещиванию сортов ‘Персия’, ‘Каспиан’, ‘Чандлер’, ‘Педро’ с сортами ‘Франкетт’, ‘Лара’. При этом формы с наиболее поздним распусканием листьев получены при использовании в качестве родительской формы сорта ‘Франкетт’ (Fallah et al., 2022). Другая группа ученых из Ирана отобрала в местных популяциях 16 поздно распускающихся образцов, обладающих комплексом хозяйственно ценных характеристик (Kavosi, Khadivi, 2021). Проводились также работы по отбору форм, устойчивых к весенним заморозкам (Khadivi et al., 2019). Также в Иране, при проведении масштабного селекционного проекта, по результатам оценки четырех тысяч сеянцев, имеющих комплекс ценных признаков, выявили 61 образец с ультрапоздним распусканием почек (Soveili, Khadivi, 2023).

Наряду с фенотипической оценкой, важную роль в решении селекционных задач могут играть молекулярно-генетические маркеры. Существует множество направлений использования молекулярных маркеров для ореха грецкого. Это идентификация сортов (Dangl et al., 2005; Chen et al., 2014; Doğan et al., 2014), изучение гетерозиса (Emilia et al., 1997; Baby et al., 2023), оценка генетического разнообразия (Bernard et al., 2018; Magige et al., 2022; Tenche-Constantinescu et al., 2024). Немаловажную роль играют ДНК-маркеры и в выявлении генетических детерминант хозяйственно ценных признаков у ореха грецкого. Для признака «срок распускания почек» известно о наличии двух QTL, детерминирующих его. Один из них выявили на хромосоме 1, и на основе SNP, локализованного в области этого QTL, создали маркер с использованием технологии KASP (Marrano et al., 2019; Bernard et al. 2020). В другой работе, проведенной группой исследователей из Турции в 2019 г., выявили локусы (QTL), контролирующие сроки распускания листьев, наиболее важный из которых (до 60% фенотипического варьирования) картирован на четвертой группе сцепления. При этом идентифицировали два SSR-маркера, JRHR209732 и CUJRB012, сцепленные с данным локусом (Kefayati et al., 2019). Наличие данных SSR-маркеров позволяет одновременно проводить анализ аллельных вариантов QTL и получать данные для SSR-фингерпринтинга образцов и анализа генетических взаимосвязей. Эффективность данных маркеров впоследствии проверили на выборке из 86 образцов, представляющих генофонд Ирана, а также на некоторых сортах селекции США и Франции. Однако необходимо отметить, что выборка была представлена в значительной части ультраконтрастными образцами по целевому признаку – около 20 дней разницы в сроках наступления фазы распускания листьев (Fallah et al., 2024). Информативность маркеров JRHR209732 и CUJRB012 применительно к образцам, имеющим различия по срокам распускания листьев в пределах 7–15 дней, не изучалась.

Очевидная селекционная важность признака распускания почек, а также недостаточность научной информации об информативности SSR-маркеров, сцепленных с QTL, участвующим в его контроле, обусловили актуальность нашей работы. *Целью исследования* являлась оценка фенотипического варьирования по данному признаку у сортов и элитных форм ореха грецкого из коллекции генофонда Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия (СКФНЦСВВ) и валидация маркеров JRHR209732 и CUJRB012 на генплазме юга России.

Материалы и методы исследования

Объектом исследования являлись 32 элитные формы и три сорта отечественной селекции из коллекции генетических ресурсов СКФНЦСВВ ‘Урожайный’, ‘Родина’, ‘Овен’, а также два сорта зарубежной селекции – ‘Фернор’ и ‘Чандлер’. Фенологическая фаза развития «дата распускания почек» фиксировалась на протяжении трех лет (2022–2024 гг.) в коллекционном насаждении СКФНЦСВВ (1990 и 2001 г. посадки) согласно методикам «Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве» (Eremin et al., 2012) и «Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (Sedov, Ogoltsova, 1999). Учеты проводили ежегодно с интервалом 2–3 дня в период с 20 марта. Датой распускания почек, согласно принятым методикам (UPOV Guidelines for…, 1989; Eremin et al., 2012), считался день, когда 50% почек достигли порога распускания.

Для проведения молекулярно-генетических исследований выделяли ДНК из листьев исследуемых образцов модифицированным ЦТАБ-методом (Rogers, Bendich, 1985). Генотипирование проводили с помощью SSR-маркеров JRHR209732 (F: 5’TGTTCAGATGGATCGATTAGGAG3’; R: 5’CCTCTTTCTTTAGATGCTTGTGG3’) и CUJRBO12 (F: 5’ ACTCATCAAGATCCCCGACTAC3’; R: 5’CCACATCGTCTGGGTT CAT3’) (Kefayati et al., 2019). Прямой праймер каждого из SSR-маркеров имел флуоресцентную метку: ROX (JRHR209732); TAMRA (CUJRBO12).

ПЦР проводили при следующих условиях: концентрация реактивов ПЦР смеси – буфер 1X, dNTP – 0,24 мМ, Taq 1U, SSR-праймеры (прямой и обратный) – 0,16 мкМ каждого, 2,5 mM $MgCl_2$, тотальная ДНК – 40 нг. Темпера-

турные режимы ПЦР: 3 минуты начальной денатурации при 94°C; 35 циклов: 20 секунд денатурация при 94°C, 30 секунд отжиг праймеров при 58°C, 40 секунд элонгации при 72°C; заключительная элонгация – 10 минут при 72°C. Анализ размеров амплифицированных фрагментов проводили на автоматическом генетическом анализаторе «НАНОФОР 05». Обработку данных осуществляли в программе GeneMarker V3.0.1. В макросе Microsoft Excel GenAlEx 6.503 рассчитывались следующие генетические параметры: Na – число аллелей, Ne – эффективное число аллелей, I – индекс разнообразия Шеннона, Ho – наблюдаемая гетерозиготность, He – ожидаемая гетерозиготность (Peakall, Smouse, 2012).

Метеорологические данные получены из ежедекадных агрометеорологических бюллетеней по Краснодарскому краю Краснодарского краевого центра по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Для удобства расчета данных по срокам распускания почек выполнили перевод календарных дат в непрерывный ряд, начинающийся с первого марта (в днях) (Zaitsev, 1990). Оценка достоверности отличий по признаку «срок распускания почек» между тремя годами наблюдений выполнена с использованием t-критерия Стьюдента. Влияние условий года на вариативность дат распускания почек и уровень дисперсии признака по годам определены на основании результатов дисперсионного анализа. Для доказательства взаимосвязи групп генотипов по локусам JRHR209732 и CUJRBO12 с данными фенологической оценки использовались t-критерий Стьюдента и дисперсионный анализ (Lakin, 1990). Расчет t-критерия Стьюдента и дисперсионный анализ выполняли в программе STATISTICA 6.0. (Khalafyan, 2005, 2008).

Результаты и обсуждение

В связи с поставленной задачей осуществлялась оценка признака «срок распускания почек» у элитных форм и сортов ореха грецкого. Для каждого образца оценивалась средняя доля распустившихся верхушечных и боковых почек. Дата начала распускания почек у изучаемых форм и сортов ореха грецкого приходилась на третью декаду марта – первую декаду апреля (рис. 1). Было установлено, что дата начала распускания почек протекала у разных форм в 2022 г. от 29 марта (17-1-14) до 11 апреля (Тимур, ‘Овен’), в 2023 г. от 23 марта (Командор, 17-1-7) до 7 апреля (Конкистадор), в 2024 г. от 26 марта (17-2-1, 17-2-10) до 2 апреля (17-2-23, Дар Кубани, Тимур, ‘Овен’, Сатурн) (см. рис. 1).

Сорта зарубежной селекции ‘Чандлер’ и ‘Фернор’ известны как поздно вегетирующие (Bernard et al., 2018), что согласуется с нашими наблюдениями. Оценка сроков распускания почек данных сортов, обладающих ультрапоздним сроком распускания почек (рис. 2), проводилась в связи с тем, что они были использованы в качестве контрольных образцов при валидации маркеров JRHR209732 и CUJRBO12. Сроки распускания почек у сорта ‘Чандлер’ – 17 апреля в 2022 г., 15 апреля в 2023 г. и 19 апреля в 2024 г., а у сорта ‘Фернор’ – 23, 18 и 20 апреля соответственно (см. рис. 2). Как видно, ‘Чандлер’ и ‘Фернор’ значительно позже вступают в вегетацию по сравнению с изучаемыми элитными формами и сортами отечественной селекции. Разница в датах начала распускания почек этих сортов может достигать 15 дней по сравнению с изученными нами отечественными образцами.

В 2023 г. начало распускания почек у всех образцов наступало раньше на 2–13 дней относительно 2022 г., в 2024 г. у 29,7% форм отмечалось начало наступления распускания почек на 1–9 дней раньше по сравнению с 2023 г. Стоит отметить, что у шести образцов (17-2-16, 17-4-18, Стимул, Тимур, Конкистадор, Аврора-2) не отмечено сдвигов в дате распускания почек, в то время как остальные формы характеризовались началом распускания на 1–7 дней позже. По сравнению с 2022 г., в 2024 г. все формы вступали в вегетацию на 1–10 дней раньше. Самыми поздними сроками (от 8 апреля до 11 апреля) начала вегетации в 2022 г. характеризовались формы 17-5-5, 17-2-17, 17-2-16, 17-3-15, 17-2-23, Стимул, Дар Кубани, Тимур и сорт ‘Овен’); в 2023 г. (от 4 апреля до 7 апреля) – Сатурн, Конкистадор, Теркин, Венгерский-5, 17-3-

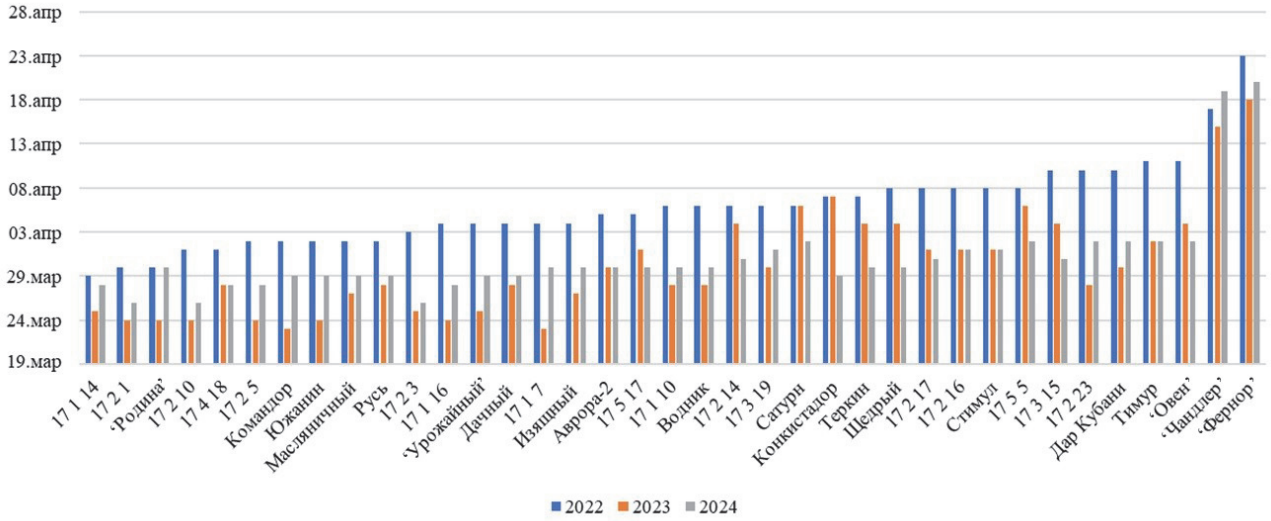


Рис. 1. Дата начала фазы распускания почек исследуемых образцов ореха грецкого в 2022–2024 гг. (коллекционное насаждение Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар)

Fig. 1. Budbreak starting dates for the studied walnut accessions in 2022–2024 (collection orchard of the North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, Krasnodar)

Рис. 2. Разница в сроках наступления фенофазы развития «распускание почек» у различных образцов ореха грецкого (28.03.2023; коллекционное насаждение Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар)

Fig. 2. Differences in the budbreak timing among different walnut accessions (March 28 2023; collection orchard of the North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, Krasnodar)

15, 17-5-5, 17-2-14 и сорт 'Овен'; в 2024 г. позднее остальных образцов вступили в вегетацию (1–2 апреля) 17-5-5, Сатурн, Тимур, Дар Кубани, 17-2-23, 17-2-16, Стимул, 17-3-19 и сорт 'Овен'. Выявлены образцы с более поздним сроком распускания почек на протяжении трех лет исследований по сравнению с другими – 17-5-5 и сорт 'Овен'. Данные образцы представляют существенный интерес для селекции как источники признака более позднего распускания почек. Несмотря на более ранние сроки распускания почек в сравнении с сортами 'Чандлер' и 'Фернор', они представляют местный генофонд, более адаптированный к агроклиматическим условиям региона. Одним из наиболее важных лимитирующих факторов для таких сортов, как 'Чандлер' (США, Калифорния) и 'Фернор' (Франция), являются низкие зимние температуры от –22…–23°C и ниже, при которых может наблюдаться повреждение не только плодовых почек, но и однолетних приростов. Кроме того, селекционную ценность по данному признаку представляют образцы Теркин, Щедрый, Конкистадор, Сатурн, Тимур, Дар Кубани, 17-2-14 и 17-3-15. Их отнесли к группе более поздних в двух годах наблюдений.

Известно, что температурные условия ранневесеннего периода являются одним из ключевых факторов, влияющим на распускание почек (Črepinšek et al., 2009; Soleimani et al., 2019). Мы провели сопоставление показателей среднемесячной температуры в марте в годы наблюдений. Среднемесячная температура марта в 2023 г. составила 8,8°C, что на 5,9°C выше, чем в 2022 г. (2,9°C). Это могло привести к более раннему вступлению в вегетацию изучаемых образцов в 2023 г. по сравнению с 2022 г. Средняя температура марта в 2024 г. составила 7,5°C (разница с 2023 г. – 1,3°C). Очевидно, что наиболее существенные различия в сроках распускания почек 2022 г. от 2023 и 2024 г. можно объяснить более значительными различиями температурных условий марта. Для анализа статистической достоверности отличий по исследуемому признаку в ряду лет использовали t-критерий Стьюдента. Установлены статистически значимые различия между 2022 и 2023 г. (36,03 и 29,31 дней, $t = 6{,}84$ при $p < 0{,}01$) и между 2022 и 2024 г. (36,03 и 30,00 дней, $t = 8{,}89$ при $p < 0{,}01$). Статистически значимых различий между 2023 г. (29,31 дней) и 2024 г. (30,00 дней) не выявлено.

Также выполнена классификация форм по реакции на условия года в соответствии с изменением даты распускания почек. Выявлено четыре типа такой реакции: сократилось и затем возросло (21 форма – Изящный, Масленичный, 17-1-7, 17-1-10, 17-1-14, 17-1-16, 17-2-5, 17-2-1, 17-2-3, 17-2-10, 17-2-23, 17-3-19, Стимул, 'Урожайный', Дар Кубани, Командор, Водник, Русь, Южанин, 'Родина', Дачный); сокращалось каждый год (8 форм – 17-2-17, 17-2-14, 17-3-15, 17-5-17, 17-5-5, Теркин, Венгерский-5, 'Овен'); сократилось и не изменялось (4 формы – 17-2-16, 17-4-18, Тимур, Аврора-2); не изменялось и затем сократилось (2 формы – Сатурн и Конкистадор).

Учитывая выявленные достоверные отличия по целевому признаку в 2022 г. от 2023 и 2024 г., мы также провели количественную оценку влияния условий года на вариативность дат распускания почек с помощью дисперсионного анализа (табл. 1) и оценку уровня дисперсии признака по годам.

Из таблицы 1 видно, что влияние условий года на распускание почек составляет 51,4%. Проведенный анализ уровня дисперсии внутри выборки по годам позволил оценить степень изменчивости дат распускания почек

Таблица 1. Количественная оценка влияния условий года на распускание почек у образцов ореха грецкого в период 2022–2024 гг. (коллекционное насаждение Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар)

Table 1. Quantitative assessment of the effect of the year's conditions on the budbreak in walnut accessions in 2022–2024 (collection orchard of the North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, Krasnodar)

Изменчивость	Степени свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера	Дисперсия	Доля влияния, %
Между годами	2	477,72	37,9**	13,29	51,4
Остаточная	102	12,59	–	12,59	48,6

Примечание: ** – значимость на уровне α = 0,05

Note: ** – statistical significance at the level of α = 0.05

по каждому году. Значения дисперсии равны 11,98, 21,69, 4,12 в 2022, 2023, 2024 г. соответственно. Таким образом, можно сделать вывод о том, что разброс значений этого показателя вырос в 2 раза в 2023 г. по сравнению с 2022 г., а затем уменьшился в 5 раз в 2024 г. по сравнению с 2023 г. Это может быть связано со значительным варьированием среднемесячной температуры в феврале – марте в 2023 г. (рис. 3). Дисперсия в 2023 г. выросла за счет генотип-специфичной реакции части изучаемых образцов на погодные условия, сложившиеся в позднезимний – ранневесенний период.

Среднемесячная температура февраля была 1,3°C, при этом в марте этот показатель составил 8,8°C. Как видно из рисунка, разница температур февраля и марта максимальная в 2023 г. и равна 7,5°C, что в 2,5 и 5,3 раза больше разницы температур марта и февраля в 2022 г. и в 2024 г. соответственно. Таким образом, наиболее выраженные флуктуации по показателям температуры в феврале – марте 2023 г. привели к повышению гетерогенности по типу фенотипической реакции среди изученной выборки. Учитывая вероятный полигенный характер изучаемого признака, можно сделать предположение об изменении вклада различных генетических детерминант у части образцов на фоне более выраженных различий среднемесячной температуры февраля по отношению к марту в 2023 г.

Учитывая селекционную важность искомого признака ореха грецкого и имеющуюся научную информацию об SSR-маркерах, сцепленных с QTL, участвующим в его контроле, мы выполнили апробацию и валидацию данных ДНК-маркеров на изученной выборке образцов ореха грецкого.

По результатам SSR-анализа экспериментальной выборки, включая два сорта с ультрапоздними сроками распускания почек ('Чандлер' и 'Фернор'), получены ДНК-фингерпринты по двум маркерам для всех образцов. Суммарно выявили 18 генотипов (табл. 2). При этом восемь образцов имели специфичный SSR-профиль. Суммарно по локусу CUJRBO12 определено четыре аллеля, а в локусе JRHR209732 – шесть аллелей.

На первом этапе работы в целях проверки перспективности использования маркеров CUJRBO12 и JRHR209732 для анализа генетического разнообразия подсчитали ряд показателей, характеризующих полиморфизм и информативность маркеров (табл. 3).

Сравнительный анализ исследований генетического разнообразия ореха грецкого, выполненный на генплазме из различных регионов мира с данными об уровне по-

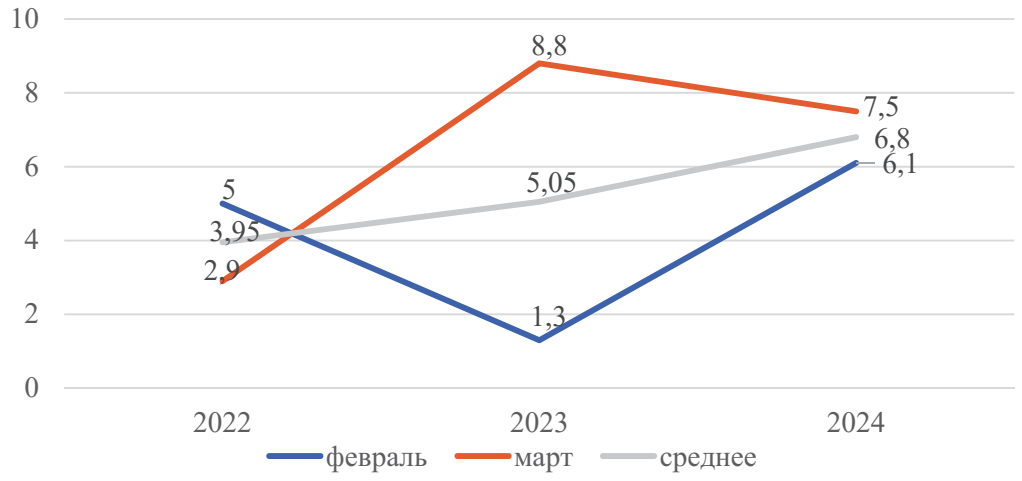


Рис. 3. Среднемесячная температура в феврале – марте 2022–2024 гг. (территория локализации коллекционного насаждения Северо-Кавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства, виноделия, Краснодар)

Fig. 3. Mean monthly temperatures for February–March in 2022–2024 (for the area where the collection orchard of the North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making is situated, Krasnodar)

Таблица 2. **Аллели SSR-локусов, ассоциированных с признаком позднего распускания почек у изученных образцов ореха грецкого**

Table 2. **Alleles of the SSR loci associated with the budbreak trait of the studied walnut accessions**

Генотип		Сорт/элитная форма
CUJRBO12	JRHR209732	
90:90	267:272	‘Родина’
90:90	256:256	Дачный
90:90	260:264	Южанин
90:90	256:272	Масленичный
90:94	256:264	17-1-10
90:94	259:259	Командор
90:94	264:264	Русь
94:94	264:264	Водник
90:103	256:272	17-1-14, 17-1-16, 17-2-3
90:**103**	256:**259**	‘Чандлер’, ‘Фернор’*
90:105	256:272	17-2-1, 17-2-10
103:103	256:256	Изящный, 17-1-7, ‘Урожайный’
103:105	256:256	17-1-11, 17-4-18, 17-5-10, Конкистадор, Аврора-2, Теркин, Венгерский-5
103:105	256:264	17-2-5, 17-2-23, 17-3-19, 17-5-17,
105:105	256:256	17-2-19, 17-2-14, 17-2-16, 17-3-15, Стимул,
105:105	256:264	17-2-17, 17-5-5, Сатурн, Дар Кубани, Щедрый, ‘Овен’, Тимур

Примечание: * – сочетание аллелей 103 пн по SSR-маркеру CUJRBO12 и 259 пн по SSR-маркеру JRHR209732 характеризуют сорта с ультрапоздним сроком распускания почек

Note: * – combinations of 103 bp alleles for the SSR marker CUJRBO12 and 259 bp alleles for the SSR marker JRHR209732 characterize the accessions with an ultralate budbreak time

Таблица 3. **Полиморфизм SSR-маркеров, использованных для генотипирования образцов ореха грецкого**

Table 3. **Polymorphism of the SSR markers used for walnut genotyping**

Locus	Na	Ne	I	Ho	He
CUJRBO12	4,000	3,202	1,244	0,514	0,688
JRHR209732	6,000	2,332	1,131	0,568	0,571

Примечание: Na – число выявленных аллелей; Ne – число эффективных аллелей; I – индекс разнообразия; Ho – наблюдаемая гетерозиготность; He – ожидаемая гетерозиготность

Note: Na – number of identified alleles; Ne – number of effective alleles; I – diversity index; Ho – observed heterozygosity; He – expected heterozygosity

лиморфизма использованных нами SSR-маркеров, позволяет говорить о перспективности их использования для этих целей. К примеру, в работах с объемами выборок образцов 28 (Bozhuyuk et al., 2020); 36 (Najafi et al., 2014); 72 (Itoo et al., 2023); 105 (Karimi et al., 2010) средний показатель числа аллелей на локус варьировал от 4,3 (Najafi et al., 2014) до 6,5 (Bozhuyuk et al., 2020). Это свидетельствует в пользу перспективности применения маркеров CUJRBO12 и JRHR209732 для оценки генетического разнообразия и SSR-фингерпринтинга сортов.

Анализируя аллельные варианты по целевым маркерам и фенотип изученных образцов по признаку «срок распускания почек», можно видеть, что сочетания аллеля 103 пн по локусу CUJRBO12 и аллеля 259 пн в локусе JRHR209732, характерные для сортов ‘Чандлер’ и ‘Фернор’, не выявлены у отечественных сортов и элитных форм с наиболее поздним сроком распускания почек. Наиболее вероятно, что данное аллельное сочетание специфично исключительно для сортов с наиболее поздним наступлением периода распускания почек, какими и являются сорта ‘Чандлер’ и ‘Фернор’. В выборке образцов российской селекции таких ультрапоздних сроков распускания почек нет, однако имеется ряд сортов и элитных форм с поздними сроками распускания почек. Можно сделать предположение, что исследуемый QTL отличается по аллельному составу у образцов с поздними

и ультрапоздними сроками распускания почек. Таким образом, вероятнее всего, аллельный вариант 103 пн в локусе CUJRBO12 в сочетании с 259 пн по JRHR209732 можно использовать только для выявления образцов с ультрапоздними сроками распускания почек.

В связи с вышесказанным мы выполнили анализ взаимосвязи аллельных вариантов данных SSR-маркеров и фенотипической характеристики образцов ореха грецкого с относительно небольшой разницей в сроках распускания почек.

При сопоставлении данных генотипирования по локусу CUJRBO12 и дат начала распускания почек установлены различия в среднем значении даты распускания почек для различных комбинаций аллелей 105 пн и 90 пн (рис. 4). Все образцы разделили на шесть групп: группа 1 – гомозиготы по аллелю 105 пн CUJRBO12 (105:105); группа 2 – гетерозиготы с аллелем 105 CUJRBO12 (105:-); группа 3 – генотипы, у которых отсутствовали аллели 105 пн и 90 пн (-:-); группа 4 – гетерозиготы с генотипом 105:90; группа 5 – гетерозиготы с аллелем 90 пн CUJRBO12 (90:-); группа 6 – гомозиготы по аллелю 90 пн CUJRBO12 (90:90).

Для образцов из групп, включающих генотипы с аллелем 105 пн (группы 1 и 2), в среднем были характерны более поздние сроки начала распускания почек по отношению к остальным образцам. В свою очередь, для образцов из групп, сформированных из генотипов с аллелем 90 пн (группы 5 и 6), в среднем наблюдались более ранние сроки начала распускания почек. Образцы, для которых не было выявлено аллелей 90 пн и 105 пн (группа 3), имели средние значения дат начала распускания почек. Два образца, сочетающие в генотипе аллели 90 пн и 105 пн, имели ранние сроки распускания почек.

Для подтверждения правомерности распределения образцов по указанным группам провели количественную оценку влияния выделенных групп на сроки начала распускания почек с помощью дисперсионного анализа (табл. 4).

Из таблицы 4 видно, что группы, выделенные по генотипу, оказывают довольно существенное влияние на сроки распускания почек в каждом из трех годов исследования (62,2–69,5%). Факт наличия изменчивости сроков распускания почек, обусловленный группами образцов, выделенным по аллельным вариантам в локусе CUJRBO12, дополнительно исследовали путем сравнения средних значений даты распускания почек с помощью t-критерия Стьюдента. Сравнивались каждая группа, выделенная по генотипу, со всеми остальными выделенными группами. В ходе анализа установлено, что достоверные отличия ($p < 0,05$) по срокам распускания почек по трем годам исследования характерны для первой группы CUJRBO12 (105:105) и пятой группы CUJRBO12 (90:-) (табл. 5).

Также при оценке связи сроков распускания почек у образцов с их генотипами по локусу JRHR209732 установили, что для всех выявленных гетерозигот с аллелем 272 пн характерны ранние сроки распускания. Сравнение данной группы образцов с другими генотипами по значению среднего значения сроков распускания почек с помощью t-критерия Стьюдента подтвердило достоверность ($p < 0,05$) выделения генотипов с аллелем 272 пн в отдельную группу (табл. 6).

Из таблицы 6 видно, что образцы с генотипом JRHR209732 (-:-) в среднем имеют более поздний срок начала распускания почек, чем образцы с генотипом JRHR209732 (272:-).

Таким образом, на выборке из 35 генотипов установлена достоверная взаимосвязь между аллелями 105 пн и 90 пн SSR-локуса CUJRBO12, а также 272 пн локуса JRHR209732 с фенотипическим проявлением по признаку срока распускания почек. Это является дополнительным подтверждением имеющихся научных сведений о сцепленности данных SSR-локусов с QTL, детерминирующим искомый признак, и выявленным S. Kefayati et al. (2019).

Полученные экспериментальные данные позволяют сделать предварительный вывод о перспективности использования маркеров CUJRBO12 и JRHR209732 при проведении скрининга генофонда с целью выявления образцов с более поздними сроками начала вегетации, что можно использовать для решения селекционных задач. Кроме того, полученные данные свидетельствуют в пользу наличия аллеля QTL, специфичного для образцов с поздними сроками распускания почек. Для подтверждения этого предположения необходимо выполнение исследования на расширенной выборке образцов.

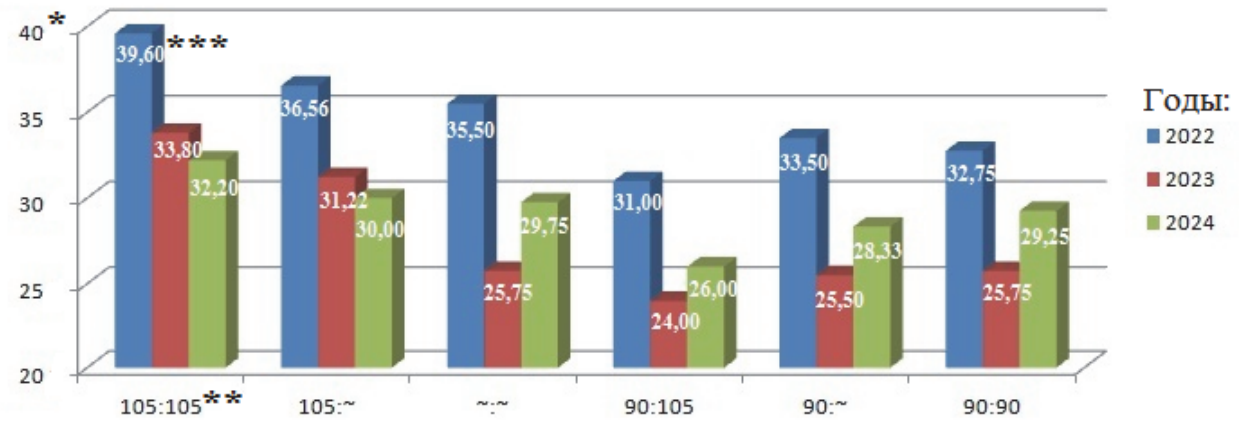


Рис. 4. Сроки распускания почек у образцов ореха грецкого с различными генотипами по локусу CUJRBO12
(* – количество дней от 1 марта; ** – генотипы, выявленные для локуса CUJRBO12;
*** – среднее значение количества дней от 1 марта до начала распускания почек)

Fig. 4. Budbreak timing of walnut accessions with different genotypes for the CUJRBO12 locus
(* – number of days from March 1; ** – genotypes identified for the CUJRBO12 locus;
*** – mean of the number of days from March 1 to budbreak)

Таблица 4. Результаты дисперсионного анализа дат начала распускания почек у шести выделенных групп образцов ореха грецкого по аллельным вариантам локуса CUJRBO12

Table 4. Results of the analysis of variance for budbreak dates in the classified six groups of walnut accessions according to the allelic variants of the CUJRBO12 locus

Изменчивость	Степени свободы	Средний квадрат	Критерий Фишера	Дисперсия	Доля влияния, %
Сроки начала распускания почек в 2022 г.					
Между группами	5	52,62	10,6	8,17	62,2
Остаточная	29	4,96	–	4,96	37,8
Сроки начала распускания почек в 2023 г.					
Между группами	5	95,88	10,7	14,91	62,6
Остаточная	29	8,90	–	8,90	37,4
Сроки начала распускания почек в 2024 г.					
Между группами	5	19,91	14,3	3,17	69,5
Остаточная	29	1,39	–	1,39	30,5

Таблица 5. Сравнение средних значений сроков распускания почек между группами 1 (CUJRBO12 105:105), 2 (CUJRBO12 90:-) и остальными образцами

Table 5. Comparison of the mean budbreak time values between groups 1 (CUJRBO12 105:105) and 2 (CUJRBO12 90:-), and the other accessions

Признак	Первое среднее*	Второе среднее**	t-критерий
Группа 1 CUJRBO12 (105:105) – Остальные группы			
Сроки начала распускания почек в 2022 г.	39,60	34,60	5,08
Сроки начала распускания почек в 2023 г.	33,80	27,52	4,52
Сроки начала распускания почек в 2024 г.	32,20	29,12	5,56
Группа 5 CUJRBO12 (90:-) – Остальные группы			
Сроки начала распускания почек в 2022 г.	33,50	37,08	–2,05
Сроки начала распускания почек в 2023 г.	25,50	30,69	–2,35
Сроки начала распускания почек в 2024 г.	28,33	30,45	–2,35

Примечание: * – среднее количество дней от 1 марта до распускания почек у группы генотипов CUJRBO12 (105:105) и CUJRBO12 (90:-); ** – среднее количество дней от 1 марта до распускания почек у всех остальных образцов

Note: * – mean number of days from March 1 to budbreak for the group of genotypes CUJRBO12 (105:105) and CUJRBO12 (90:–); ** – mean number of days from March 1 to budbreak for all other accessions

Таблица 6. Сравнение средних значений сроков распускания почек между группой JRHR209732 (272:-) и остальными образцами JRHR209732 (-:-)

Table 6. Comparison of the mean budbreak time values between the JRHR209732 (272:-) group and other JRHR209732 (-:-) accessions

Признак	JRHR209732 (-:-)	JRHR209732 (272:-)	t-критерий
Сроки начала распускания почек в 2022 г.	37,07*	31,86	4,44**
Сроки начала распускания почек в 2023 г.	30,46	24,71	3,33**
Сроки начала распускания почек в 2024 г.	30,61	27,57	4,39**

Примечание: * – приведено среднее значение дней от 1 марта до распускания почек; ** – значимость на уровне α = 0,05

Note: * – mean number of days from March 1 to budbreak is given; ** – statistical significance at the level of α = 0.05

Заключение

Проведена оценка признака сроков распускания почек 32 элитных форм и трех сортов ореха грецкого генофонда СКФНЦСВВ, а также двух сортов зарубежной селекции в течение трех лет. На основе фенологической оценки сроков распускания почек ореха грецкого выделены наиболее ценные образцы. Полученные данные о формах, вступающих в вегетацию позже, позволяют использовать их в качестве родительских форм для создания сортов с поздним распусканием почек. В результате статистической обработки данных погодных условий и дат распускания почек доказано, что в 2023 и 2024 г. распускание почек наступало раньше, чем в 2022 г. Изучено влияние температурных условий на признак позднего распускания почек и выявлено, что среднемесячная температура марта играет решающую роль в прохождении фазы распускания почек. Анализ дисперсии внутри признака по годам позволил оценить степень изменчивости дат распускания по каждому году. Высокая дисперсия в 2023 г. объясняется генотип-специфической реакцией ряда образцов на погодные условия в феврале. Выявлены образцы, вступающие в вегетацию наиболее поздно по трем годам наблюдений, – 17-5-5, 'Овен'. Образцы Теркин, Щедрый, Конкистадор, Сатурн, Тимур, Дар Кубани, 17-2-14 и 17-3-15 отнесены к группе поздних в двух сезонах наблюдений – они также представляют ценность для селекции.

Установлена взаимосвязь между аллельным составом локусов JRHR209732, CUJRBO12 и проявлением признака «срок распускания почек». Для образцов с аллелем 105 пн в гомозиготе по локусу CUJRBO12 были характерны достоверно более поздние сроки распускания почек относительно остальной части исследованной выборки российских образцов. В свою очередь, аллель 90 пн локуса CUJRBO12 и аллель 272 пн локуса JRHR209732 в гетерозиготном состоянии присутствовали у образцов с ранним распусканием почек. Таким образом, установленные в работе закономерности позволяют с относительно высокой степенью точности определять сроки распускания почек у образцов из генофонда ореха грецкого юга России. Указанные аллели могут являться «диагностическими» при проведении предварительного скрининга генофонда в целях выявления поздно вегетирующих образцов. Проведение более обширного анализа с вовлечением большего числа исследованных образцов даст возможность определить границы применимости выявленных взаимосвязей «аллель маркера / фенотип». Однако стоит отметить, что ранее установленные на генофонде западноевропейских и американских сортов закономерности между аллельным составом локусов JRHR209732, CUJRBO12 и сроками распускания почек не удалось выявить в кубанской генплазме. Это может являться следствием того, что в изученной нами выборке элитных форм и сортов отечественной селекции не представлены образцы с ультрапоздними сроками распускания почек. На основе этого можно сделать предположение о наличии разных аллелей искомого QTL у образцов с поздними и ультрапоздними сроками распускания почек.

References / Литература

Akca Y., Ozongun S. Selection of late leafing, late flowering, laterally fruitful walnut (*Juglans regia*) types in Turkey. *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*. 2004;32(4):337-342. DOI: 10.1080/01140671.2004.9514313

Aradhya M.K., Velasco D., Wang J.R., Ramasamy R., You F.M., Leslie C. et al. A fine-scale genetic linkage map reveals genomic regions associated with economic traits in walnut (*Juglans regia*). *Plant Breeding*. 2019;138(5):635-646. DOI: 10.1111/pbr.12703

Baby J., Thomas T., Thomas D. Molecular markers for harnessing heterosis. In: N. Kumar (ed.). *Molecular Marker Techniques: A Potential Approach of Crop Improvement*. Singapore: Springer Nature; 2023. p.1-24. DOI: 10.1007/978-981-99-1612-2_1

Bernard A., Lheureux F., Dirlewanger E. Walnut: past and future of genetic improvement. *Tree Genetics and Genomes*. 2018;14(1):1-28. DOI: 10.1007/s11295-017-1214-0

Bernard A., Marrano A., Donkpegan A., Brown P.J., Leslie C.A., Neale D.B. et al. Association and linkage mapping to unravel genetic architecture of phenological traits and lateral bearing in Persian walnut (*Juglans regia* L.). *BMC Genomics*. 2020;21(1):203. DOI: 10.1186/s12864-020-6616-y

Bozhuyuk M.R., Ercisli S., Orhan E., Koc A. Determination of the genetic diversity of walnut (*Juglans regia* L.) cultivar candidates from Northeastern Turkey using SSR markers. *Mitteilungen Klosterneuburg*. 2020;70:269-277.

Chen L.N., Ma Q.G., Chen Y.K., Wang B.Q., Pei D. Identification of major walnut cultivars grown in China based on nut phenotypes and SSR markers. *Scientia Horticulturae*. 2014;168:240-248. DOI: 10.1016/j.scienta.2014.02.004

Chmielewski F.M., Rötzer T. Response of Tree Phenology to Climate Change across Europe. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2001;108(2):101-112. DOI: 10.1016/S0168-1923(01)00233-7

Črepinšek Z., Solar M., Štampar F., Solar A. Shifts in walnut (*Juglans regia* L.) phenology due to increasing temperatures in Slovenia. *The Journal of Horticultural Science and Biotechnology*. 2009;84(1):59-64. DOI: 10.1080/14620316.2009.11512480

Dangl G.S., Woeste K., Aradhya M.K., Koehmstedt A., Simon C., Potter D. et al. Characterization of 14 microsatellite markers for genetic analysis and cultivar identification of walnut. *Journal of the American Society for Horticultural Science*. 2005;130(3):348-354. DOI: 10.21273/JASHS.130.3.348

Doğan Y., Kafkas S., Sütyemez M., Akça Y., Türemiş N. Assessment and characterization of genetic relationships of walnut (*Juglans regia* L.) genotypes by three types of molecular markers. *Scientia Horticulturae*. 2014;168:81-87. DOI: 10.1016/j.scienta.2014.01.024

Dwivedi S.L., Crouch J.H., Mackill D.J., Xu Y., Blair M.W., Ragot M. et al. The molecularization of public sector crop breeding: progress, problems, and prospects. *Advances in Agronomy*. 2007;95:163-318. DOI: 10.1016/S0065-2113(07)95003-8

Emilia M., Spada M., Beritognolo I., Cannata F. Differentiation of walnut hybrids (*Juglans nigra* L. × *Juglans regia* L.) through RAPD markers. *Acta Horticulturae*. 1997;442:43-52. DOI: 10.17660/ActaHortic.1997.442.4

Eremin G.V. (ed.). Contemporary methodological aspects of the organization of the breeding process in horticulture and viticulture (Sovremennye metodologicheskiye aspekty organizatsii selektsionnogo protsessa v sadovodstve i vinogradarstve). Krasnodar; 2012. [in Russian] (Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве / под ред. Г.В. Еремина. Краснодар; 2012).

Fallah M., Paizila A., Karcı H., Arab M.M., Sarikhani S., Suprun I. et al. Validation and implementation of marker-assisted selection (MAS) for the leafing date trait in Persian walnut populations from Iran. *Euphytica*. 2024;220(2):25. DOI: 10.1007/s10681-023-03281-3

Fallah M., Vahdati K., Hasani D., Rasouli M., Sarikhani S. Breeding of Persian walnut: Aiming to introduce late-leafing and early-harvesting varieties by targeted hybridization. *Scientia Horticulturae*. 2022;295:110885. DOI: 10.1016/j.scienta.2022.110885

Itoo H., Shah R.A., Qurat S., Jeelani A., Khursheed S., Bhat Z.A. et al. Genome-wide characterization and development of SSR markers for genetic diversity analysis in northwestern Himalayas Walnut (*Juglans regia* L.). *3 Biotech*. 2023;13(5):136. DOI: 10.1007/s13205-023-03563-6

Karimi R., Ershadi A., Vahdati K., Woeste K. Molecular characterization of Persian walnut populations in Iran with microsatellite markers. *HortScience*. 2010;45(9):1403-1406. DOI: 10.21273/HORTSCI.45.9.1403

Kavosi H., Khadivi A. The selection of superior late-leafing genotypes of Persian walnut (*Juglans regia* L.) among seedling originated trees based on pomological characterizations. *Scientia Horticulturae*. 2021;288:110299. DOI: 10.1016/j.scienta.2021.110299

Kefayati S., Ikhsan A.S., Sutyemez M., Paizila A., Topçu H., Bükücü Ş.B. et al. First simple sequence repeat-based genetic linkage map reveals a major QTL for leafing time in walnut (*Juglans regia* L.). *Tree Genetics and Genomes*. 2019;15(1):13. DOI: 10.1007/s11295-019-1318-9

Khadivi A., Montazeran A., Yadegari P. Superior spring frost resistant walnut (*Juglans regia* L.) genotypes identified among mature seedling origin trees. *Scientia Horticulturae*. 2019;253:147-153. DOI: 10.1016/j.scienta.2019.04.041

Khalafyan A.A. Statistica 6. Statistical data analysis (Statistica 6. Statisticheskiy analiz dannykh). Moscow: Binom; 2008. [in Russian] (Халафян А.А. Statistica 6. Статистический анализ данных. Москва: Бином; 2008

Khalafyan A.A. Statistica 6.0. Statistical data analysis (Statistica 6. Statisticheskiy analiz dannykh). Krasnodar; 2005. [in Russian] (Халафян А.А. Statistica 6.0. Статистический анализ данных. Краснодар; 2005).

Kramer K., Ducousso A., Gömöry D., Hansen J.K., Ionita L., Liesebach M. et al. Chilling and forcing requirements for foliage bud burst of European beech (*Fagus sylvatica* L.) differ between provenances and are phenotypically plastic. *Agricultural and Forest Meteorology*. 2017;234-245:172-181. DOI: 10.1016/j.agrformet.2016.12.002

Lakin G.F. Biometrics: a manual for biological university specialties (Biometriya: uchebnoye posobiye dlya biologicheskikh spetsialnostey vuzov). 4th ed. Moscow: Vysshaya Shkola; 1990. [in Russian] (Лакин Г.Ф. Биометрия: учебное пособие для биологических специальностей вузов. 4-е изд. Москва: Высшая школа; 1990).

Magige E.A., Fan P.Z., Wambulwa M.C., Milne R., Wu Z.Y., Luo Y.H. et al. Genetic diversity and structure of Persian walnut (*Juglans regia* L.) in Pakistan: implications for conservation. *Plants*. 2022;11(13):1652. DOI: 10.3390/plants11131652

Marrano A., Sideli G.M., Leslie C.A., Cheng H., Neale D.B. Deciphering of the genetic control of phenology, yield and pellicle color in Persian walnut (*Juglans regia* L.). *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:1140. DOI: 10.3389/fpls.2019.01140

Najafi F., Mardi M., Fakheri B., Pirseyedi S.M., Mehdinejad N., Farsi M. Isolation and characterization of novel microsatellite markers in walnut (*Juglans regia* L.). *American Journal of Plant Sciences*. 2014;5(3):409-415. DOI: 10.4236/ajps.2014.53054

Peakall R., Smouse P.E. GenALEx 6.5: Genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research – an update. *Bioinformatics*. 2012;28(19):2537-2539. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts460

Rogers S.O., Bendich A.J. Extraction of DNA from milligram amounts of fresh, herbarium and mummified plant tissues. *Plant Molecular Biology*. 1985;5(2):69-76. DOI: 10.1007/BF00020088

Sedov E.N., Ogoltsova T.P. (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. [in Russian] (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999).

Soleimani A., Rabiei V., Hassani D., Mozaffari M.R. Phenological characteristics of walnut (*Juglans regia* L.) genotypes under environmental conditions of Karaj in Iran. *Crop Breeding Journal*. 2019;9(2):11-22. DOI: 10.22092/CBJ.2020.128539.1045

Soveili S., Khadivi A. Selecting the superior late-leafing genotypes of Persian walnut (*Juglans regia* L.) using morphological and pomological evaluations. *BMC Plant Biology*. 2023;23(1):379. DOI: 10.1186/s12870-023-04386-6

Tenche-Constantinescu A.M., Lalescu D.V., Popescu S., Sarac I., Petolescu C., Camen D. et al. *Juglans regia* as urban trees: genetic diversity and walnut kernel quality assessment. *Horticulturae*. 2024;10(10):1027. DOI: 10.3390/horticulturae10101027

UPOV Guidelines for the conduct of tests for distinctness, uniformity and stability. Walnut (*Juglans regia* L.). Geneva: UPOV; 1989.

Wani A.W., Hassan G.I., Bhat K.M., Ahmad M., Siddiqui M.H., Kumar S. et al. Utilizing SSR markers to examine the population structure and molecular genetic diversity of walnut (*Juglans regia* L.) genotypes in the Northwestern Himalayan region of Jammu and Kashmir. *BioResources*. 2024;19(3):4213-4237. DOI: 10.15376/biores.19.3.4213-4237

Zaitsev G.N. Mathematics in experimental botany (Matematika v eksperimentalnoy botanike). Moscow: Nauka; 1990. [in Russian] (Зайцев Г.Н. Математика в экспериментальной ботанике. Москва: Наука; 1990).

Информация об авторах

Иван Иванович Супрун, кандидат биологических наук, заведующий функциональным научным центром, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, supruni@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0355-8395

Екатерина Аделевна Аль-Накиб, младший научный сотрудник, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, ealnakib@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0855-1176

Илья Владимирович Степанов, младший научный сотрудник, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, ivstepanof@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-6251-300X

Елена Вадимовна Лободина, научный сотрудник, Северо-Кавказский федеральный научный центр садоводства, виноградарства, виноделия, 350901 Россия, Краснодар, ул. 40 лет Победы, 39, alyona2255@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-3580-2316

Сергей Николаевич Щеглов, доктор биологических наук, профессор, доцент, Кубанский государственный университет, 350040 Россия, Краснодар, ул. Ставропольская, 149, gold_finch@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-3919-8168

Information about the authors

Ivan I. Suprun, Cand. Sci. (Biology), Head of a Functional Scientific Center, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, supruni@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0355-8395

Ekaterina A. Al-Nakib, Associate Researcher, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, ealnakib@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-0855-1176

Ilya V. Stepanov, Associate Researcher, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, ivstepanof@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-6251-300X

Elena V. Lobodina, Researcher, North Caucasian Federal Scientific Center of Horticulture, Viticulture, Wine-making, 39 40 let Pobedy St., Krasnodar 350901, Russia, alyona2255@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-3580-2316

Sergey N. Shcheglov, Dr. Sci. (Biology), Professor, Associate Professor, Kuban State University, 149 Stavropolskaya St., Krasnodar 350040, Russia, gold_finch@mail.ru, https://orcid.org/0000-0003-3919-8168

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

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

Статья поступила в редакцию 24.10.2024; одобрена после рецензирования 29.11.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 24.10.2024; approved after reviewing on 29.11.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ГЕНЕТИКА КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 633.161:575.118.2
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-170-176

Генетический контроль признака алюмоустойчивости у образцов ярового ячменя

О. В. Яковлева

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

Автор, ответственный за переписку: Ольга Владимировна Яковлева, oly.yakovleva@mail.ru

Актуальность. Ячмень является культурой, резко реагирующей на повышенную почвенную кислотность. В кислой почве свободные катионы Al^{3+} наиболее токсичны. Особенно сильно негативное воздействие алюминия проявляется на ранних стадиях развития растений и при недостатке питательных элементов. Признак алюмоустойчивости определяется экспрессией олигогенов либо полигенных комплексов, а также их взаимодействием. Закономерности наследования алюмоустойчивости ячменя изучены недостаточно.
Материалы и методы. Материалом для исследования явились образцы ярового ячменя, контрастно различающиеся по устойчивости к токсичным ионам алюминия: высокоустойчивый местный образец к-9730 (Россия) и неустойчивый сорт 'Colsess IV'. Для гибридологического анализа были отобраны фенотипически однородные линии, получены гибриды F_1–F_5 и F_2BC_1. Расщепление гибридных популяций по устойчивости оценивали по степени роста надземной части и корневой системы в условиях ионного стресса при тестирующей концентрации 185 мкМ ионов алюминия и уровне pH 4,0.
Результаты. Высокая устойчивость растений ячменя к токсичным ионам алюминия образца к-9730, оцененная по реакции корня и ростка на воздействие стрессора, контролируется двумя доминантными генами. Методом отбора растений старших поколений гибридов выделены ценные генотипы с высоким уровнем устойчивости к ионному стрессу и создан донор алюмоустойчивости ячменя Л-30-1, характеризующийся также и другими ценными для селекции признаками.
Заключение. Изучение наследования устойчивости растений ячменя к токсичным ионам алюминия (185 мкМ Al^{3+}, pH 4,0) у образца к-9730 и сорта 'Colsess IV' позволило установить ряд закономерностей. Результаты проведенного исследования рекомендуется использовать в процессе селекции при выборе родительских пар для создания новых сортов ячменя, которые будут наиболее адаптированы к неблагоприятным условиям среды.

Ключевые слова: культурный ячмень, ионы алюминия, гены устойчивости, генотип, генетический контроль

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».
Автор благодарит рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

***Для цитирования*:** Яковлева О.В. Генетический контроль признака алюмоустойчивости у образцов ярового ячменя. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):170-176. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-170-176

GENETICS OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-170-176

Genetic control of the aluminum resistance trait in barley hybrids

Olga V. Yakovleva

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

Corresponding author: Olga V. Yakovleva, oly.yakovleva@mail.ru

Background. Barley is a crop that reacts sharply to increased soil acidity. In acidic soil, free Al^{3+} cations are the most toxic. The negative effects of aluminum are especially pronounced in the early stages of plant development and with a lack of nutrients. The character of aluminum resistance is determined by the expression of oligogenes or polygenic complexes, as well as their interaction. The patterns of inheritance of aluminum resistance in barley have not been studied enough.
Materials and methods. The material for the study included spring barley accessions contrasting in their resistance to toxic aluminum ions: highly resistant local accession k-9730 (Russia), and susceptible cv. 'Colsess IV'. Phenotypically homogeneous lines were selected for hybridological analysis, and F_1–F_5 and F_2BC_1 hybrids were obtained. Segregation among hybrid populations in resistance was assessed according to the degree of growth of the aboveground part and root system under ion stress conditions at a testing concentration of 185 μ of aluminum ions and a pH level of 4.0.
Results. High resistance of k-9730 barley plants to toxic aluminum ions, assessed by the responses of the root and sprout to the effects of the stressor, is controlled by two dominant genes. By selecting plants of older hybrid generations, valuable genotypes with high levels of resistance to ion stress were identified and a donor of aluminum resistance for barley, L-30-1, was developed, which is also characterized by other traits valuable for breeding.
Conclusion. Studying the inheritance of resistance to toxic aluminum ions (185 μ Al^{3+}, pH 4.0) in the k-9730 and 'Colsess IV' barley genotypes helped to establish a number of patterns. The results of the study are recommended to be used in the breeding process when choosing parent pairs to develop new barley cultivars that will be most adapted to adverse environmental conditions.

Keywords: cultivated barley, aluminum ions, resistance genes, genotype, genetic control

Acknowledgements: the research was conducted within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0009 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".
The author thanks the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Yakovleva O.V. Genetic control of the aluminum resistance trait in barley hybrids. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):170-176. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-170-176

Введение

Воздействие факторов окружающей среды на сельскохозяйственное производство может быть весьма разнообразным. В кислых почвах содержатся токсичные для растений элементы, такие как алюминий, железо, марганец, которые негативно влияют на корневую систему, замедляют реакции фосфорилирования сахаров и репликации нуклеиновых кислот, снижают поступление кальция, магния, калия, фосфора. Алюминий может снижать потребление воды растениями. Особенно сильно негативное воздействие алюминия проявляется на ранних стадиях развития растений и при недостатке питательных элементов (Yakovleva, 2018).

По результатам мониторинга пахотных угодий, кислые почвы в Российской Федерации занимают 4,1 млн га, то есть около сорока процентов от обследованной площади. При этом в Северо-Западном регионе отмечены наибольшие площади кислых почв, 5,9% из них составляют сильно- и очень сильнокислые почвы (Gogmachadze G., Gogmachadze L., 2021).

Использование устойчивых к токсичным почвенным факторам сортов позволит снизить потери урожая, которые в пересчете на зерно могут составлять более 12 млн т (Sychev, Akanova, 2019).

Ячмень является культурой, резко реагирующей на повышенную почвенную кислотность. Для эффективной селекции ячменя по признаку устойчивости к токсичным ионам алюминия необходим поиск источников и правильный подбор пар для скрещивания при создании новых генотипов. Необходимы также знания о генетическом контроле признака.

Начальные сведения о сортах и линиях ячменя, которые переносят токсичные уровни Al^{3+} и низкий уровень pH почвы, появились в середине прошлого века (Foy et al., 1965; Slootmaker, Arzadun, 1969; Reid, 1976; Minella, Sorrells, 1997). Сообщалось о более чем двухстах генотипах ячменя, устойчивых к алюминию, однако поиск новых источников устойчивости продолжается и в настоящее время. Выделенные источники толерантности могут быть представлены озимыми и яровыми формами, двурядным и шестирядным подвидами различного эколого-географического происхождения.

В литературе сообщается, что устойчивость к токсичности ионов алюминия и низкому уровню pH является наследуемым признаком (Reid, 1971; Stølen, Andersen, 1978). У яровых ячменей различия по устойчивости к низкому уровню pH почвы объясняются наличием доминантного гена *Pht* (Stølen, Andersen, 1978). Ряд исследователей сообщали о гене *Alp*, контролирующем устойчивость сортов 'Dayton' и 'Smooth Awn 16' (Reid, 1971; Minella, Sorrells, 1997). Предполагается, что гены *Pht* и *Alp* могут быть одним и тем же геном устойчивости, но исследования по идентификации генов не проводились. Различными методами генетического анализа определено, что гены локализованы в четвертой хромосоме (4HL) дистально от центромеры (Minella, Sorrells, 1997; Tang et al., 2000). Во всех опубликованных исследованиях толерантность определялась как доминантный признак. Предполагалось также, что на уровень устойчивости растений ячменя оказывают влияние второстепенные гены либо гены с малым эффектом, а разные аллели одного гена могут определять разную устойчивость к ионам алюминия (Rigin, Yakovleva, 2006).

Показано также, что наследование устойчивости к алюминию может быть полигенным. Изучение генетического контроля устойчивости к алюминию у ячменя проводилось с помощью генетической карты, созданной на основе молекулярных маркеров. Локусы количественных признаков (quantitative trait loci – QTL) были обнаружены на хромосомах 2H, 3H и 4H. Для определения предполагаемой функции QTL использовался поиск гомологичных последовательностей, что позволило выявить потенциальные гены-кандидаты устойчивости к алюминию.

В современных научных исследованиях основным геном устойчивости ячменя к токсичности ионов алюминия считается *HvAACT1* (*HvMATE*). Он кодирует белок группы MATE и способствует высвобождению из верхушек корней цитрата, который защищает растущие клетки и способствует удлинению корней (Ma et al., 2016).

Семейство белков MATE участвует в регуляции процессов роста и развития растений. Эти белки отвечают за транспортировку вторичных метаболитов, токсичных соединений и тяжелых металлов, а также за устойчивость к болезням и регуляцию гормонов растений.

Ген *HvMATE* связан с толерантностью многих генотипов ячменя, включая 'Murasakimochi', 'Dayton', 'Honen', 'WB229', 'Svanhals', 'Br2' и 'Brindabella'. Более высокий уровень экспрессии *HvAACT1* в верхушках корней наблюдается у устойчивых генотипов ячменя по сравнению с чувствительными.

Недавно было обнаружено, что у толерантных генотипов ячменя более высокая экспрессия гена *HvAACT1* связана с наличием вставки длиной 1023 пар оснований в 5'-UTR области *HvAACT1*. Данная вставка повышает уровень экспрессии гена в верхушках корней (Ma et al., 2016). Подобная мутация обнаруживается только у устойчивого к Al^{3+} культурного ячменя, происходящего из районов Восточной Азии.

Некоторые исследователи отмечают высокий уровень алюмоустойчивости у сорта ячменя 'Dayton'. Выявлены четыре микросателлитных маркера Bmac310, Bmag353, HVM68 и HVMCABG, ассоциированные с геном *Alp*. Между маркерами HVM68 и Bmag353, которые находятся на расстоянии 3,5 и 3,1 cM от гена *Alp*, было установлено наибольшее сцепление. С помощью микросателлитного маркера Bmag353 можно прогнозировать устойчивость растений ячменя к ионам алюминия с вероятностью до девяноста пяти процентов (Raman et al., 2002). Определены и другие специфические маркеры, такие как 1kb-insertion и HvMATE21 indel, сцепленные с геном *HvAACT1*. В настоящее время идентифицирован аллель *bpb-6949*, контролирующий рост корневой системы у дикого и культурного ячменя. Определена его локализация на расстоянии 0,8 cM от гена *HvMATE* (Cai et al., 2013; Yakovleva, 2023).

Способность ячменя противостоять вредному воздействию токсичных ионов алюминия – это сложный биологический процесс, который обусловлен генетическими характеристиками растения. В основе генетического контроля признака лежит экспрессия олигогенов и полигенных комплексов, а также их взаимодействие. К сожалению, закономерности наследования алюмоустойчивости ячменя изучены явно недостаточно.

Целью наших исследований являлось изучение генетического контроля алюмоустойчивости у выделенного нами ранее (Yakovleva, 1998) устойчивого образца ячменя к-9730 с помощью гибридологического анализа.

Материалы и методы

Исходным материалом для исследования явились образцы ярового ячменя из коллекции генетических ресурсов растений ВИР, различающиеся по уровню устойчивости к токсичным ионам алюминия. Для массовой оценки сортов использовался лабораторный метод «корневого теста» при раннем развитии растений ячменя (Yakovleva, 2021). После одновременного измерения ростовых параметров каждого образца вычисляли индексы длины корня (ИДК) и ростка (ИДР) как отношение средней длины показателя в опыте к средней длине этого показателя в контрольном варианте. Изученные образцы ячменя распределяли по шкале на пять групп устойчивости. Шкала представлена следующим образом: 1 – ИД > 0,81 – высокоустойчивые; 2 – ИД 0,61–0,80 – устойчивые; 3 – ИД 0,41–0,60 – среднеустойчивые; 4 – ИД 0,31–0,40 – среднечувствительные; 5 – ИД < 0,30 – неустойчивые.

Среди изученных 600 образцов коллекции нами были выделены высокоустойчивый образец местного ячменя к-9730 из России (ИДК = 0,78 ± 0,07) и неустойчивый сорт ‘Colsess IV’ (к-24626, США) (ИДК = 0,20 ± 0,05). Для гибридологического анализа из этих сортов отобрали фенотипически однородные линии.

Родительские формы, гибриды F_1–F_3 и последующих поколений, а также гибриды F_2BC_1 выращивали на опытном поле научно-производственной базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» (Санкт-Петербург, Пушкин). Семена родительских форм и гибридов высевали весной в оптимальные сроки, по 20 зерен в рядок на метровых делянках. Все поколения гибридов ячменя высевали между делянками родительских растений. Семьи F_3 высевали в поле в трех повторностях, не менее 120 растений в каждой.

Скрещивания образцов проводили твел-методом в прямых и обратных комбинациях (Merezhko et al., 1973). Уборку в поле проводили по растениям с последующей индивидуальной оценкой в лаборатории.

Родительские и гибридные растения ячменя изучали в лабораторных условиях. При ионном стрессе с тестирующей концентрацией 185 мкМ ионов алюминия и pH 4,0 оценивали расщепление гибридов по степени роста надземной части и корневой системы как показателям устойчивости.

У гибридов F_1 определяли степень фенотипического доминирования (h_p) по признаку устойчивости к ионам алюминия (Beil, Atkins, 1965).

Наследование устойчивости к токсичным ионам изучали при анализе расщепления семей гибридов третьего поколения, представляющих собой потомство одного растения F_1. Полученные данные распределения гибридных растений по устойчивости к алюминию объединяли после статистической проверки на однородность.

Среди изучаемых гибридных растений выделяли положительные и отрицательные трансгрессивные формы, которые выходили за пределы классов распределения по длине корня и по длине ростка от родителей в большую или меньшую сторону.

Для дальнейшего изучения в следующих поколениях и создания доноров алюмоустойчивости ячменя использовали семьи растений с высокой устойчивостью (Al^{3+} 185 мкМ, pH 4,0), выделенные из третьего (F_3) поколения гибридов.

Проводили дисперсионный и корреляционный анализы показателей устойчивости (Zaitsev, 1984). Степень соответствия фактически полученных данных теоретически ожидаемым результатам рассчитывали с помощью критерия хи-квадрат (χ^2) Пирсона. Статистическая обработка результатов генетического анализа выполнена с помощью программы Microsoft Excel.

Результаты и обсуждение

При выращивании родительских форм и гибридов в дистиллированной воде без ионов алюминия различия по средней длине корня у родительских сортов и гибридов статистически несущественны. Средняя длина корней у образца к-9730 и сорта ‘Colsess IV’ составляла 6,75 ± 0,27 см и 6,30 ± 0,21 см соответственно, что свидетельствует об отсутствии достоверных различий между ними. Таким образом, мы предположили, что родительские формы не различались по главным генам, контролирующим собственно рост корней растений ячменя. Подобные исследования родительских образцов в дистиллированной воде без ионов алюминия по длине ростка показали отсутствие различий по генам, детерминирующим длину ростка.

Поэтому в генетическом анализе именно эти ростовые параметры использовались для характеристики устойчивости отдельного растения ячменя к токсичным ионам алюминия.

В проведенном исследовании гибриды и родительские формы были представлены не менее чем тридцатью растениями.

В условиях ионного стресса изменчивость длины корня и длины ростка родительских форм и гибридов F_1 оказалась относительно невысока. Так, величина дисперсии (s^2) составила 1,1 см, а коэффициент вариации (Cv) равен 13,10%. В соответствии с полученными результатами можно говорить о генетической однородности гибридов первого поколения и родителей.

Дальнейшее изучение гибридов первого поколения от реципрокных скрещиваний устойчивого образца к-9730 и неустойчивого сорта ‘Colsess IV’ по длине корня показало детерминацию признака только со стороны ядра, так как не было выявлено значимых различий между гибридами F_1 прямых и обратных скрещиваний, а их устойчивость была близка к значению к-9730 (средняя длина корней F_1 = 6,6 ± 0,19 см).

В соответствии с требованиями генетического анализа при изучении первого поколения гибридов необходимо учитывать величину исследуемого признака и определять степень фенотипического доминирования.

Полученные нами результаты свидетельствуют о неполном доминировании высокой устойчивости к ионам алюминия над их чувствительностью. В прямой (к-9730 × ‘Colsess IV’) и обратной (‘Colsess IV’ × к-9730) комбинациях скрещивания степень доминирования составила 0,83 и 0,87 соответственно.

В процессе генетического анализа исследовали 436 семей гибридов третьего поколения прямых и обратных комбинаций от скрещивания образца к-9730 и ‘Colsess IV’. Семьи F_3 являлись потомствами отдельных растений F_1, по каждой семье анализировали 20–30 растений и рассчитывали среднюю длину корня. Статистический анализ степени однородности выборок показал отсутствие различий между изучаемыми комбинациями, поэтому выборки объединили.

На стрессовом фоне средняя длина корня растений сорта ‘Colsess IV’ равна 3,6 ± 0,07 см (дисперсия – 0,068),

образца к-9730 – 6,3 ± 0,27 см (величина дисперсии – 0,549).

Среди 436 семей F_3 обнаружено 410 гомозиготных и гетерозиготных по устойчивости к ионам алюминия семей и 26 гомозиготно неустойчивых семей. Соотношение фенотипов (410 : 26) достоверно не отличается от теоретически ожидаемого 15 : 1 (χ^2 = 0,07), таким образом образцы к-9730 и 'Colsess IV' различаются по двум доминантным генам (табл. 1).

Расщепление по длине корня изучали у гибридных семей F_2BC_1, полученных от анализирующих скрещиваний F_1 (к-9730 × 'Colsess IV') × 'Colsess IV'. В данном опыте 42 семьи были устойчивы, а 11 семей – неустойчивы к изучаемому стрессу. Фактическое соотношение фенотипов (42 : 11) существенно не отличалось от теоретического 3 : 1 (χ^2 = 0,51). Таким образом, было подтверждено предположение о контроле высокой устойчивости к алюминию у образца к-9730 двумя доминантными генами.

В стрессовых условиях у ячменя наблюдалась значительная дифференциация образцов по реакции надземной части (росток), были выделены формы, контрастно различающиеся по устойчивости.

Гибридные растения тех же семей F_3 изучили по реакции ростка на действие токсичных ионов алюминия. Измерение ростков и корней проводили одновременно. В водном растворе с ионами алюминия родительские сорта к-9730 и 'Colsess IV' имели статистически достоверные различия по длине ростка (13,5 ± 0,27 см и 9,3 ± 0,17 см соответственно).

Неустойчивыми считали семьи F_3, у которых средняя длина растений была менее 9,0 см, как у сорта 'Colsess IV'. В изучаемой комбинации 404 семьи были устойчивы по длине ростка, 32 семьи отнесены к неустойчивому классу. Соотношение фенотипов (404 : 32) не отличалось от 15 : 1 (χ^2 = 0,55), что указывает на контроль устойчивости растений ячменя к токсичным ионам алюминия двумя доминантными генами (табл. 2).

Таким образом, на основании результатов гибридологического анализа 436 семей F_3 к-9730 × 'Colsess IV' и 'Colsess IV' × к-9730 показано, что различия по устойчивости корней и ростка к токсичным ионам алюминия детерминированы двумя неаллельными генами.

Среди проанализированных нами гибридов F_3 выделили 27 семей, значительно превышающих по устойчивости родительский образец к-9730. Положительные трансгрессивные формы сохраняли высокий уровень устойчивости в четвертом, пятом и шестом поколениях. Методом многократного индивидуального отбора создан донор Л-30-1. Определено, что устойчивость этого донора к ионам алюминия контролируется двумя доминантными генами. Продолжительность вегетационного периода Л-30-1 не превышает 89 дней (среднеспелость). Колос остистый, шестирядный, средней озерненности. Длина колоса – 10,7 ± 0,25 см. Зерновки хорошо выполненные, крупные, пленчатые, масса 1000 зерен – 39,4 ± 1,49 г (рисунок).

Таким образом, образец ячменя к-9730, защищенный двумя доминантными генами устойчивости к токсич-

Таблица 1. Наследование алюмоустойчивости у гибридов ярового ячменя третьего поколения (тестирование по длине корня)

Table 1. Inheritance of aluminum resistance in the third-generation spring barley hybrids (root length testing)

Комбинация скрещивания / Cross combination	Оценено семей F_3 / Total number of F_3 families	Соотношение фенотипов «устойчивый : чувствительный» / Resistant : Susceptible phenotype ratio		χ^2	P
		фактическое / observed	теоретическое / expected		
к-9730 × 'Colsess IV'	179	164 : 15	15 : 1	1,39	0,50–0,75
'Colsess IV'× к-9730	257	246 : 11	15 : 1	1,70	0,25–0,50
Всего:	436	410 : 26	15 : 1	0,07	0,95–0,99

Примечание: $\chi^2_{0,05}$ = 3,84

Note: $\chi^2_{0.05}$ = 3.84

Таблица 2. Наследование алюмоустойчивости у гибридов ярового ячменя третьего поколения (тестирование по длине ростка)

Table 2. Inheritance of aluminum resistance in the third-generation spring barley hybrids (sprout length testing)

Комбинация скрещивания / Cross combination	Оценено семей F_3 / Total number of F_3 families	Соотношение фенотипов «устойчивый : чувствительный» / Resistant : Susceptible phenotype ratio		χ^2	P
		фактическое / observed	теоретическое / expected		
к-9730 × 'Colsess IV'	179	166 : 13	15 : 1	0,27	0,75–0,95
'Colsess IV'× к-9730	257	238 : 19	15 : 1	0,58	0,50–0,75
Всего:	436	404 : 32	15 : 1	0,55	0,75–0,90

Примечание: $\chi^2_{0,05}$ = 3,84

Note: $\chi^2_{0.05}$ = 3.84

Рисунок. **Донор устойчивости к токсичным ионам алюминия Л-30-1: а – гибридные растения F_3; б – взрослое растение; в – колос**

Figure. **L-30-1, a donor of resistance to toxic aluminum ions: а – F_3 hybrid plants; б – an adult plant; в – the ear**

ным ионам алюминия, соответствует всем критериям, предъявляемым к донорам (Merezhko, 1984).

В результате многолетней работы с использованием метода генетического анализа удалось выделить ценные рекомбинанты ячменя и создать доноры устойчивости к токсичным ионам алюминия (185 мкМ Al^{3+}, pH 4,0). Новый высокоустойчивый исходный материал может стать важным источником в улучшении сортов ячменя при селекции на эдафическую устойчивость.

Заключение

Изучение наследования устойчивости растений ячменя к токсичным ионам алюминия (185 мкМ Al^{3+}, pH 4,0) у образца к-9730 и сорта 'Colsess IV' позволило установить ряд закономерностей. Так, высокая устойчивость по реакции корня и ростка является доминантным признаком по отношению к низкой устойчивости. Устойчивость образца к-9730 детерминирована двумя неаллельными генами. Среди старших поколений гибридов методом индивидуального отбора созданы ценные генотипы с высоким уровнем устойчивости к ионному стрессу.

Результаты проведенного исследования рекомендуется использовать в процессе селекции при выборе родительских пар для создания новых сортов ячменя, которые будут наиболее адаптированы к неблагоприятным условиям среды.

References / Литература

Beil G.M., Atkins R.E. Inheritance of quantitative characters in grain sorghum. *Iowa State Journal of Science*. 1965;39(3):345-358.

Cai S., Wu D., Jabeen Z., Huang Y., Huang Y., Zhang G. Genome-wide association analysis of aluminum tolerance in cultivated and Tibetan wild barley. *PLoS One*. 2013;8(7):e69776. DOI: 10.1371/journal.pone.0069776

Foy C.D., Armiger W.H., Briggle L.W., Reid D.A. Differential aluminum tolerance of wheat and barley varieties in acid soils. *Agronomy Journal*. 1965;57(5):413-417. DOI: 10.2134/agronj1965.00021962005700050001x

Gogmachadze G.D., Gogmachadze L.G. On some results of agro-ecological monitoring of soils and land resources of the Russian Federation in 2019. *AgroEcoInfo*. 2021;4(46):17. [in Russian] (Гогмачадзе Г.Д., Гогмачадзе Л.Г. О некоторых результатах агроэкологического мониторинга почв и земельных ресурсов Российской Федерации в 2019 году. *АгроЭкоИнфо*. 2021;4(46):17. DOI: 10.51419/20214410

Ma Y., Li C., Ryan P.R., Shabala S., You J., Liu J. et al. A new allele for aluminium tolerance gene in barley (*Hordeum vulgare* L.). *BMC Genomics*. 2016;17:186. DOI: 10.1186/s12864-016-2551-3

Merezhko A.F. The system of genetic studying of source material for plant breeding: guidelines (Sistema geneticheskogo izucheniya iskhodnogo materiala dlya selektsii rasteniy: metodicheskiye ukazaniya). Leningrad: VIR; 1984. [in Russian] (Мережко А.Ф. Система генетического изучения исходного материала для селекции растений: методические указания. Ленинград: ВИР; 1984).

Merezhko A.F., Ezrokhin L.M., Yudin A.E. Guidelines for an effective pollination technique for cereal crops (Metodicheskiye ukazaniya po effektivnomu metodu opyleniya zernovykh kultur). Leningrad: VIR; 1973. [in Russian] (Мережко А.Ф., Эзрохин Л.М., Юдин А.Е. Методические указания по эффективному методу опыления зерновых культур. Ленинград: ВИР; 1973).

Minella E., Sorrells M.E. Inheritance and chromosome location of *Alp*, a gene controlling aluminum tolerance in 'Dayton' barley. *Plant Breeding*. 1997;116(5):465-469. DOI: 10.1111/j.1439-0523.1997.tb01032.x

Raman H., Moroni J., Sato K., Read B., Scott B. Identification of AFLP and microsatellite markers linked with an aluminium tolerance gene in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Theoretical and Applied Genetics*. 2002;105(2-3):458-464. DOI: 10.1007/s00122-002-0934-0

Reid D.A. Aluminium and manganese toxicities in the cereal grains. In: M.J. Wright (ed.). *Proceedings of a Workshop on Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils; NAL, Beltsville, Maryland; November 22–23, 1976.* Washington DC: AID; 1977. p.55-64.

Reid D.A. Genetic potential for solving problems of soil mineral stress: aluminum and manganese toxicities in cereal grains. In: M.J. Wright (ed.). *Plant Adaptation to Mineral Stress in Problem Soils*. Ithaca: Cornell University Press; 1976. p.55-64.

Rigin B.V., Yakovleva O.V. Genetic analysis of toxic aluminum ion tolerance in barley. *Russian Journal of Genetics*. 2006;42(3):301-305. DOI: 10.1134/S1022795406030100

Slootmaker L.A.J., Arzadun J.F. Selection of young barley plants for tolerance to high soil acidity in relation to some agronomic characteristics of mature plants. *Euphytica*. 1969;18:157-162. DOI: 10.1007/BF00035686

Stølen O., Andersen S. Inheritance of tolerance to low soil pH in barley. *Hereditas*. 1978;88(1):101-105. DOI: 10.1111/j.1601-5223.1978.tb01608.x

Sychev V.G., Akanova N.I. Modern problems and prospects of chemical amelioration of acidis soils. *Plodorodie = Fertility*. 2019;1(106):3-7. [in Russian] (Сычев В.Г., Аканова Н.И. Современные проблемы и перспективы химической мелиорации кислых почв. *Плодородие*. 2019;1(106):3-7). DOI: 10.25680/S19948603.2019.106.01

Tang Y., Sorrells M.E., Kochian L.V., Garvin D.F. Identification of RLFP markers linked to the barley aluminum tolerance gene *Alp*. *Crop Science*. 2000;40(3):778-782. DOI: 10.2135/cropsci2000.403778x

Yakovleva O.V. Aluminum resistance of malting barley. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2021;182(4):126-131. [in Russian] (Яковлева О.В. Алюмоустойчивость пивоваренного ячменя. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2021;182(4):126-131). DOI: 10.30901/2227-8834-2021-4-126-131

Yakovleva O.V. Genetic diversity of wild barley (*Hordeum spontaneum* K. Koch) in the context of resistance to toxic aluminum ions. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(1):215-224. [in Russian] (Яковлева О.В. Генетическое разнообразие дикого ячменя (*Hordeum spontaneum* K. Koch) по устойчивости к токсичным ионам алюминия. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(1):215-224). DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-215-224

Yakovleva O.V. Hereditary variability of acid resistance of cultivated barley plants. *Research Bulletin of the N.I. Vavilov Institute of Plant Industry*. 1998;236:49-51. [in Russian] (Яковлева О.В. Наследственная изменчивость кислотоустойчивости растений культурного ячменя. *Научно-технический бюллетень Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н.И. Вавилова*. 1998;236:49-51).

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

Zaitsev G.N. Mathematical statistics in experimental botany (Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike). Moscow: Nauka; 1984. [in Russian] (Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. Москва: Наука; 1984).

Информация об авторе

Яковлева Ольга Владимировна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, oly.yakovleva@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-6537-0868

Information about the author

Olga V. Yakovleva, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, oly.yakovleva@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-6537-0868

Статья поступила в редакцию 19.12.2024; одобрена после рецензирования 10.02.2025; принята к публикации 24.02.2025.
The article was submitted on 19.12.2024; approved after reviewing on 10.02.2025; accepted for publication on 24.02.2025.

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

Original article
UDC 633.13;57
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-177-190

Exploring extraction techniques for bioactive compounds, and investigating antioxidant properties in Moroccan oat lines

Rajae Manzali[1, 3], Salma Touil[2, 3], Ahmed Douaik[3], Noura Aoussar[4], Mohamed Bouksaim[3], Nezha Saidi[3]

[1] Hassan I University, Settat, Morocco

[2] Ibn Tofail University, Kenitra, Morocco

[3] National Institute for Agricultural Research, Regional Center for Agricultural Research of Rabat, Rabat, Morocco

[4] Hassan II University of Casablanca, Casablanca, Morocco

Corresponding author: Nezha Saidi, nezha.saidi@inra.ma

The article highlights the importance of antioxidants, especially dietary phenolic compounds, in promoting human health, and discusses the potential of cereals, such as oats, known for their richness in avenanthramides. The study aimed to optimize the method of extracting antioxidants and phenolic compounds from oat grains, and their quantitative assessment was carried out. The material for the study included oat cultivars of Moroccan origin and interspecific oat lines. The extraction of phenolic compounds with ethanol was found to be the most effective. The study explored total phenolics, flavonoids, carotenoids, and total antioxidant activity, revealing genetic diversity among oat lines. As a result, a significant correlation was established between the phenolic content and antioxidant activity in the studied Moroccan oat lines. It is noteworthy that lines F11-5 (*Avena sativa* × *A. magna*) and F10-3 (*A. sativa* × *A. murphyi*), along with cv. 'Zahri' (*A. sativa*) and accession P1-1 (*A. magna*), exhibited high antioxidant activity and the highest total phenolic content, thus attesting to their health benefits and revealing the richness of Moroccan oat lines and cultivars for food use.

Keywords: oat, interspecific lines, cultivars, extraction, phenolic compounds, flavonoids, carotenoids, antioxidant activity

Acknowledgments: this work was supported by a PhD grant from the National Center for Scientific and Technical Research (CNRST) of Morocco.
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Manzali R., Touil S., Douaik A., Aoussar N., Bouksaim M., Saidi N. Exploring extraction techniques for bioactive compounds, and investigating antioxidant properties in Moroccan oat lines. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):177-190. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-177-190

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

Научная статья
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-177-190

Оценка методов экстракции биологически активных соединений и исследование антиоксидантных свойств марокканских линий овса

Р. Манзали[1, 3], С. Туил[2, 3], А. Дуаик[3], Н. Ауссар[4], М. Буксаим[3], Н. Саиди[3]

[1] Университет Хасана I, Сеттат, Марокко

[2] Университет Ибн Тофаила, Кенитра, Марокко

[3] Национальный институт сельскохозяйственных исследований, Региональный центр сельскохозяйственных исследований Рабата, Рабат, Марокко

[4] Университет Хасана II в Касабланке, Касабланка, Марокко

Автор, ответственный за переписку: Нежа Саиди, nezha.saidi@inra.ma

В статье рассматривается биохимический потенциал зерновых культур, таких как овес, оказывающих положительное воздействие на здоровье человека благодаря высокому содержанию характерных для овса авенантрамидов, фенольных соединений и других антиоксидантов. Целью исследования являлась оптимизация метода извлечения антиоксидантов и фенольных соединений из зерна овса, проведена их количественная оценка. Материалом для исследования послужили сорта марокканского происхождения и межвидовые линии овса. Установлено, что экстрагирование фенольных соединений этанолом является наиболее эффективным. Изучены общее содержание фенольных соединений, флавоноиды, каротиноиды и общая антиоксидантная активность, что позволило выявить генетическое разнообразие среди образцов овса. В результате установлена значительная корреляция между содержанием фенолов и антиоксидантной активностью у изучаемых линий марокканского овса. Примечательно, что линии F11-5 (*Avena sativa* × *A. magna*) и F10-3 (*A. sativa* × *A. murphyi*), наряду с сортом 'Zahri' (*A. sativa*) и образцом P1-1 (*A magna*), сочетают высокую антиоксидантную активность с максимальным общим содержанием фенолов, что подчеркивает пользу овса для здоровья человека и свидетельствует о богатстве марокканских линий и сортов овса для пищевого использования.

Ключевые слова: овес, межвидовые линии, сорта, экстракция, фенольные соединения, флавоноиды, каротиноиды, антиоксидантная активность

Благодарность: работа поддержана докторантским грантом Национального центра научно-технических исследований (CNRST) Марокко.
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Манзали Р., Туил С., Дуаик А., Ауссар Н., Буксаим М., Саиди Н. Оценка методов экстракции биологически активных соединений и исследование антиоксидантных свойств марокканских линий овса. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):177-190. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-177-190

Introduction

Dietary plants combine different chemical families and amounts of naturally occurring phytochemicals. Inter alia, they include antioxidants which are biosynthesized by plants as a part of their biological system in order to minimize the destructive potential of oxidation reactions and strengthen their defense system (Halliwell, 1999; Naczk, Shahidi, 2006). Over the past decade, antioxidants, especially dietary phenolics, have received tremendous attention among food scientists and nutritionists owing to their protective effects against wide pathologies that humankind is faced with. Dietary antioxidants may promote general human health as potential treatment against various maladies, including certain cancers, chronic inflammatory diseases, and aging (Lolayekar, Shanbhag, 2012). Recent studies have revealed that many such ailments are related to oxidative stress from reactive oxygen and nitrogen species (Tsao, 2010). Besides, phytochemicals, especially polyphenols, are the predominant contributors to the total antioxidant activities of natural compounds or foods, since they reduce the rate of oxidation through two main mechanisms: by acting as hydrogen atom donators or as metal ion chelators (Gülçin, 2012; Tsao, 2010). Thus, several recent reviews have summarized information on the extraction, identification and quantification of these compounds from various natural substances, such as dietary plants or agricultural and food products (Marc et al., 2004; Naczk, Shahidi, 2006). These compounds were intensely studied and discussed but their beneficial effects were often ascribed to the intake of fruits, legumes, and vegetables (Cao et al., 1998; Kaur, Kapoor, 2001). Keeping in mind the need to increase the consumption of bioactive dietary compounds, other natural food sources are required. Cereals contain a wide spectrum of powerful antioxidants, such as phenolic acids, tocotrienols, sterols, and avonoids, inexpensive and nutritionally complementary to fruits and vegetables (Ryan D. et al., 2011). In this respect, whole grains can also be regarded as a good source of naturally occurring phytochemicals (Chen et al., 2004). The main health-promoting components, such as minerals, fibers, vitamins and phytochemicals, including phenolic compounds, are dispensed in wholegrain cereals, but are concentrated in large amounts in the bran (Verardo et al., 2011). Interestingly, oats are commonly consumed as a wholegrain cereal, contrarily to such small grains as rice and wheat. For this, in our traditional processes, we use to grind the whole grains and the bran is not removed. However, in recent years, significant changes have occurred to the milling technology, such as sieving, pearling, and air classification, to obtain refined cereal flour, so that the quality and quantity of nutrients is affected (Ragaee et al., 2013). Among all monocot cereal grains, oats contain a typical class of polyphenols, called avenanthramides (Peterson et al., 2001). These novel alkaloids, the substituted hydroxycinnamic acid conjugates, appear to exert antimicrobial effects and exhibit excellent antioxidant activities, both *in vitro* and *in vivo*, that exceed several times the antioxidant activity of various phenolics, such as vanillin and caffeic acid (Peterson et al., 2001; Sur et al., 2008; Liu S. et al., 2011).

Increased interest in food compounds that have health-enhancing properties requires more information on the phenolic compounds and their contribution to antioxidant capacity in order to encourage the production of new value-added cultivars and lines rich in nutraceuticals and health-beneficial components. For this reason, the present study aims to:

– identify the best method for the extraction of antioxidants and total phenolics from oat grains;

– quantify the total content of compounds with antioxidant properties (total phenols, flavonoids, and carotenoids);

– evaluate the antioxidant activity as radical scavenging and power-reducing activity.

Material and methods

Plant material

The plant material used in this study included two accessions of *Avena magna* Murphy et Terrell., two accessions of *A. murphyi* Ladiz., and six Moroccan hexaploid cultivars (five of *A. sativa* L., and one of *A. nuda* L.; all of them registered with the official national catalogue by the National Institute for Agricultural Research, INRA, Morocco). Besides, sixteen improved hexaploid oat lines, derivatives from interspecific crosses previously achieved by INRA-Morocco, between Moroccan hexaploid oat cultivars of *A. sativa* and wild accessions of the tetraploid oat species *A. magna* and *A. murphyi*, respectively (Table 1). All plant material was harvested during the 2012/2013 cropping season whose rainfall was 571 mm.

Reagents and standards

2,2'-Diphenyl-1-picrylhydrazyl hydrate (DPPH), gallic acid, Trolox, ascorbic acid, the Folin–Ciocâlteu reagent, *β*-carotene, catechin, and extraction solvents used in the study were purchased from Sigma-Aldrich®.

Preparation of oat extracts

We initiated a preliminary test to pinpoint the optimal method for extracting phenolic compounds and antioxidants. Utilizing conventional solvents, like ethanol, methanol and water, widely employed in literature and our lab for polyphenol extraction, we explored four methods to identify the most fitting approach for our unique raw material.

Method A: Duplicates from each ground sample were extracted with 80% ethanol (3 × 33.3 mL, 20 min, with shaking). The first extraction was at 50°C and the further extractions at room temperature. The obtained residue was centrifuged (5 min at 1250×g), after the supernatants were combined and concentrated using the rotary evaporator at 40°C. Phenolic compounds were resolubilized in methanol, filtered through 0.2 µm membranes, and stored at –20°C until the analysis (Peterson et al., 2001).

Method B: Duplicates from each ground sample were extracted with methanol (2 × 50 mL); the sample was put into a test tube over which 40 mL of methanol was poured and vortexed. The tubes were capped and placed into an ultrasound bath at 60°C for 20 min with shaking. After being centrifuged at 7000 rpm for 10 min, the separated liquid was removed and the extraction was repeated once more. The supernatants were combined and concentrated (Dar, Sharma, 2011).

Method C: Duplicates from each ground sample were extracted with methanol (80 mL). The sample were taken and put into conical flasks over which 80 mL of methanol was added and stirred. Then, the microwave extraction system was programmed at 2450 MHZ for 3.5 min. Centrifugation (7000 rpm, 10 min) followed after a 10 min cooldown period. The separated liquid was removed and the residues were mixed with 20 mL of the same solvent, vortexed and centrifuged (7000 rpm, 10 min) again. The supernatants were combined and dried (Dar, Sharma, 2011).

Method D: Duplicates from each ground sample were extracted with water (100 mL). Samples were taken and put into conical flasks over which 100 mL of solvent was added and stirred for 30 min. The sample was centrifuged at 3200×g for 5 min. The resulting supernatant was collected, frozen, and used for the antioxidant analysis (Martinez-Tomé et al., 2004).

Table 1. **List of the studied hexaploid oat cultivars, derivative hexaploid lines from interspecific crosses, and tetraploid accessions of *Avena magna* Murphy et Terrell. and *A. murphyi* Ladiz.**

Таблица 1. **Список изученных гексаплоидных сортов овса, производных гексаплоидных линий от межвидовых скрещиваний и тетраплоидных образцов *Avena magna* Murphy et Terrell. и *A. murphyi* Ladiz.**

Tetraploid accessions		Lines		Hexaploid oat cultivars	
Accessions of *A. murphyi*	Accessions of *A. magna*	Hybrid lines, derivatives of (*A sativa* × *A. magna*) × *A. sativa*	Hybrid lines, derivatives of (*A. sativa* × *A. murphyi*) × *A. sativa*	Cultivar of *A. nuda*	Cultivars of *A. sativa*
P35-42	P1-1	F11-1	F10-1	Bounejemat	Tissir
P50-52	P1-6	F11-2	F10-2		Zahri
		F11-3	F10-3		Soualem
		F11-4	F10-4		Amlal
		F11-5	F10-5		Ghali
		F11-7	F10-6		
		F11-8	F10-7		
			F10-8		
			F10-9		

DPPH free radical scavenging activity

The radical scavenging activity of the samples was measured according to the DPPH assay method (Ndolo, Beta, 2013), modified in our laboratory to measure kinetic parameters. After the blank was adjusted with methanol, volumes of the extracts (0.1 mL) were mixed with 3 mL of 60 µM DDPH methanolic solution. The reaction was monitored by reading absorbance at 517 nm for 60 min at 10 min intervals and until the reaction reached the plateau. A blank reagent was used to study DPPH stability over the test time. The absorbance measured at 30 min was used for the calculation of DPPH scavenged by grain extracts. The antioxidant capacity was measured in methanolic solutions of Trolox in order to express the results. The percentage of absorbance inhibition of the DPPH solution was calculated using the following equation:

$$\text{Radical Absorbance DPPH}(\%) = [(\text{Abst}_{0\ \text{min}} - \text{Abst}_{30\ \text{min}}) / \text{Abst}_{0\ \text{min}}\ \text{min}] \times 100,$$

where $\text{Abst}_{0\ \text{min}}$ is the DPPH absorbance at the time zero, and $\text{Abst}_{30\ \text{min}}$ is the DPPH absorbance after 30 min of incubation.

Ferric reducing antioxidant power assay (FRAP)

The reducing power of grain extracts was determined following the method of M. Oyaizu (1986) and S. Žilić et al. (2011) with a slight modification. The assay medium contained 250 µL of the sample, 200 mM of sodium phosphate buffer (250 µL, pH 6.6), and 1% potassium ferricyanide (250 µL). After incubation in a water bath at 50°C for 20 min, 250 µL of 10% trichloroacetic acid (w/v) was added to the mixture and centrifuged at 10 000 rpm for 10 min. The supernatant (1 mL) was mixed with 1 mL of distilled water and 0.1 mL of ferric chloride solution (0.1%, w/v). The absorbance of the resultant solution was read at 700 nm, and a standard curve was prepared using various concentrations of ascorbic acid, and the reducing power was expressed as mM ascorbic acid equivalents/100 g of material.

Quantification of the total phenolic content (TPC)

Total phenolics were measured according to the Folin–Ciocâlteu procedure (Singleton et al., 1999). One mL of the sample, diluted to 10% of its original concentration with methanol, was mixed with 0.5 mL of the Folin–Ciocâlteu reagent and swirled. After 3 min, 3 mL of sodium carbonate solution (200 mg/mL) was added, mixed, and the reaction was allowed to proceed for 15 min at room temperature. More distilled water was added to the reaction mixtures (10 mL). The sample was then centrifuged for 5 min at 1250×g to remove the white precipitate formed; the absorbance at 725 nm was recorded. A blank sample prepared with 1 mL of methanol in place of the sample solution was used for background subtraction. The total extracted phenolics were expressed as milligrams of gallic acid equivalents GAE/100 g of oat material using a standard curve prepared with gallic acid (25–300 µg/mL).

Quantification of the total flavonoid content (TFC)

The total flavonoid content was assessed according to the colorimetric method described previously by S. Žilić et al. (2011). Appropriate dilutions of sample extracts were reacted with sodium nitrite (0.075 mL, 5%), followed by a flavonoid-aluminum complex formation using aluminum chloride (0.15 mL, 10%). Then, NaOH (0.5 mL, 1 M) was added, and the volume was made up to 2.5 mL with distilled water. The solution was mixed well, and the absorbance was measured at 510 nm against a blank and compared to that of the catechin standards. Flavonoid content was expressed as milligrams of catechin equivalents (CE/100 g of grain).

Quantification of the total carotenoid content (TCC)

Carotenoids were extracted according to the method proposed by E. S. M. Abdel-Aal et al. (2007), and V. U. Ndolo and T. Beta (2013) with some modifications. Briefly, 200 mg of ground samples were mixed with 2 mL of water-saturated butanol in tubes covered with black caps and aluminum foil in a fume hood. The mixtures were vortexed for 30 s and carotenoids extracted by shaking for 15 min at a speed of 40 using a horizontal rotary shaker. After shaking, the samples were left to stand for 60 min at room temperature in the dark and homogenized again before shaking for another 15 min. Lastly, the samples were allowed to stand for another 60 min. About 1.8 mL of the extract were transferred into 2 mL brown micro-centrifuge tubes and

centrifuged at 4000×g and 20°C for 5 min. The supernatants were transferred from microcentrifuge tubes into a quartz cuvette and the absorbance was measured at 450 nm using a UV/Visible spectrophotometer. All the experimental procedures were carried out under dim light, and the extraction tubes were wrapped with black paper to avoid sample degradation by photooxidation. The TCC was expressed as µg *β*-carotene equivalents/g of the sample.

Statistical analysis

Results are expressed as mean values ± standard deviation of three separate measurements in each extract and are reported on a dry matter basis. The significant differences between means were calculated by one-way analysis of variance (ANOVA) using Tukey's studentized range test at $P < 0.05$. Correlations between parameters were examined by Pearson's correlation test.

Results and discussion

Extract yields and extraction methods

Antioxidant capacity of oat lines and cultivars was evaluated on the basis of measuring scavenging activity for the stable 2,2-diphenyl-1-picrylhydrazyl radical by wholegrain extracts (Fig. 1).

sults with other sources. Similarly, methanolic extraction (Method C) generally falls in the midrange, with an example of 'Zahri' at 38.6% ± 0.76. Interestingly, aqueous extraction (Method D) consistently provided lower polyphenolics and yield percentages, such as 27.32% ± 1.66 for 'Tissir'. These findings align with previous research that has examined different methods of extracting polyphenols from oat (Chmelová et al. 2015; Escobedo-Flores et al. 2018; Sridhar et al. 2021).

Thus, the extracts obtained by this method were selected for further studies and ethanol was used as an extraction solvent for the rest of samples.

Total phenolic content

Total phenolics varied widely in the material investigated in this study and ranged from 23.1 to 56.5 expressed as milligrams of gallic acid per one hundred grams of dry matter (Fig. 2). The highest amounts of phenolics extracted by Method A were originated from both *A. magna* and *A. murphyi* species; lines F_{11-5} (magxsat) and F_{10-3} (murxsat) were noticeable with (54.83 ± 1.6) mg/100 g and (53.26 ± 2.05) mg/100, respectively. Past research conducted in a similar attempt fits in this profile (Brindzova et al., 2008; Alrahmany, Tsopmo, 2012). However, when each species had been examined, *murphyi*'s extracts showed a statistically significant difference in terms of TPC compared to *magna*'s extracts.

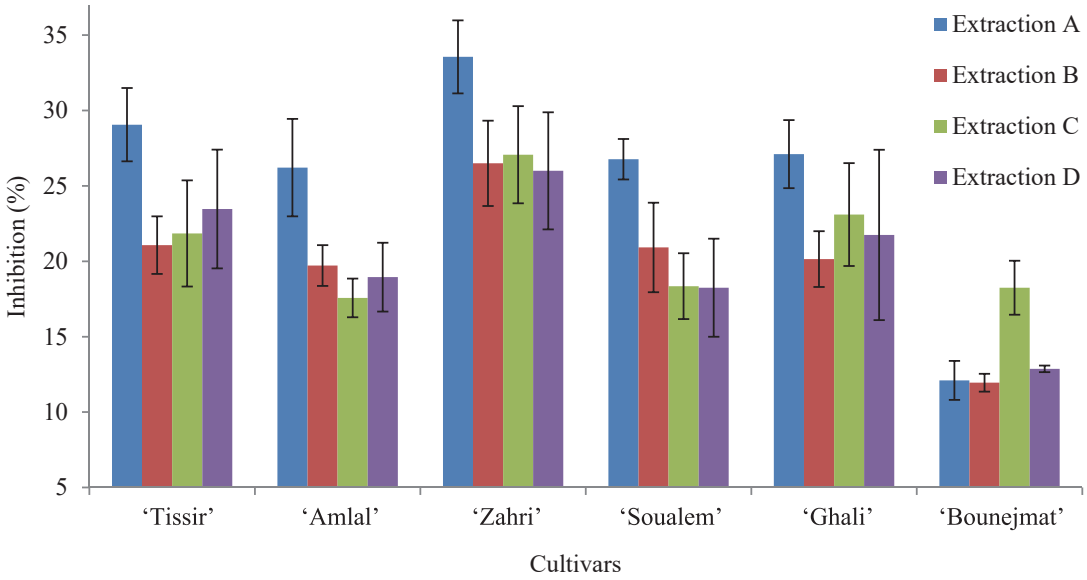


Fig. 1. Scavenging activity of Moroccan oat cultivars extracted according to four different methods, measured by the DPPH assay technique. The data are presented as mean ± SD, n = 3

Рис. 1. Антиоксидантная активность, измеренная с помощью DPPH, у Марокканских сортов овса в экстрактах, полученных четырьмя различными методами. Данные представлены как среднее значение ± стандартное отклонение, n = 3

Under the given experimental conditions, the ethanolic extracts quenched 25.8% of the DPPH radicals on average, whereas the methanolic and aqueous extracts quenched less than 21%. Among the evaluated extraction methods (Table 2), ethanolic extraction (Method A) stands out as the most suitable, consistently delivering high levels of polyphenolics across multiple sources, particularly with 'Zahri', where it achieves a remarkable 51.52% ± 2.59. Ethanolic extraction showcases its effectiveness in various sources, emphasizing its versatility. However, it is crucial to note that optimal performance may vary depending on the specific source. For instance, methanolic extraction (Method B) performs well with 'Tissir', yielding 37.67% ± 1.08, but demonstrates mixed re-

Total flavonoid content

The flavonoid content of oat lines and cultivars was expressed as milligrams of catechin equivalents per 100 grams of grain (Fig. 3). The TFC of the samples was relatively significant and ranged from 14.4 ± 0.87 to 30.2 ± 2.02 mg CE/100 g. Cv. 'Zahri', accessions *A. magna* P_{1-1} and *A. murphyi* P_{35-42}, as well as line F_{10-3} (murxsat) contained significant amounts of flavonoids compared to the analyzed cultivars, the obtained values being in line with the findings by H. Y. Kim et al. (2013), but about twice higher than those by S. Žilić et al. (2011). In addition, R. A. Carciochi et al. (2014) stated that high yields were obtained with ethanol and reached a maximum in the region with close to 80% ethanol.

Table 2. **Polyphenolic content and extraction yields of the extracts obtained from Moroccan oat cultivars**

Таблица 2. **Содержание полифенолов и полнота извлечения целевых веществ, полученных из марокканских сортов овса**

Cultivar	Method	Polyphenolics[a]	Yield (%)
'Tissir'	A	38.17 ± 0.85	6.75 ± 0.42
'Amlal'	A	40.65 ± 1.17	5.39 ± 0.54
'Zahri'	A	51.52 ± 2.59	6.56 ± 0.36
'Soualem'	A	39.50 ± 1.42	4.08 ± 0.24
'Ghali'	A	39.37 ± 0.96	7.88 ± 0.33
'Bounejmat'	A	33.75 ± 2.18	3.07 ± 0.7
'Tissir'	B	37.67 ± 1.08	4.99 ± 0.19
'Amlal'	B	32.85 ± 0.71	3.76 ± 0.33
'Zahri'	B	39.50 ± 1.00	5.58 ± 0.74
'Soualem'	B	32.47 ± 1.68	3.81 ± 0.80
'Ghali'	B	29.32 ± 1.90	6.68 ± 0.94
'Bounejmat'	B	27.07 ± 0.71	3.29 ± 0.81
'Tissir'	C	33.15 ± 2.67	4.73 ± 0.62
'Amlal'	C	27.97 ± 1.96	3.33 ± 0.50
'Zahri'	C	38.60 ± 0.76	3.63 ± 0.64
'Soualem'	C	28.50 ± 0.93	3.17 ± 0.16
'Ghali'	C	29.50 ± 0.90	5.53 ± 0.60
'Bounejmat'	C	25.97 ± 1.89	2.10 ± 0.28
'Tissir'	D	27.32 ± 1.66	4.01 ± 0.20
'Amlal'	D	27.70 ± 2.12	3.90 ± 0.41
'Zahri'	D	29.45 ± 3.12	5.70 ± 0.64
'Soualem'	D	23.80 ± 1.91	3.53 ± 0.62
'Ghali'	D	27.47 ± 1.70	4.86 ± 0.28
'Bounejmat'	D	25.42 ± 1.68	2.16 ± 0.51

Note: [a] – mean of triplicate measurement ± SD expressed as mg gallic acid equivalents per 100 g of grain (weight basis); A – extraction with ethanol solvent; B – extraction with methanol solvent; C – extraction with methanol solvent in a microwave system; D – extraction with water solvent

Примечание: [a] – среднее значение трехкратного измерения ± SD, выраженное в мг эквивалента галловой кислоты на 100 г зерна (массы); A – экстракция этанолом; B – экстракция метанолом; C – экстракция метанолом в микроволновой системе; D – экстракция водой

Total carotenoid content

Water-saturated 1-butanol was chosen for this experiment due to its common use in determining the total yellow pigment content for selecting intense amber in grain flours as well as in evaluating the quality and quantity of carotenoids. The total carotenoid content in grains, expressed as µg *β*-carotene equivalents per one gram of the sample, was relatively low in all tested samples (Fig. 4). The TCC mean values ranged from 1.39 ± 0.1 µg/g to 4.17 ± 0.2 µg *β*-carotene equivalents/g and showed genetic diversity among oat lines in their content of carotenoids. Additionally, significant variability within oat species was observed, as indicated by the high coefficient of variability values (Žilić et al., 2011).

Carotenoid extracts were also examined for their antioxidant activity using the DPPH assay method, and they exhibited significant antioxidant capacity, which indicated their contribution to the total antioxidant activity. A high and positive correlation between %DPPH scavenging and total carotenoids was found, pointing to their contribution to antioxidant activity (Fig. 5). Similar facts were observed by S. Žilić et al. (2011). There was a discernible variation across the samples, with accessions P35-42 and P50-52 showing lower antioxidant activities, starting at approximately 15%. Hybrid lines displayed a wider range of activity, with F11-3 peaking at nearly 45%, suggesting a significant presence of antioxidant carotenoids. Among the cultivars, 'Amlal' and 'Zahri' also

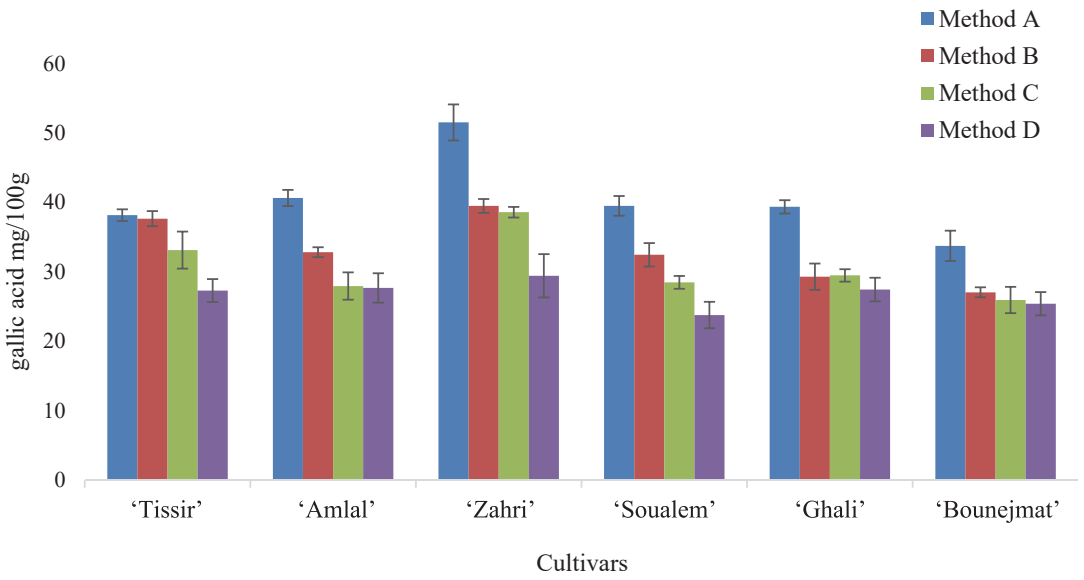


Fig. 2. **Concentration of total phenolics in Moroccan oat cultivars, extracted by four different methods, expressed as gallic acid equivalents (mg GA/100 g). Data are presented as mean ± SD, n = 3**

Рис. 2. **Концентрация общих фенольных соединений в марокканских сортах овса в экстрактах, полученных четырьмя различными методами, выраженная в эквиваленте галловой кислоты (мг ГК/100 г). Данные представлены как среднее значение ± стандартное отклонение, n = 3**

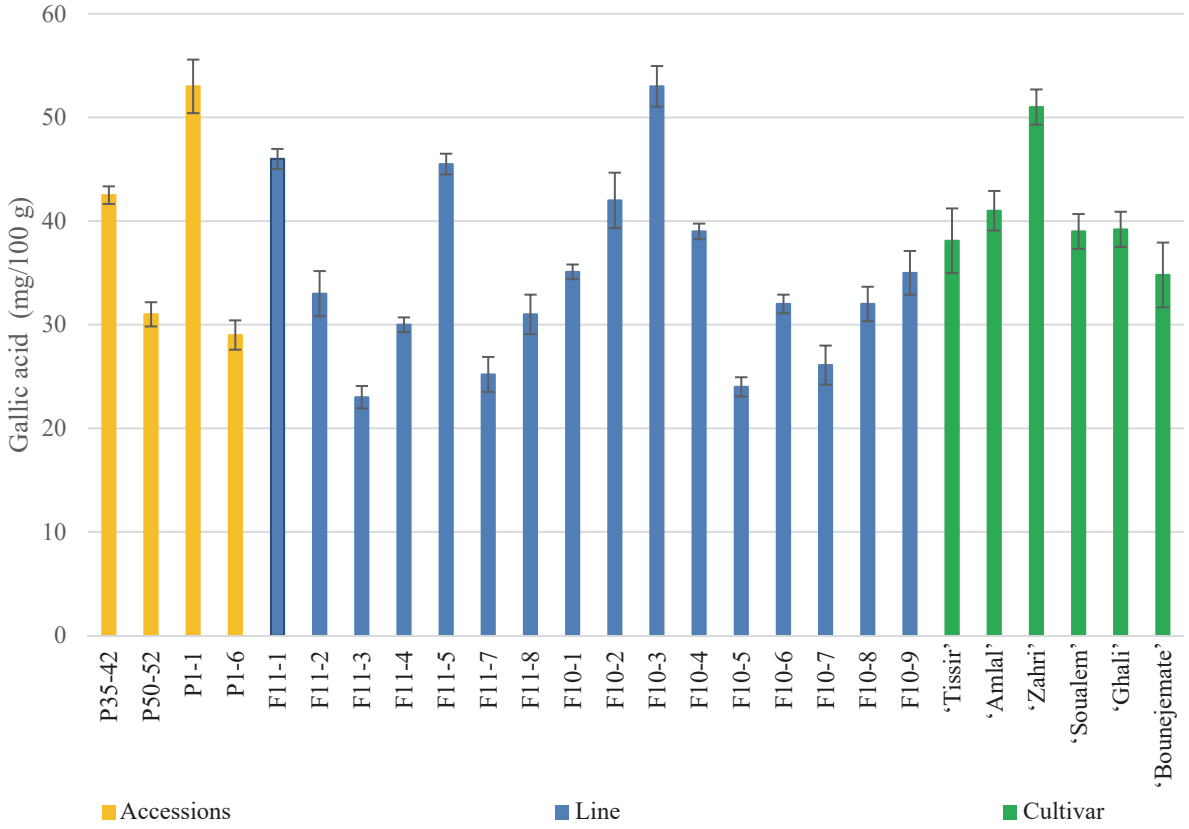


Fig. 3. **Concentration of total phenolics in the grain of oat lines and cultivars expressed as gallic acid equivalents (mg GA/100 g). Vertical bars represent the standard deviation of each data point. Values are mean ± SD (n = 3)**

Рис. 3. **Общее содержание фенольных соединений в зерне линий и сортов овса, выраженное в эквиваленте галловой кислоты (мг ГК/100 г). Вертикальные столбцы соответствуют средним значениям ± стандартное отклонение (n = 3)**

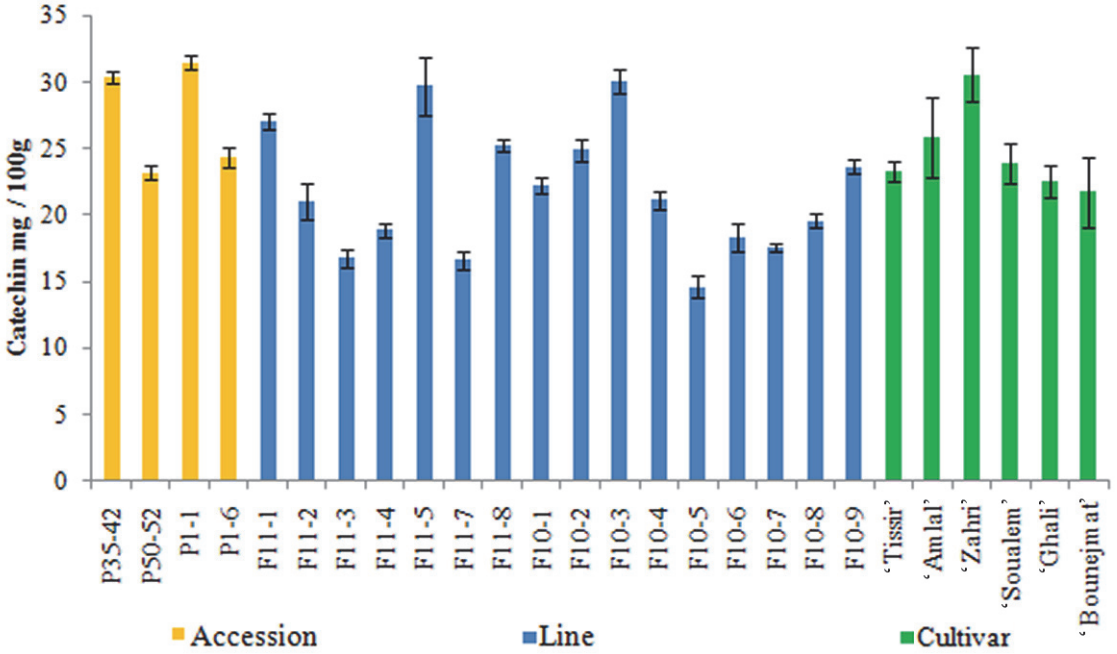


Fig. 4. Concentration of flavonoids in the grain of oat lines and cultivars expressed as catechin equivalents (mg C/100 g). Vertical bars represent the standard deviation of each data point. Values are mean ± SD (n = 3)

Рис. 4. Концентрация флавоноидов в зерне линий и сортов овса, выраженная в катехиновом эквиваленте (мг C/100 г). Вертикальные столбцы соответствуют средним значениям ± стандартное отклонение (n = 3)

reached higher values, close to 40%, indicating a rich carotenoid profile.

These variations reflect inherent genetic diversity and align with findings from other studies indicating that certain oat genotypes possess enhanced antioxidant properties due to their carotenoid composition (Emmons, Peterson, 2001). Such data are crucial for breeding programs focused on improving the health benefits of oats, as supported by published sources where dietary antioxidants are correlated with a reduced risk of chronic diseases (Willcox et al., 2004).

Antioxidant activity

Antioxidant properties of ethanolic extracts were evaluated by measuring scavenging activity for DPPH radicals; the total antioxidant activities in grain were expressed as millimoles of Trolox equivalents per one hundred grams of grain. The DPPH assay measures the reducing ability of antioxidants towards the DPPH radical through discoloration, showing the percentage of DPPH that has been quenched. There was a wide and significant variation in %DPPH scavenging activity among the cultivars and lines, but all samples had considerable antioxidant activities, ranging from 0.496 to 1.046 mM TE/100 g (dm), on average (see Fig. 5). The greatest potential for antioxidant activities was observed in lines F_{11-5} (magxsat) (1.046 ± 0.04) mM TE/100 g, F_{10-3} (murxsat) (0.96 ± 0.15) mM TE/100 g, and the accessions of *A. magna* P_{1-1} (0.97 ± 0.04) mM TE/100 g. These results were consistent with those reported by C. Serea and O. Barna (2011).

Reducing power

The reducing power of oat extracts is presented in Figure 6. The reducing power in different lines significantly ($P < 0.0001$) differed from one another. The highest reduction power was detected in the tetraploid accessions of *A. magna* and *A. murphyi*, and cvs. 'Ghali' and 'Bounejmat', with the following descending order: *A. magna* P_{1-1} > 'Ghali' > *A. murphyi* P_{50-52} > 'Bounejmat'. In this method, the ferric/ferricyanide complex is reduced to ferrous form depending on the presence of antioxidants (Choi, et al., 2007). Besides that, P. D. Duh (1998) stated that the reducing power of a compound is attributed to its hydrogen-donating ability (Duh, 1998). Our results on the reducing power demonstrate the electron donor properties of oat extracts thereby terminating free radical reactions.

The graph (Fig. 7) presents the ferric reducing antioxidant power (FRAP) of various oat lines and cultivars, expressed as ascorbic acid equivalents (mM AA/100 g). P1-1 leads with the highest FRAP value, nearing 3 mM AA/100 g, indicative of a potent antioxidant capacity. The hybrid lines and cultivars generally showed moderate FRAP values, with a mean around 1.5 mM AA/100 g, with the exception of 'Ghali', which displayed an elevated antioxidant capacity close to 2.5 mM AA/100 g.

Relationships between phytochemical contents and antioxidant activity determined by DPPH radical scavenging and reduction power methods are presented in Table 3. The content of total phenolics and DPPH scavenging activity are in agreement (r = 0.798), indicating a strong link between phenolic compounds and antioxidative capability (see Table 3).

C. Serea and O. Barna (2011) also noted a highly positive correlation between TPCs and antioxidant activity of the phenolic extracts but C. L. Emmons et al. (1999) reported no significant correlations for this item, as different responses of phenolic compounds in the Folin–Ciocâlteu method could be provided (Emmons et al., 1999; Serea, Barna, 2011). Likewise, flavonoids are an important class of phenolic compounds found in oat with various potential mechanisms of action and effects on human health. They are considered a good radical scavenger due to the presence of polyhydroxyl groups in their structure which may explain the relationship observed between total flavonoids, total phenolics (r = 0.848), and antioxidant activity (r = 0.749). Regarding the relationship between TCC and DPPH radical scavenging activity, highly significant correlations were found (r = 0.891). This may be attributed to the properties of carotenoids which act as radical scavengers and singlet oxygen quenchers (Leen-

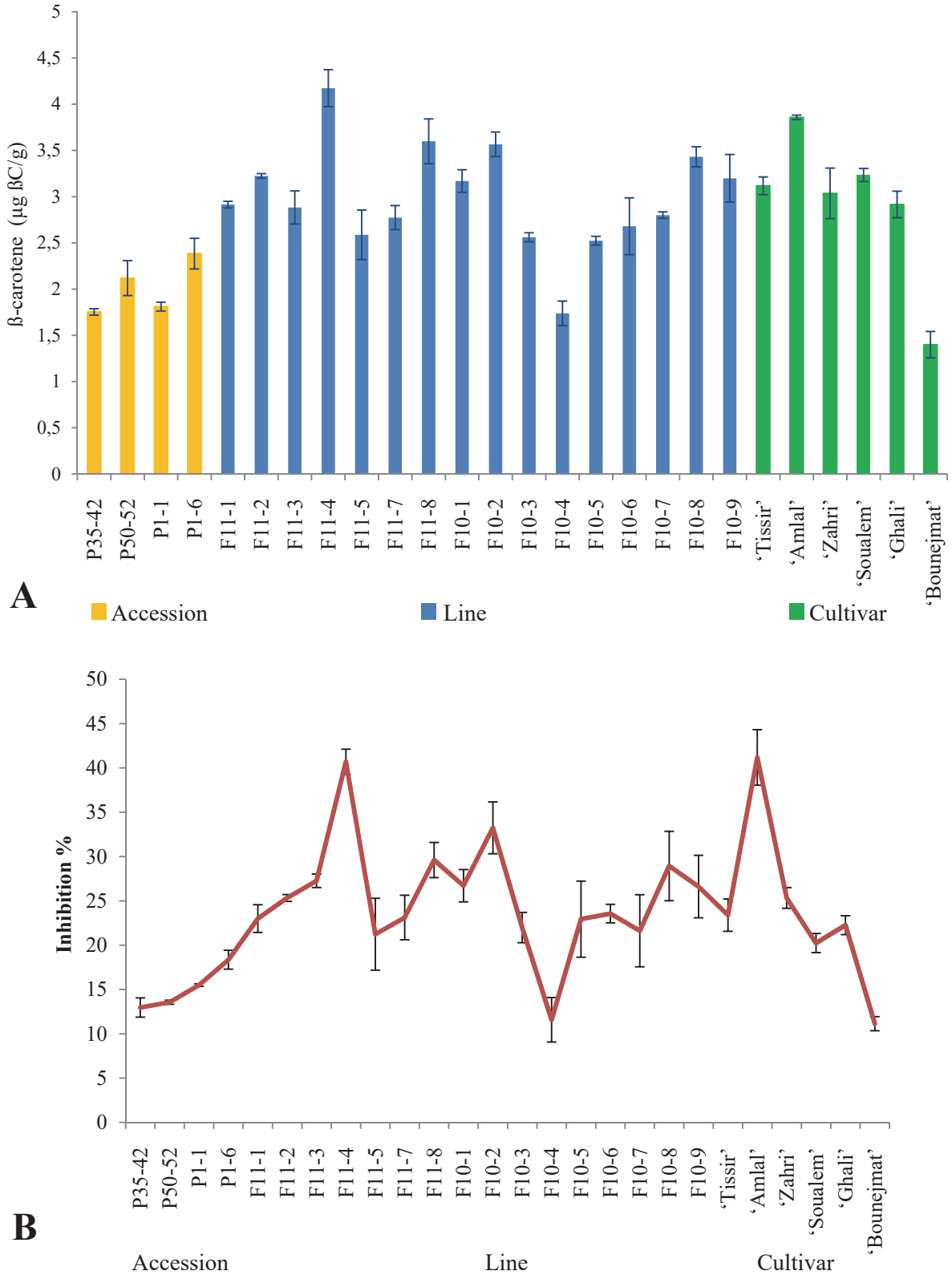


Fig. 5. **Concentration of carotenoids in the grain of oat lines and cultivars expressed as *ß*-carotene equivalents (µg *ß*C/g) (A), and its induced inhibition (B). Vertical bars represent the standard deviation of each data point. Values are mean ± SD (n = 3)**

Рис. 5. **Концентрация каротиноидов в зерне линий и сортов овса, выраженная в эквиваленте β-каротина (мкг ßC/г). "A" и его индуцированное торможение "B". Вертикальные столбцы соответствуют средним значениям ± стандартное отклонение (n = 3)**

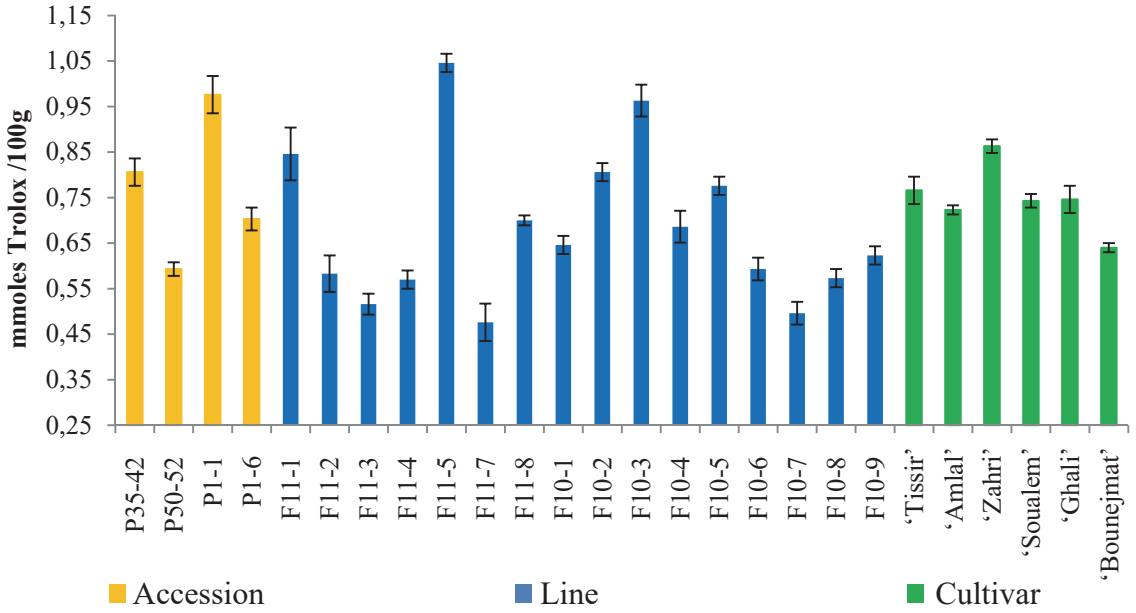


Fig. 6. **Free radical scavenging activity of oat lines and cultivars analyzed by DPPH method, expressed as Trolox equivalents (mM T/100 g). Vertical bars represent the standard deviation of each data point. Values are mean ± SD (n = 3)**

Рис. 6. **Антиоксидантная активность линий и сортов овса, проанализированная методом DPPH, выраженная в эквиваленте тролокса (мМ Т/100 г). Вертикальные столбцы соответствуют средним значениям ± стандартное отклонение (n = 3)**

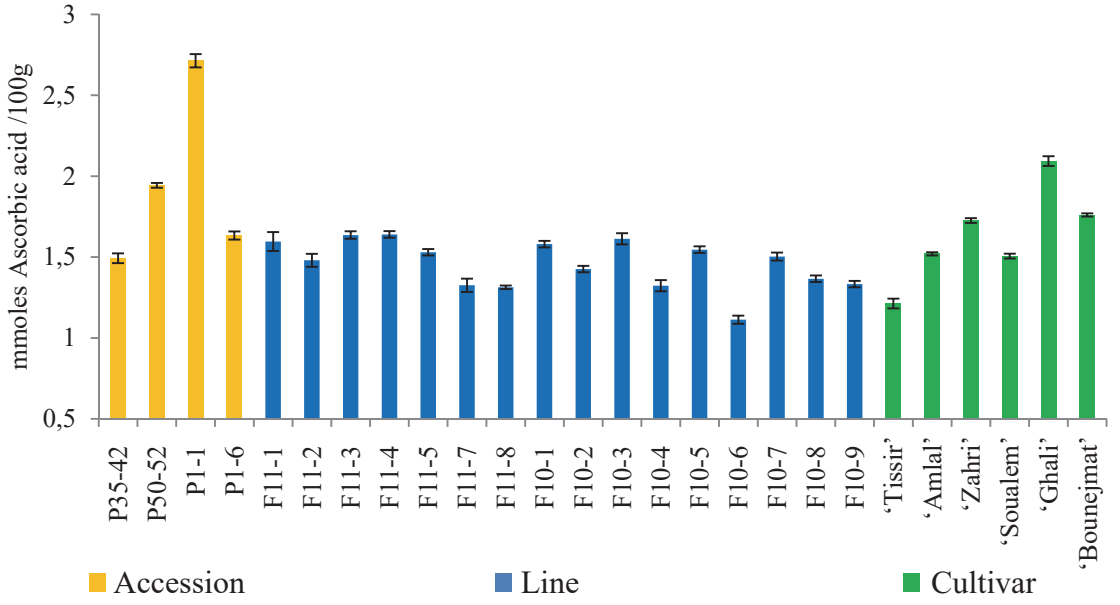


Fig. 7. **Ferric reducing antioxidant power of oat lines and cultivars, expressed as ascorbic acid equivalents (mM AA/100 g). Vertical bars represent the standard deviation of each data point. Values are mean ± SD (n = 3)**

Рис. 7. **Антиоксидантная активность линий и сортов овса, проанализированная методом FRAP, выраженная в эквиваленте аскорбиновой кислоты (мМ АК/100 г). Вертикальные столбцы соответствуют средним значениям ± стандартное отклонение (n = 3)**

hardt et al., 2006). In fact, V. U. Ndolo and T. Beta (2013) suggested that this correlation could be explained by lutein and zeaxanthin contents extracted using the water-saturated butanol (Ndolo, Beta, 2013). In contrast, Y. Choi et al. (2007) stated that no relationship was found between antioxidant activity and carotenoid content (Choi et al., 2007).

In light of the roles that carotenoids play in promoting the health of eyes and skin (Abdel et al., 2007), such trait is regarded as one of the main criteria for assessing the commercial and nutritional value of flours, possessing additional features that may hold potential as natural functional food ingredients.

The FRAP values were shown to correlate slightly (0.331) with the DPPH radical scavenging activities, but no noticeable relation was found between FRAP and the studied traits.

To determine which ratios and solvents are to be used in this experiment, previous research was consulted and complemented with the data generated from this experiment

Table 3. Correlations between total phenolics, flavonoids and carotenoids, and DPPH scavenging activity, as well as reducing power and DPPH scavenging activity in oat lines and cultivars

Таблица 3. Коэффициенты корреляция между общим содержанием фенолов, флавоноидов и каротиноидов и антиоксидантной активностью, измеренной с помощью метода DPPH и FRAP у линий и сортов овса

	FT	PT	CT	IC	DPPH	FRAP
FT	1.00	0.848**	–0.120	–0.137	0.749**	0.360*
PT		1.00	–0.105	–0.102	0.798**	0.194
CT			1.00	0.891**	–0.197	–0.334
IC				1.00	–0.174	–0.257
DPPH					1.00	0.331*
FRAP						1.00

Note: ** – significant at $P < 0.001$,* – significant at $P < 0.01$, and all others at $P > 0.05$; FT – total flavonoid content; PT – total phenolic content; CT – condensed tannin content; IC – inhibitory concentration; DPPH – antioxidant activity measured by the DPPH (2,2-diphenyl-1-picrylhydrazyl) assay; FRAP – antioxidant power measured by the ferric reducing antioxidant power assay

Примечание: ** – значимо при P < 0,001,* – значимо при P < 0,01, все остальные – при P > 0,05; FT – общее содержание флавоноидов; PT – общее содержание фенолов; CT – содержание конденсированных танинов; IC – ингибирующая концентрация; DPPH – антиоксидантная активность, измеренная с помощью анализа DPPH (2,2-дифенил-1-пикрилгидразила); FRAP – антиоксидантная способность, измеренная с помощью анализа железо-восстанавливающей антиоксидантной способности

(Przybylski et al., 1998; Zieliński, Kozłowska, 2000; Carciochi et al., 2014). The outcomes of this study demonstrate that ethanol is an effective solvent in extracting phenolics, flavonoids, and other polar substances in oat. With this, 80% ethanol extracts were used for measuring total phenolics, flavonoids, and antioxidant activity. All the same, it was not possible to compare our lines and cultivars directly with the published data, but an estimate of their antioxidant capacities was provided for screening and comparing them with other oat genotypes originated from different ecogeographic areas. In general, most reports indicated that phytochemical contents in whole grains were found to be high, and great shares of their beneficial characteristics were attributed to their antioxidant compounds (Slavin, 2003; Ryan L. et al., 2007). It must be pointed out that the used methods at best extracted only the free or loosely attached and more readily soluble phenolic compounds in the tested material and did not extract phenolic compounds tightly bound to cell wall materials (Liu R.H., 2007), so that the real contents are underestimated. Additional research is needed to investigate bound phenolics, since 75% of oat's phenolics are in the bound form (Liu, 2007), and evaluate their contribution to the total antioxidant activity as well as their composition.

As a secondary objective, this experiment was conducted to highlight that Moroccan oat germplasm resources, and particularly hexaploid oats, attracted much attention for their genetic characteristics (Ladizinsky, 2012). In the main, the presented results revealed that Moroccan oat cultivars and lines demonstrated high content of phenolics, flavonoids and carotenoids, and manifested potent antioxidant activity.

The comparison in the multiple range test revealed a highly significant difference ($P < 0{,}01$) between the released lines and both tetraploid and hexaploid parents for the studied traits; the extracts from different oat genotypes differed significantly in their radical scavenging capacities against DPPH and in TPC, indicating the potential effect of the genotype on the antioxidant properties in oat. C. L. Emmons and D. M. Peterson advanced this fact and demonstrated that the cultivar and location affected phenolic contents and antioxidant activities (Emmons, Peterson, 2001). In addition to this variation, it is worthy to mention further variation for phenolics and carotenoids observed among the lines released from *A. magna* and *A. murphyi* species.

Based on these results and previous research (Manzali et al., 2016, 2017, 2023), these lines and cultivars rank on the top of functional foods rich in phytochemicals, with overwhelming evidence indicating that the regular consumption of products rich in phytochemicals is efficient in promoting health effects against such maladies as cancer, chronic diseases, etc. (Ragaee et al., 2006; Liu R.H., 2007; Van Hung, 2016).

Conclusion

Starting with the optimal approach for extracting polyphenolics from oats, our results consistently emphasize that ethanolic extraction (Method A) stands out as the most effective method. Superior performance of this method across diverse oat genotypes is evident in its consistent yield of high polyphenolic content levels, particularly noteworthy with cv. 'Zahri' (51.1 mg/100 g). This not only reaffirms ethanolic extraction as the preferred option for obtaining extracts with substantial antioxidant capacity but also underscores its robust ability to capture the complete range of antioxidant compounds present in Moroccan oat germplasm.

Following the recorded values for all oat extracts, we can ascertain the high phenolic content and antioxidant potential in Moroccan oat germplasm due to a wide range of antioxidant compounds. This study provided a comparison of the content of phytochemicals in a set of selected lines and cultivars grown under the same agronomic and environmental conditions. Substantial variation was demonstrated in the content values, indicating that there is sufficient genetic variation in the content of antioxidant components to be exploited by breeders to develop cultivars with enhanced quality for human nutrition. Additional research is needed to further investigate phenolic compounds, individual carotenoids, and phytoestrogen, and evaluate their contribution to the total antioxidant activity of oat and its nutraceutical value. Even when present in small amounts, they should be taken into ac-

count in order to understand/validate their bioactivity and bioavailability. In spite of this fact, these results provide an improved understanding of oat potential and identify the high-quality extracts of these lines that can be acquired for the use in oat breeding as alternative sources of natural antioxidants and other bioactive compounds in the formulation of functional foods.

References / Литература

Abdel-Aal E.S.M., Young J.C., Rabalski I., Hucl P., Fregeau-Reid J. Identification and quantification of seed carotenoids in selected wheat species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2007;55(3):787-794. DOI: 10.1021/jf062764p

Alrahmany R., Tsopmo A. Role of carbohydrases on the release of reducing sugar, total phenolics and on antioxidant properties of oat bran. *Food Chemistry*. 2012;132(1):413-418. DOI: 10.1016/j.foodchem.2011.11.014

Brindzova L., Certik M., Rapta P., Zalibera M., Mikulajová A., Takacsova M. Antioxidant activity, *β*-glucan and lipid contents of oat varieties. *Czech Journal of Food Sciences*. 2008;26(3):163-173. DOI: 10.17221/2564-CJFS

Cao G., Booth S.L., Sadowski J.A., Prior R.L. Increases in human plasma antioxidant capacity after consumption of controlled diets high in fruit and vegetables. *The American Journal of Clinical Nutrition*. 1998;68(5):1081-1087. DOI: 10.1093/ajcn/68.5.1081

Carciochi R.A., Manrique G.D., Dimitrov K. Optimization of antioxidant phenolic compounds extraction from quinoa (*Chenopodium quinoa*) seeds. *Journal of Food Science and Technology*. 2014;52(7):4396-4404. DOI: 10.1007/s13197-014-1514-4

Chen C.Y., Milbury P.E., Kwak H.K., Collins W.F., Samuel P., Blumberg J.B. Avenanthramides and phenolic acids from oats are bioavailable and act synergistically with vitamin C to enhance hamster and human LDL resistance to oxidation. *The Journal of Nutrition*. 2004;134(6):1459-1466. DOI: 10.1093/jn/134.6.1459

Chmelová D., Ondrejovič M., Havrlentova M., Hozlar P. Antioxidant activity in naked and hulled oat (*Avena sativa* L.) varieties. *Journal of Microbiology, Biotechnology and Food Sciences*. 2015;4(3):63-65. DOI: 10.15414/jmbfs.2015.4.special3.63-65

Choi Y., Jeong H.S., Lee J. Antioxidant activity of methanolic extracts from some grains consumed in Korea. *Food Chemistry*. 2007;103(1):130-138. DOI: 10.1016/j.foodchem.2006.08.004

Dar B.N., Sharma S. Total phenolic content of cereal brans using conventional and microwave assisted extraction. *American Journal of Food Technology*. 2011;6(12):105-1053. DOI: 10.3923/ajft.2011.1045.1053

Duh P.D. Antioxidant activity of burdock (*Arctium lappa* Linné): its scavenging effect on free-radical and active oxygen. *Journal of the American Oil Chemists' Society*. 1998;75(4):455-461. DOI: 10.1007/s11746-998-0248-8

Emmons C.L., Peterson D.M. Antioxidant activity and phenolic content of oat as affected by cultivar and location. *Crop Science*. 2001;41(6):1676–1681. DOI: 10.2135/cropsci2001.1676

Emmons C.L., Peterson D.M., Paul G.L. Antioxidant capacity of oat (*Avena sativa* L.) extracts. 2. *In vitro* antioxidant activity and contents of phenolic and tocol antioxidants. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 1999;47(12):4894-4898. DOI: 10.1021/jf990530i

Escobedo-Flores Y., Chavez-Flores D., Salmeron I., Molina-Guerrero C., Perez-Vega S. Optimization of supercritical fluid extraction of polyphenols from oats (*Avena sativa* L.) and their antioxidant activities. *Journal of Cereal Science*. 2018;80:198-204. DOI: 10.1016/j.jcs.2018.03.002

Gülçin İ. Antioxidant activity of food constituents: an overview. *Archives of Toxicology*. 2012;86(3):345-391. DOI: 10.1007/s00204-011-0774-2

Halliwell B. Establishing the significance and optimal intake of dietary antioxidants: the biomarker concept. *Nutrition Reviews*. 1999;57(4):104-113. DOI: 10.1111/j.1753-4887.1999.tb06933.x

Kaur Ch., Kapoor H.C. Antioxidants in fruits and vegetables – the millenium's health. *International Journal of Food Science and Biotechnology*. 2001;36(7):703-725. DOI: 10.1046/j.1365-2621.2001.00513.x

Kim H.Y., Lee S.H., Hwang I.G., Woo K., Kim K.J., Kim D. et al. Antioxidant and antiproliferation activities of winter cereal crops before and after germination. *Food Science and Biotechnology*. 2013;22(1):181-186. DOI: 10.1007/s10068-013-0025-9

Ladizinsky G. Collection of *Avena* wild genetic resources. In: G. Ladizinsky. *Studies in Oat Evolution: A Man's Life with Avena*. Berlin; Heidelberg: Springer; 2012. p.67-82. DOI: 10.1007/978-3-642-30547-4_3

Leenhard F., Lyan B., Rock E., Boussard A., Potus J., Chanliaud E. et al. Genetic variability of carotenoid concentration, and lipoxygenase and peroxidase activities among cultivated wheat species and bread wheat varieties. *European Journal of Agronomy*. 2006;25(2):170-176. DOI: 10.1016/j.eja.2006.04.010

Liu R.H. Whole grain phytochemicals and health. *Journal of Cereal Science*. 2007;46(3):207-219. DOI: 10.1016/j.jcs.2007.06.010

Liu S., Yang N., Hou Z.H., Yao Y., Lü L., Zhou X.R. et al. Antioxidant effects of oats avenanthramides on human serum. *Agricultural Sciences in China*. 2011;10(8):1301-1305. DOI: 10.1016/S1671-2927(11)60122-3

Lolayekar N., Shanbhag C. Polyphenols and oral health. *Revista Sul-Brasileira de Odontologia (RSBO)*. 2012;9(1):74-84. DOI: 10.21726/rsbo.v9i1.969

Manzali R., Benchekroun M., Douaik A., Aitellalia W., Bouksaim M., Saidi N. Improving groat beta-glucan content of developed hexaploid oat lines derivative of interspecific crosses. *Journal of Biology, Agriculture and Healthcare*. 2016;6(12):34-41.

Manzali R., Bouksaim M., Douaik A., Ladizinsky G., Saidi N. Variation of some physical and chemical quality traits of Moroccan domesticated tetraploid oat lines of *Avena murphyi* Ladiz. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(1):128-136. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-1-128-136

Manzali R., El Antari A., Douaik A., Taghouti M., Benchekroun M., Bouksaim M. et al. Profiling of nutritional and health-related compounds in developed hexaploid oat lines derivative of interspecific crosses. *International Journal of Celiac Disease*. 2017;5(2):72-76. DOI: 10.12691/ijcd-5-2-6

Marc F., Davin A., Deglène-Benbrahim L., Ferrand C., Baccaunaud M., Fritsch P. Méthodes d'évaluation du potentiel antioxydant dans les aliments. *Medical Sciences (Paris)*. 2004;20(4):458-463. [in French] DOI: 10.1051/medsci/2004204458

Martinez-Tomé M., Murcia M.A., Frega N., Ruggieri S., Jiménez A.M., Roses F. et al. Evaluation of antioxidant capacity of cereal brans. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2004;52(15):4690-4699. DOI: 10.1021/jf049621s

Naczk M., Shahidi F. Phenolics in cereals, fruits and vegetables: occurrence, extraction and analysis. *Journal of Phar-*

maceutical and Biomedical Analysis. 2006;41(5):1523-1542. DOI: 10.1016/j.jpba.2006.04.002

Ndolo V.U., Beta T. Distribution of carotenoids in endosperm, germ, and aleurone fractions of cereal grain kernels. *Food Chemistry*. 2013;139(1-4):663-671. DOI: 10.1016/j.foodchem.2013.01.014

Oyaizu M. Studies on products of browning reaction: antioxidative activity of products of browning reaction prepared from glucosamine. *The Japanese Journal of Nutrition and Dietetics*. 1986;44(6):307-315. DOI: 10.5264/eiyogakuzashi.44.307

Peterson D.M., Emmons C.L., Hibbs A.H. Phenolic antioxidants and antioxidant activity in pearling fractions of oat groats. *Journal of Cereal Science*. 2001;33(1):97-103. DOI: 10.1006/jcrs.2000.0347

Przybylski R., Lee Y.C., Eskin N.A. Antioxidant and radical scavenging activities of buckwheat seed components. *Journal of the American Oil Chemists' Society*. 1998;75(11):1595-1601. DOI: 10.1007/s11746-998-0099-3

Ragaee S., Abdel-Aal E.S.M., Noaman M. Antioxidant activity and nutrient composition of selected cereals for food use. *Food Chemistry*. 2006;98(1):32-38. DOI: 10.1016/j.foodchem.2005.04.039

Ragaee S., Seethraman K., Abdel-Aal E.S.M. Effects of processing on nutritional and functional properties of cereal products. In: R.P.F. Guiné, P.M.R. Correia (eds). *Engineering Aspects of Cereal and Cereal-Based Products*. Boca Raton, FL: CRC Press; 2013. p.311-334. DOI: 10.1201/b15246-15

Ryan D., Kendall M., Robards K. Bioactivity of oats as it relates to cardiovascular disease. *Nutrition Research Reviews*. 2007;20(2):147-162. DOI: 10.1017/S0954422407782884

Ryan L., Thondre P.S., Henry C.J.K. Oat-based breakfast cereals are a rich source of polyphenols and high in antioxidant potential. *Journal of Food Composition and Analysis*. 2011;24(7):929-934. DOI: 10.1016/j.jfca.2011.02.002

Serea C., Barna O. Phenolic content and antioxidant activity in oat. *Annals. Food Science and Technology*. 2011;12(2):164-168.

Singleton V.L., Orthofer R., Lamuela-Raventós R.M. Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of folin-ciocalteu reagent. *Methods in Enzymology*. 1999;299:152-178. DOI: 10.1016/S0076-6879(99)99017-1

Slavin J. Why whole grains are protective: biological mechanisms. *The Proceedings of the Nutrition Society*. 2003;62(1):129-134. DOI: 10.1079/PNS2002221

Sridhar A., Ponnuchamy M., Kumar P.S., Kapoor A., Vo D.V.N., Prabhakar S. Techniques and modeling of polyphenol extraction from food: a review. *Environmental Chemistry Letters*. 2021;19(4):3409-3443. DOI: 10.1007/s10311-021-01217-8

Sur R., Nigam A., Grote D., Liebel F., Southall M.D. Avenanthramides, polyphenols from oats, exhibit anti-inflammatory and anti-itch activity. *Archives of Dermatological Research*. 2008;300(10):569-574. DOI: 10.1007/s00403-008-0858-x

Tsao R. Chemistry and biochemistry of dietary polyphenols. *Nutrients*. 2010;2(12):1231-1246. DOI: 10.3390/nu2121231

Van Hung P. Phenolic compounds of cereals and their antioxidant capacity. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2016;56(1):25-35. DOI: 10.1080/10408398.2012.708909

Verardo V., Serea C., Segal R., Carboni M.F. Free and bound minor polar compounds in oats: Different extraction methods and analytical determinations. *Journal of Cereal Science*. 2011;54(2):211-217. DOI: 10.1016/j.jcs.2011.05.005

Willcox J.K., Ash S.L., Catignani G.L. Antioxidants and prevention of chronic disease. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2004;44(4):275-295. DOI: 10.1080/10408690490468489

Zieliński H., Kozłowska H. Antioxidant activity and total phenolics in selected cereal grains and their different morphological fractions. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2000;48(6):2008-2016. DOI: 10.1021/jf990619o

Žilić S., Šukalović V., Dodig D., Maksimović V., Maksimović M., Basić Z. Antioxidant activity of small grain cereals caused by phenolics and lipid soluble antioxidants. *Journal of Cereal Science*. 2011;54(3):417-424. DOI: 10.1016/j.jcs.2011.08.006

Information about the authors

Rajae Manzali, PhD, Hassan I University, 50 Rue Ibnou Lhaytham, Settat 26002, Morocco, National Institute for Agricultural Research, Regional Center for Agricultural Research of Rabat, INRA, Avenue Ennasr, Rabat 10000, Morocco, raja.manz@live.fr, https://orcid.org/0000-0001-8746-1229

Salma Touil, Ibn Tofail University, Avenue de L'Université, Kénitra 14000, Morocco, National Institute for Agricultural Research, Regional Center for Agricultural Research of Rabat, INRA, Avenue Ennasr, Rabat 10000, Morocco, salmatouil1998@gmail.com, https://orcid.org/0009-0003-9306-0503

Ahmed Douaik, PhD, National Institute for Agricultural Research, Regional Center for Agricultural Research of Rabat, INRA, Avenue Ennasr, Rabat 10000, Morocco, ahmed.douaik@inra.ma, https://orcid.org/0000-0001-7374-4674

Noura Aoussar, Hassan II University of Casablanca, 19 Rue Tarik Ibnou Ziad, Mers Sultan, Casablanca 9167, Morocco, noura.aoussar@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-7078-3747

Mohamed Bouksaim, PhD, National Institute for Agricultural Research, Regional Center for Agricultural Research of Rabat, INRA, Avenue Ennasr, Rabat 10000, Morocco, mbouksaim@hotmail.com, https://orcid.org/0000-0002-2369-1284

Nezha Saidi, PhD, National Institute for Agricultural Research, Regional Center for Agricultural Research of Rabat, INRA, Avenue Ennasr, Rabat 10000, Morocco, nezha.saidi@inra.ma, https://orcid.org/0000-0002-2665-3574

Информация об авторах

Радже Манзали, доктор философии, Университет Хасана I, 26003 Марокко, Сеттат, Рю Ибну Лхайтам, 50, Национальный институт сельскохозяйственных исследований, Региональный центр сельскохозяйственных исследований Рабата, 10000 Марокко, Рабат, Авеню Эннаср, ИНРА, raja.manz@live.fr, https://orcid.org/0000-0001-8746-1229

Сальма Туил, Университет Ибн Тофаила, 14000 Марокко, Кенитра, Авеню де л'Юниверсите, Национальный институт сельскохозяйственных исследований, Региональный центр сельскохозяйственных исследований Рабата, 10000 Марокко, Рабат, Авеню Эннаср, ИНРА, salmatouil1998@gmail.com, https://orcid.org/0009-0003-9306-0503

Ахмед Дуаик, доктор философии, Национальный институт сельскохозяйственных исследований, Региональный центр сельскохозяйственных исследований Рабата, 10000 Марокко, Рабат, Авеню Эннаср, ИНРА, ahmed.douaik@inra.ma, https://orcid.org/0000-0001-7374-4674

Нура Ауссар, Университет Хасана II в Касабланке, 9167 Марокко, Касабланка, Мерс Султан, Рю Тарик Ибну Зиад, 19, noura.aoussar@gmail.com, https://orcid.org/0000-0002-7078-3747

Мохамед Буксаим, доктор философии, Национальный институт сельскохозяйственных исследований, Региональный центр сельскохозяйственных исследований Рабата, 10000 Марокко, Рабат, Авеню Эннаср, ИНРА, mbouksaim@hotmail.com, https://orcid.org/0000-0002-2369-1284

Нежа Саиди, доктор философии, Национальный институт сельскохозяйственных исследований, Региональный центр сельскохозяйственных исследований Рабата, 10000 Марокко, Рабат, Авеню Эннаср, ИНРА, nezha.saidi@inra.ma, https://orcid.org/0000-0002-2665-3574

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

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

The article was submitted on 02.10.2024; approved after reviewing on 25.01.2025; accepted for publication on 19.02.2025.
Статья поступила в редакцию 02.10.2024; одобрена после рецензирования 25.01.2025; принята к публикации 19.02.2025.

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

Научная статья
УДК 633.13:577.2
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-191-201

Изучение полиморфизма гена *CslF6*, ассоциированного с биосинтезом β-D-глюканов, у образцов диплоидного овса *Avena strigosa* Schreb. коллекции ВИР

Н. А. Швачко[1], Т. В. Семилет[1], В. С. Попов[1], Е. В. Блинова[1], И. Г. Лоскутов[1, 2]

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

[2] Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Татьяна Вячеславовна Семилет, t.semilet@vir.nw.ru

Актуальность. Овес является одной из самых распространенных и важных зерновых культур в мировом сельскохозяйственном производстве. Поиск новых высокоурожайных и высококачественных генотипов продолжает оставаться актуальным, особенно в условиях глобальной тенденции изменения климата, когда большинство местных сортов овса могут стать экономически неэффективными.
Материалы и методы. Материалом для данного исследования послужили 50 местных сортов диплоидного культурного вида овса *Avena strigosa* Schreb. из коллекции ВИР, имеющих разнообразное географическое происхождение. Материал изучался в условиях научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в 2023–2024 гг. В результате изучения определены главные хозяйственно ценные признаки и биохимические свойства зерновок. Полевое изучение коллекции овса проводили на основе методических указаний по изучению коллекции ВИР, биохимические показатели определяли по общепринятым методикам. У контрастных образцов овса выполнены молекулярно-генетические исследования (изолирование ДНК, постановка полимеразной цепной реакции и секвенирование по методу Сэнгера). Проведен анализ аллельного состояния генов, ассоциированных с биосинтезом β-глюканов.
Результаты и заключение. Приведены данные исследования содержания растворимых полисахаридов β-глюканов у образцов *A. strigosa* коллекции ВИР. Изучен биохимический состав зерновок диплоидного овса и определено процентное содержание β-глюканов. С помощью современных молекулярно-генетических методов исследования проведено изучение ключевого гена биосинтеза данной группы веществ – *CslF6.* Секвенирование по методу Сэнгера кодирующей части гена не выявило перестроек в последовательности нуклеотидов гена.

Ключевые слова: овес песчаный, генотипирование, молекулярные маркеры, анализ *in silico*, растворимые полисахариды

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (№ 23-76-00005, https://rscf.ru/project/23-76-00005/).
Авторы благодарят рецензентов за вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Швачко Н.А., Семилет Т.В., Попов В.С., Блинова Е.В., Лоскутов И.Г. Изучение полиморфизма гена *CslF6*, ассоциированного с биосинтезом β-D-глюканов, у образцов диплоидного овса *Avena strigosa* Schreb. коллекции ВИР. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):191-201. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-191-201

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

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-191-201

Studying polymorphism of the gene *CslF6* associated with *β*-D-glucan biosynthesis in diploid oat accessions of *Avena strigosa* Schreb. from the VIR collection

Nataliya A. Shvachko[1], Tatyana V. Semilet[1], Vitaliy S. Popov[1], Elena V. Blinova[1], Igor G. Loskutov[1, 2]

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

[2] St. Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Tatyana V. Semilet, t.semilet@vir.nw.ru

Background. Oat is one of the most widespread and important cereal crops in the global agricultural production. Searching for new high-yielding and high-quality genotypes remains relevant, especially in the context of the global trend of climate change, when most local oat varieties may become economically ineffective.
Materials and methods. The material for this study included 50 local varieties of the diploid cultivated oat species *Avena strigosa* Schreb. from the VIR collection, having diverse geographical origins. The material was studied under the conditions of Pushkin and Pavlovsk Laboratories of VIR in 2023–2024. As a result of the study, main valuable agronomic traits and biochemical properties of grains were identified. The field testing of the oat collection was carried out on the basis of the guidelines for the study of the VIR collection; biochemical indicators were assessed using conventional techniques. Molecular genetic research methods (DNA isolation, polymerase chain reaction, and Sanger sequencing) were applied to contrasting oat accessions. The allelic state of the genes associated with the biosynthesis of *β*-glucans was analyzed.
Results and conclusion. The data are presented on the content of *β*-glucans, a group of soluble polysaccharides, in *A. strigosa* accessions from the VIR collection. The biochemical composition of diploid oat grains was studied, and the percentage of *β*-glucans was calculated. Using modern molecular genetic research methods, the allelic state of the key gene for the biosynthesis of this group of compounds, *CslF6*, was identified. Sanger sequencing of the gene's coding part did not reveal any rearrangements in the nucleotide sequence of this gene.

Keywords: bristle oat, genotyping, molecular markers, *in silico* analysis, soluble polysaccharides

Acknowledgments: the study was supported by a grant from the Russian Science Foundation (No. 23-76-00005, https://rscf.ru/project/23-76-00005/).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Shvachko N.A., Semilet T.V., Popov V.S., Blinova E.V., Loskutov I.G. Studying polymorphism of the gene *CslF6* associated with *β*-D-glucan biosynthesis in diploid oat accessions of *Avena strigosa* Schreb. from the VIR collection. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):191-201. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-191-201

Введение

Для формирования высокой урожайности растений необходимо создание адаптивных сортов с высоким потенциалом продуктивности и качества. Успешное и эффективное решение этих проблем, стоящих перед селекцией, возможно лишь при наличии соответствующего генотипированного исходного материала. Большое значение здесь приобретают выделение и создание источников и доноров хозяйственно ценных признаков и тщательность изучения компонентов для гибридизации с использованием методов генетики, биохимии и молекулярной биологии (Loskutov, Rines, 2011). До сих пор потенциал ряда культур, особенно зерновых, в отношении компонентного состава получаемых продуктов не до конца исчерпан, недостаточно используется в перерабатывающей промышленности (Toole et al., 2012). При том что такая зерновая культура, как овес, обладает большим количеством биохимических компонентов, имеющих диетические и лечебные свойства (Redaelli et al., 2013). Кроме белка, зерно овса богато другими химическими соединениями, в частности жирами, которые отличаются хорошей усвояемостью организмом, обладая сбалансированным жирнокислотным составом (Shvachko et al., 2021). Вязкость овсяных и ячменных отваров обусловлена наличием в зерне повышенного количества β-глюканов, которые относятся к пищевым волокнам и благотворно влияют на важные функции желудочно-кишечного тракта, широко используются в пищевой промышленности для диетических и лечебных целей (Redaelli et al., 2009). Во все времена человек возделывал зерновые культуры, богатые питательными веществами, незаменимыми при сбалансированном рационе. Особо важное значение имеют растворимые полисахариды. Многие из этих соединений представляют собой мономеры D-глюкозы, связанные линейно или разветвленные через α- или β-гликозидные связи. β-глюканы являются ценными функциональными полисахаридами, распространенными в природе. В большом количестве данные вещества содержатся в клеточных стенках грибов, дрожжей, бактерий и зерновых культур. Благодаря таким уникальным свойствам, как растворимость в воде, вязкость, молекулярная масса и др., они широко используются в различных пищевых продуктах, а также в медицине для улучшения здоровья человека (Lante et al., 2023; Noorbakhsh Varnosfaderani et al., 2024). Содержащиеся в зерновках β-глюканы имеют схожую молекулярную структуру, но они отличаются друг от друга наличием и числом связей, соотношением между β-(1-4) и β-(1-3), размером молекул, а также соотношением целлотриозильных и целлотетраозильных звеньев (Hazen et al., 2002; Izydorczyk, Dexter, 2008). Среди зерновых культур больше всего полисахаридов содержится в ячмене и овсе (Lante et al., 2023; Sushytskyi et al., 2023). У овса, в отличие от ячменя, растворимые полисахариды содержатся в толстых клеточных стенках эндосперма. Содержание β-глюканов варьирует у образцов рода *Avena* L. с разной плоидностью: в диплоидном овсе значения колеблются от 2,85% до 6,77%, в тетраплоидном – от 3,58% до 5,12%, а в гексаплоидных видах овса – 2,88–5,90% (Redaelli et al., 2013). По данным В. С. Попова с соавторами (Popov et al., 2022), среднее содержание β-D-глюканов у образцов *A. sativa* L. из коллекции ВИР составляет 3,60%, у *A. byzantine* K. Koch – 3,40%, *A. abyssinica* Hochst. – 2,46%, *A. strigosa* Schreb. – 2,97%, а разброс изученных показателей набора из 50 представителей рода *Avena* варьировал от 3 до 5%.

Механизм биосинтеза β-глюканов овса остается до конца не исследованным в связи с различной плоидностью и большим размером генома. На сегодняшний день изучены (1,3)(1,4)-β-D-глюканы (mixed-linkage glucans, MLG). Они представляют собой линейные полисахариды, состоящие из мономерных β-D-глюкопиранозильных остатков, связанных через их атомы C(O)3 и C(O)4 (Zhang et al., 2021). Одно из семейств генов, ассоциированных с биосинтезом растворимых полисахаридов, – целлюлозо-синтаза-подобные гены *Csl* (*Cellulose synthase-like*). Jing Zhang с соавторами (Zhang et al., 2021) изучили гены *Csl*, последовательности которых приведены в базах данных GenBank (NCBI): *AsCslF3* (accession number: MG543996), *AsCslF4* (MG543997) *AsCslF6* (MG543998), *AsCslF8* (MG543999), *AsCslF9* (MG544000), *AsCslH* (HQ128579) и *AsCslJ* (MK905204). Гены *Csl* ассоциированы с накоплением MLG в разных органах растений (корень, стебель, лист) в зависимости от условий окружающей среды (содержания влаги и уровня освещения) (Havrlentová et al., 2023). Среди указанных выше генов наиболее изучена роль гена *CslF6* в биосинтезе 1,3-β-глюканов у зерновых на разных стадиях развития (Burton et al., 2008; Vega-Sánchez et al., 2012). Стоит отметить, что уровень экспрессии гена *CslF6* остается постоянным на разных стадиях развития зерновок овса (Havrlentová et al., 2023).

В настоящей работе представлены результаты изучения кодирующей части гена *CslF6* у образцов диплоидного культурного вида овса *A. strigosa* из мировой коллекции ВИР, различающихся по содержанию β-глюканов.

Материал и методы

Материалом для данного исследования послужили 50 местных образцов диплоидного культурного вида овса *A. strigosa* из коллекции ВИР, имеющих разнообразное географическое происхождение. Коллекция *A. strigosa* представлена тремя подвидами: *A. strigosa* subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. (овес щетинистый, или песчаный) с узким длинным зерном, *A. strigosa* subsp. *brevis* Husn. (овес песчаный короткий) и *A. strigosa* subsp. *nudibrevis* (Vavilov) Kobyl. et Rod. (овес песчаный голозерный) (Loskutov, 2007). Морфологически данный вид отличается раскидистой или полусжатой (редко – сжатой) односторонней метелкой с двух-трехцветковыми (реже одноцветковыми) колосками. Стебли прямостоячие с голыми узлами. Зерно мелкое, длинное и узкое, преимущественно темной окраски, или короткое, широкое, белое (Rodionova et al., 1994). Материал изучался в полевых условиях научно-технической базы (НПБ) «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» в 2023–2024 гг. В результате изучения определены главные хозяйственно ценные признаки образцов и биохимические свойства зерновок.

Для анализа аллельного состояния гена *CslF6* у образцов диплоидного вида овса *A. strigosa* (2n = 14) мировой коллекции ВИР выбрали 8 из 50 изученных местных образцов, контрастных по содержанию в зерновке β-глюканов (табл. 1).

Полевое изучение образцов овса проводили на основе методических указаний по изучению коллекции ВИР (Loskutov et al., 2012).

Биохимические показатели устанавливали по общепринятым методикам и рассчитывали на сухое вещество (Ermakov et al.,1987). Содержание белка определяли по методу Кьельдаля на приборе UDK 159 Velp Scientifica (Италия). Содержание белка рассчитывали по азоту (коэффициент перерасчета – 5,7). Определение содержания

Таблица 1. **Образцы *Avena strigosa* Schreb., использованные в исследовании**

Table 1. **The *Avena strigosa* Schreb. accessions used in the evaluation**

№ по каталогу ВИР	Происхождение	Подвид и разновидность *Avena strigosa* Schreb.	Название образца	Особенность
5199	Испания	subsp. *strigosa* var. *strigosa*	Местный	Зерновка пленчатая, удлиненная, цветковая чешуя серого цвета
9286	Украина	subsp. *strigosa* var. *strigosa*	Местный	Зерновка пленчатая, удлиненная, цветковая чешуя серого цвета
2167	Германия	subsp. *brevis* var. *semiglabra*	Местный	Зерновка пленчатая, короткая, цветковая чешуя серого цвета
4480	Великобритания	subsp. *brevis* var. *candida*	Местный	Зерновка пленчатая, короткая, цветковая чешуя белого цвета
5278	Португалия	subsp. *brevis* var. *nigricance*	Местный	Зерновка пленчатая, короткая, цветковая чешуя черного цвета
5288	Португалия	subsp. *brevis* var. *candida*	Местный	Зерновка пленчатая, короткая, цветковая чешуя белого цвета
4968	Великобритания	subsp. *nudibrevis*	Pilcorn Oat	Зерновка голая
14674	из Турции	subsp. *nudibrevis*	Kleiner Nackhafer	Зерновка голая

крахмала проводили методом Эверса с помощью автоматического поляриметра SAC-i (ATAGO, Япония) (коэффициент перерасчета – 181,3). Содержание масла определяли по массе сухого обезжиренного остатка в аппарате Сокслета, применяя в качестве растворителя петролейный эфир (40–70°C). Для определения содержания β-глюканов использовали весовой метод (Popov et al., 2021).

Поиск аннотированных последовательностей гена *CslF6* у *A. strigosa* осуществлялся в базах данных NCBI (National Center for Biotechnology Information, https://www.ncbi.nlm.nih.gov). Разработка праймеров и подбор условий для ПЦР выполнены с помощью программы Integrated DNA (https://www.idtdna.com/pages/tools/oligoanalyzer). Программа UGENE v.40.0 (Okonechnikov et al., 2012) позволила провести сравнение нуклеотидных последовательностей, полученных после секвенирования по Сэнгеру, с референсной из базы данных. Выравнивание нуклеотидных и аминокислотных последовательностей осуществляли с использованием программы MULTALIN v5.4.1.

Экстракция ДНК осуществлялась с помощью набора «ДНК-Экстран-3» («Синтол», Россия) согласно протоколу производителя. Проверка качества и количества выделенной ДНК проводилась с помощью спектрофотометрии на приборе NanoPhotometer NanoDrop (Implen, Germany) и методом электрофореза в горизонтальном агарозном геле (2%). Ступенчатая ПЦР (touchdown PCR) подразумевала увеличение температуры отжига выше оптимума (60°C) и уменьшение с каждым циклом на 0,5°C. Результаты амплификации анализировали с помощью электрофореза в горизонтальном агарозном геле. Элюция продуктов амплификации осуществлялась из реакционной смеси набором компании diaGene (Россия) согласно протоколу производителя. Полученные фрагменты ДНК секвенировали методом Сэнгера с использованием набора реагентов Thermo Fisher для секвенирования BigDye Terminator 3.1 Cycle Sequencing Kit на генетическом анализаторе 3500xl (Applied Biosystems®, США).

Результаты

Полевое изучение

Полевое изучение набора образцов песчаного овса показало разнообразие этих образцов по хозяйственно ценным признакам, по продолжительности межфазных периодов и периода вегетации в целом. Образец к-4480 из Великобритании характеризовался ускоренным прохождением фаз развития. В целом за два года изучения продолжительность вегетации у него составила 80 дней. Дольше других созревали образцы к-9286 из Украины (в среднем 85 дней) и образцы голозерного подвида к-4968 и к-14674 (87 дней).

По высоте растений образцы относятся к высокорослым (130 см и выше), за исключением образца к-14674 из Турции со средней высотой 120 см. Максимальная высота растений отмечена у местного образца (к-2167) из Германии – 172 см. Устойчивость к полеганию у образцов была различной. Неустойчивость к полеганию наблюдалась у образца к-9286 из Украины, а также у голозерных образцов к-4968 из Великобритании и к-14674 из Турции. В средней степени полегали образцы к-2167, к-4480, к-5199, к-5278. Устойчивым к полеганию за два года изучения был образец к-5288 из Португалии.

Оценка устойчивости к болезням на естественном инфекционном фоне показала, что все образцы не поражаются корончатой ржавчиной и в слабой степени поражаются вирусом желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ).

Большинство образцов имели длинную метелку (больше 19 см). Метелка средней длины была у образцов к-9286 и к-14674. Большое число зерен в метелке (больше 60 шт.) отмечалось у образцов к-2167, к-4480, к-5199, к-4968 и к-14674. Образцы характеризовались низкими показателями массы зерна с метелки. Наиболее продуктивная метелка была у образца к-2167 из Германии – 1,76 г.

Диплоидный вид *A. strigosa* отличается от других видов культурного овса более мелким зерном. Самое мел-

кое зерно было у образцов голозерного подвида subsp. *nudibrevis* (к-4968) – 8,1 г, а также к-14674 – 8,3 г. Наиболее крупное зерно (21,9 г) за два года изучения отмечено у образца к-5288 из Португалии, относящегося к подвиду subsp. *brevis*. По массе зерна с 1 м^2 выделился образец к-5199 из Испании. В среднем за два года его урожайность составила 327 г/м^2. Самая низкая урожайность наблюдалась у голозерных образцов (94–101 г/м^2). У остальных образцов получено от 141 г/м^2 до 284 г/м^2.

Биохимический анализ

Биохимическое изучение набора образцов песчаного овса показало их разнообразие по содержанию биохимических компонентов. В результате биохимического анализа выявлены образцы *A. strigosa* с высоким содержанием белка (выше 17%), крахмала (выше 53%), масла (выше 7%) и β-глюканов (выше 5%). К высокобелковым образцам относятся к-5278 из Португалии и образцы голозерного подвида – subsp. *nudibrevis* – к-4968 из Великобритании и к-14674 из Турции. Голозерные образцы отличались от других высоким содержанием крахмала (53,6% и 53,87%), масла (7,05 и 5,27%) и β-глюканов (5,25 и 5,75%) (табл. 2).

Анализ in silico

При проведении анализа *in silico* осуществлялось изучение структуры гена *CslF6* и конструирование праймеров к кодирующей части. В качестве референсной для гена *CslF6* использовалась последовательность, аннотированная в базе данных NCBI под номером MN53302.1: *Avena strigosa* cultivar PI131641 *cellulose synthase-like F6* (*CslF6*) gene, *CslF6-A* Genome allele, complete cds. Длина размещенной последовательности – 5517 пн, кодирующая часть соответствует диапазонам 31...353, 2009...2753, 3430…5196 и включает в себя три экзона. Зрелой мРНК соответствуют диапазоны < 31...353, 2009…2753, 3430… 5196>.

К кодирующей части гена осуществляли дизайн праймеров для дальнейшего секвенирования по методу Сэнгера и определения аллельного состояния гена у 8 образцов *A. strigosa* коллекции ВИР (табл. 3).

Выделение тотальной ДНК осуществлялось с помощью набора «ДНК-Экстран-3» («Синтол», Россия). После экстракции проводилась проверка препаратов тотальной ДНК на спектрофотометре NanoPhotometer NanoDrop (табл. 4).

На следующем этапе осуществлялась постановка полимеразной цепной реакции с праймерами к гену *CslF6*

Таблица 2. Данные биохимического анализа образцов *Avena strigose* Schreb.

Table 2. Biochemical analysis data for the *Avena strigosa* Schreb. accessions

№ по каталогу ВИР	Происхождение	Подвид и разновидность *Avena strigosa* Schreb.	Название образца	Содержание белка, %	Содержание крахмала, %	Содержание масла, %	Содержание β-глюканов, %
5199	Испания	subsp. *strigosa* var. *strigosa*	Местный	16,54	44,17	4,04	2,01
9286	Украина	subsp. *strigosa* var. *strigosa*	Местный	16,76	41,52	4,38	2,18
2167	Германия	subsp. *brevis* var. *semiglabra*	Местный	16,31	44,18	4,36	4,69
4480	Великобритания	subsp. *brevis* var. *candida*	Местный	14,89	46,25	4,72	4,52
5278	Португалия	subsp. *brevis* var. *nigricance*	Местный	18,06	47,3	4,47	2,34
5288	Португалия	subsp. *brevis* var. *candida*	Местный	16,08	43,52	3,86	2,18
4968	Великобритания	subsp. *nudibrevis*	Pilcorn Oat	17,67	53,6	7,05	5,25
14674	из Турции	subsp. *nudibrevis*	Kleiner Nackhafer	18,15	53,87	5,27	5,75

Таблица 3. Список праймеров, использованных в работе

Table 3. List of the primers used in the evaluation

Прямой праймер	t отжига, °C	Обратный праймер	t отжига, °C	Продукт, п. о.
CslF6F1-AATGAGGCGCCCGC	56,6	CslF6R1-CGGTAGGGGTAGAGAAGGA	55	284
CslF6F2-GGTGCTGATCTTCGTTCGTCTG	57,9	CslF6R2-TTGCGGTGGTTCTCGGA	56,8	722
CslF6F3-TGCTGCTGAACC ACCCGA	59,8	CslF6R3-AAGAGCCTCTCC GTC AGGTTGA	60	950
CslF6F4-TGACGGAGAGGCTCTTCCA	57,9	CslF6R4-TGCTTGCCTCCTGGACTAT	55,9	781
CslF6F5-CAACCGCATCTTCTTCGACG	56,4	CslF6R5-AGCTTGGATGTGAGC TTGAAG	55,3	1011

Таблица 4. **Анализ концентрации ДНК образцов *Avena strigosa* Schreb.**

Table 4. **DNA content analysis for the *Avena strigosa* Schreb. accessions**

Номер по каталогу ВИР	Концентрация, нг/мкл
1267	104
4480	57,50
5199	14,1
5278	28,25
5288	23,80
9286	22,1
4968	21,55
14674	33,5

(рис. 1). Полученные ампликоны элюированы из реакционной смеси и подготовлены к секвенированию по методу Сэнгера.

Прочтение последовательностей кодирующих частей гена проводилось с праймерами к гену *CslF6*: CslF6F1 / CslF6R1 – 1-й экзон (продукт 284); CslF6F2 / CslF6R2 – 2-й экзон (722 пн); CslF6F3 / CslF6R3, CslF6F4 / CslF6R4, CslF6F5 / CslF6R5 – 3-й экзон (рис. 2, 3).

При выравнивании на референсный геном *A. strigosa* (NCBI GeneBank: PI131641) и анализе полученных данных в программе UGENE (см. рис. 2 и 3) не обнаружено мутаций в кодирующей части гена *CslF6.* Таким образом, можно предположить, что изменение содержания β-глюканов овса связано с изменениями в других генах семейства *Csl*, которые на данный момент остаются не аннотированными.

Обсуждение результатов

Изучение диплоидного культурного вида овса песчаного показало, что эта забытая культура, имевшая достаточно большие площади посевов в первой половине XX века, обладает рядом интересных хозяйственно ценных признаков и свойств (Rodionova et al., 1994; Loskutov, 2007). Недостаток урожайности из-за малой крупности зерна компенсируется устойчивостью к болезням и уникальными биохимическим показателями: высоким содержанием белка, крахмала, масла и β-глюканов.

Многие исследования направлены на изучение биохимических свойств, в том числе β-D-глюканов, у зерновых культур, так как зерно содержит большое количество этих природных полисахаридов, востребованных в функциональном питании. У овса большая часть β-D-глюканов расположена в толстых клетках субалейронового слоя зерновки (Sykut-Domańska et al., 2015). Ранее при изучении голозерных и пленчатых образцов было показано, что содержание β-D-глюканов в голозерных формах *A. sativa* выше по сравнению с пленчатым овсом (Redaelli et al., 2009). В. С. Попов с соавторами (Popov et al., 2022) установили, что образцы гексаплоидных видов овса *A. sativa* и *A. byzantina* характеризуются более высоким содержанием β-D-глюканов, чем представители тетраплоидных и диплоидных диких видов. Аллогексаплоидные виды овса (2n = 6x = 42; AACCDD) являются сложными объектами для молекулярно-генетических исследований из-за сложности организации генома и наличия копий генов, поэтому генетическая регуляция механизмов биосинтеза данной группы веществ остается неизученной.

Гены семейства *Csl* ассоциированы с биосинтезом растворимых полисахаридов. Данное семейство включает в себя гены *CslA*, *CslB*, *CslC*, *CslD*, *CslE*, *CslF*, *CslG*, *CslH*. Ген *CslC* кодирует фермент, ассоциированный с синтезом ксилоглюкана. Гены *CslF*, *CslH* являются ключевыми

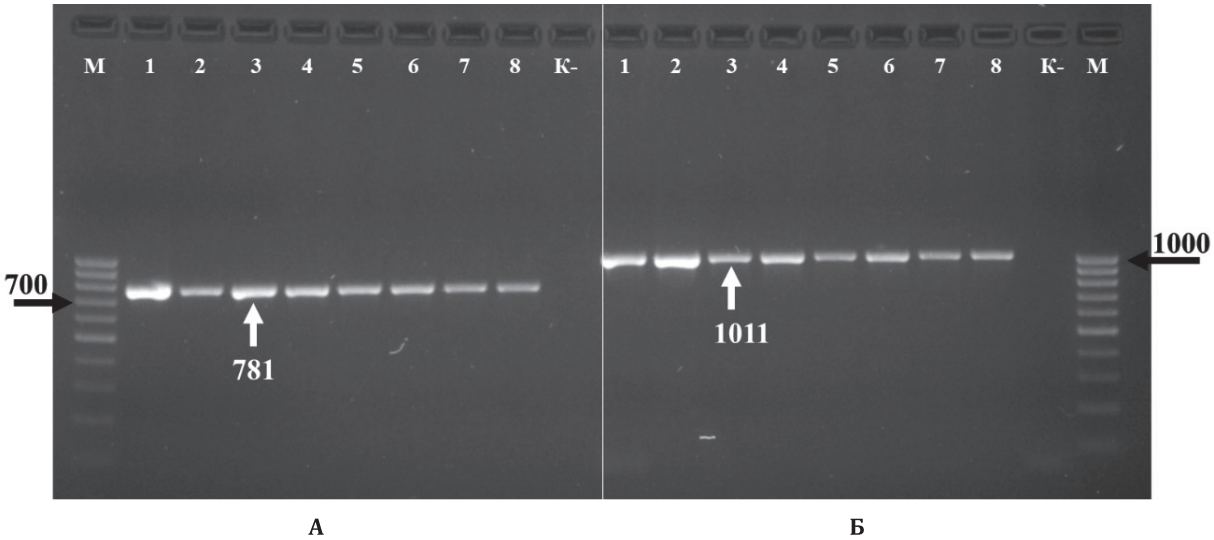


Рис. 1. **Электрофореграммы продуктов амплификации ДНК образцов *Avena strigosa* Schreb. с праймерами к гену *CslF6*: А – CslF6F4 / CslF6R4 (781 пн); В – CslF6F5 / CslF6R5 (1011 пн)**

(**M** – маркер молекулярного веса St 100, «Биолабмикс», Россия; образцы овса коллекции ВИР: **1** – к-1267; **2** – к-4480; **3** – к-5199; **4** – к-5278; **5** – к-5288; **6** – к-9286; **7** – к-4968; **8** – к-14674; **K** – отрицательный контроль)

Fig. 1. **Electropherograms of DNA amplification products for the *Avena strigosa* Schreb. accessions with primers to the *CslF6* gene: A – CslF6F4 / CslF6R4 (781 bp); B – CslF6F5 / CslF6R5 (1011 bp)**

(**M** – molecular weight marker St 100, Biolabmix, Russia; oat accessions from the VIR collection: **1** – к-1267; **2** – к-4480; **3** – к-5199; **4** – к-5278; **5** – к-5288; **6** – к-9286; **7** – к-4968; **8** – к-14674; **K** – negative control)

Рис. 2. Выравнивание второго экзона гена *CslF6* образцов *Avena strigosa* Schreb. коллекции ВИР относительно референсной последовательности из базы данных NCBI GeneBank: PI131641

Fig. 2. Alignment of the second exon of *CslF6* in the *Avena strigosa* Schreb. accessions from the VIR collection versus the reference sequence from the NCBI GeneBank: PI131641

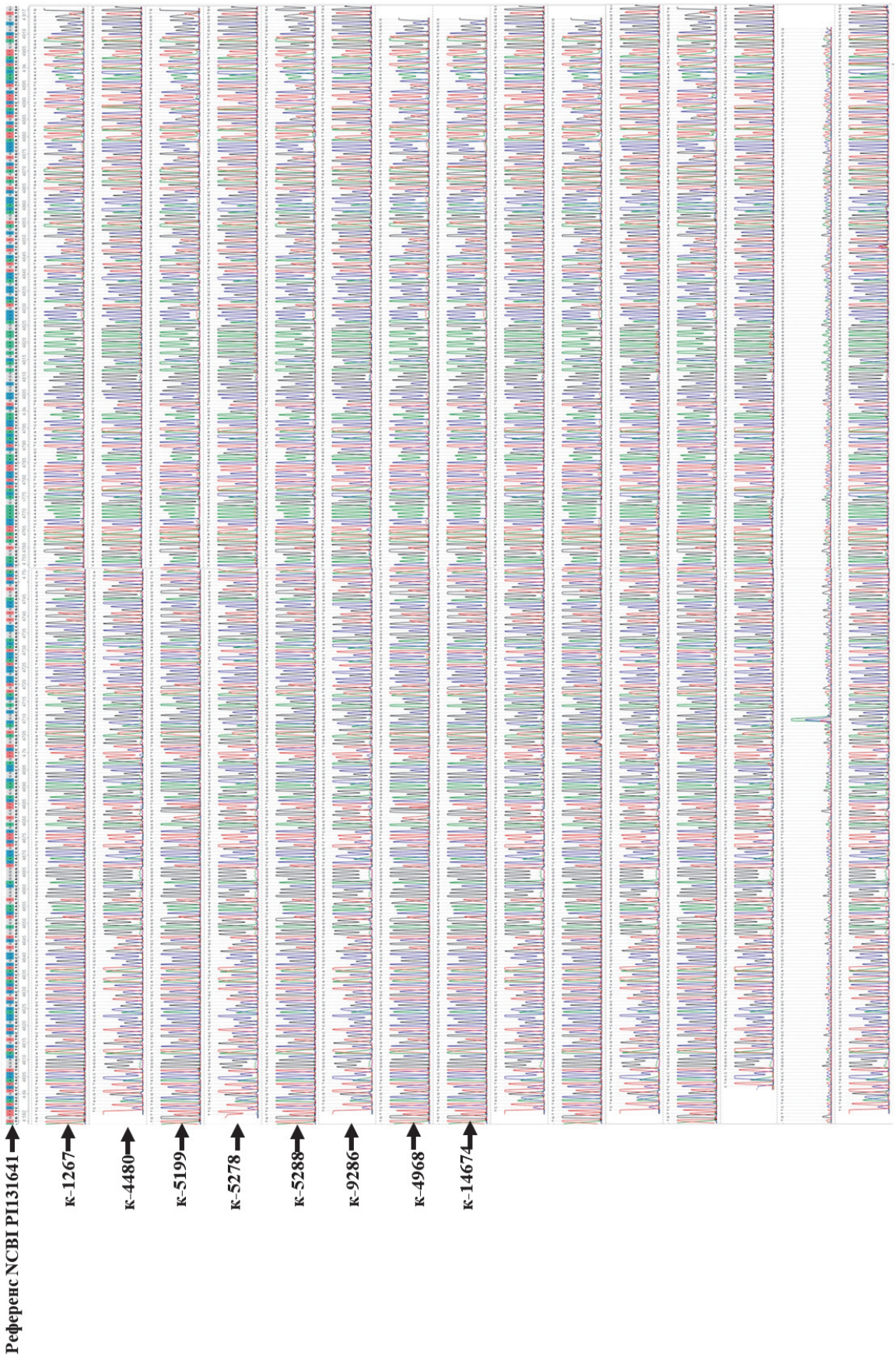


Рис. 3. Выравнивание фрагмента третьего экзона гена *CslF6* образцов *Avena strigosa* Schreb. коллекции ВИР относительно референсной последовательности из базы данных NCBI GeneBank: PI131641

Fig. 3. Alignment of a fragment of the third exon of *CslF6* in the *Avena strigosa* Schreb. accessions from the VIR collection versus the reference sequence from the NCBI GeneBank: PI131641

в биосинтезе β-глюканов. На сегодняшний день хорошо изучена и аннотирована последовательность *CslF6* у овса с различной плоидностью (Richmond, Somerville, 2000; Burton et al., 2006; Farrokhi et al., 2006; Cocuron et al., 2007).

В недавнем исследовании (Zhang et al., 2021) установлено, что на накопление β-D-глюканов в листьях овса влияет интенсивность света. Промоторы регулируют экспрессию гена в зависимости от интенсивности света, и таким образом ген *AsCslF6* является ключевым в биосинтезе β-D-глюканов. Отмечается повышение содержания данных полисахаридов в ответ на увеличение интенсивности света. Кроме того, авторы при анализе структуры генов выявили консервативные участки *CslF* не только у образцов овса, но и у других зерновых (рис и ячмень). Филогенетический анализ показал, что гены *CslF*, *CslH*, *CslJ* являются ортологами (Zhang et al., 2021).

В нашем исследовании проводился анализ последовательности гена *CslF6* у контрастных образцов *A. strigosa* с процентным содержанием растворимых полисахаридов от 2% до 5%. При выравнивании полученных сиквенсов на референсную последовательность перестроек (замен, делеций, вставок) обнаружено не было. На основании полученных данных мы предполагаем, что увеличение содержания β-глюканов ассоциировано с экспрессией других генов – *CslF* и *CslH*. Для выявления регуляции биосинтеза β-глюканов необходимо расширить выборку и проанализировать аллельное состояние данного гена, в том числе и у гексаплоидных образцов овса коллекции ВИР. Выявление аллельных вариантов гена *CslF6* позволит создавать сорта овса с высоким содержанием полисахаридов и, следовательно, ценными питательными свойствами.

Заключение

Биохимический анализ образцов *A. strigosa* позволил выявить образцы с высокими показателями: к высокобелковым относится пленчатый образец к-5278 из Португалии и образцы голозерного подвида – subsp. *nudibrevis* – к-4968 из Великобритании и к-14674 из Турции. Эти образцы отличались от других высоким содержанием крахмала (53,6% и 53,87%), масла (7,05 и 5,27%) и β-глюканов (5,25 и 5,75%).

Изучение гена *CslF6* у восьми контрастных по содержанию β-глюканов образцов овса *A. strigosa* из коллекции ВИР не выявил перестроек в экзонах. К кодирующей части сконструированы праймеры, с которыми осуществлялась постановка секвенирования по методу Сэнгера. Анализ полученных прочтений и сравнение с аннотированной последовательностью в базе данных GeneBank не выявили различий в кодирующих последовательностях гена. На основании этого предполагается, что изменение содержания β-глюканов в зерновке образцов изученного вида связано с изменением функционирования других генов семейства *Csl*, которые еще не изучены. Более подробное изучение механизмов синтеза β-глюканов раскроет важные физиологические особенности культурных растений, которые будут обусловливать их активное применение в разных сферах деятельности человека. Исследование генетической и эпигенетической регуляции β-глюканов позволит не только создавать новые сорта овса с повышенным содержанием растворимых полисахаридов, но и в целом дополнит имеющиеся знания о биологии растений.

References / Литература

Burton R.A., Jobling S.A., Harvey A.J., Shirley N.J., Mather D.E., Bacic A. et al. The genetics and transcriptional profiles of the cellulose synthase-like *HvCslF* gene family in barley. *Plant Physiology*. 2008;146(4):1821-1833. DOI: 10.1104/pp.107.114694

Burton R.A., Wilson S.M., Hrmova M., Harvey A.J., Shirley N.J., Medhurst A. et al. *Cellulose synthase-like CslF* genes mediate the synthesis of cell wall (1, 3; 1, 4)-beta-D-glucans. *Science*. 2006;311(5769):1940-1942. DOI: 10.1126/science.1122975

Cocuron J.C., Lerouxel O., Drakakaki G., Alonso A.P., Liepman A.H., Keegstra K. et al. A gene from the *cellulose synthase-like C* family encodes a beta-1,4 glucan synthase. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2007;104(20):8550-8555. DOI: 10.1073/pnas.0703133104

Ermakov A.I., Arasimovich V.V., Yarosh N.P., Peruanskiy Yu.V., Lukovnikova G.A., Ikonnikova M.I. Methods of biochemical research in plants (Metody biokhimicheskogo issledovaniya rasteniy). A.I. Ermakov (ed.). 3rd ed. Leningrad: Agropromizdat; 1987. [in Russian] (Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П., Перуанский Ю.В., Луковникова Г.А., Иконникова М.И. Методы биохимического исследования растений / под ред. А.И. Ермакова. 3-е изд. Ленинград: Агропромиздат; 1987).

Farrokhi N., Burton R.A., Brownfield L., Hrmova M., Wilson S.M., Bacic A. et al. Plant cell wall biosynthesis: genetic, biochemical and functional genomics approaches to the identification of key genes. *Plant Biotechnology Journal*. 2006;4(2):145-167. DOI: 10.1111/j.1467-7652.2005.00169.x

Havrlentová M, Dvořáček V, Jurkaninová L, Gregusová V. Unraveling the potential of *β*-D-Glucans in *Poales*: from characterization to biosynthesis and factors affecting the content. *Life (Basel)*. 2023;13(6):1387. DOI: 10.3390/life13061387

Hazen S.P., Scott-Craig J.S., Walton J.D. *Cellulose synthase-like* genes of rice. *Plant Physiology*. 2002;128(2):336-340. DOI: 10.1104/pp.010875

Integrated DNA Technologies. PrimerQuest Tool: [website]. Available from: https://eu.idtdna.com/primerquest/home [accessed Nov. 25, 2024].

Izydorczyk M.S., Dexter J.E. Barley *β*-glucans and arabinoxylans: molecular structure, physicochemical properties, and uses in food products – a review. *Food Research International*. 2008;41(9):850-868. DOI: 10.1016/j.foodres.2008.04.001

Lante A., Canazza E., Tessari P. Beta-glucans of cereals: functional and technological properties. *Nutrients*. 2023;15(9):2124. DOI: 10.3390/nu15092124

Loskutov I.G. Oat (*Avena* L.). Distribution, systematics, evolution, and breeding value (Oves (*Avena* L.). Rasprostraneniye, sistematika, evolyutsiya i selekstionnaya tsennost). St Petersburg: VIR; 2007. [in Russian] (Лоскутов И.Г. Овес (*Avena* L.). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. Санкт-Петербург: ВИР; 2007).

Loskutov I.G., Kovaleva O.N., Blinova E.V. Guidelines for the study and preservation of the world collection of barley and oats (Metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu i sokhraneniyu mirovoy kollektsii yachmenya i ovsa). St. Petersburg: VIR; 2012. [in Russian] (Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. Санкт-Петербург: ВИР; 2012).

Loskutov I.G., Rines H.W. *Avena* L. In: C. Kole (ed.). *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources*. Heidelberg; Berlin: Springer; 2011. p.109-184. DOI: 10.1007/978-3-642-14228-4_3

Noorbakhsh Varnosfaderani S.M., Ebrahimzadeh F., Akbari Oryani M., Khalili S., Almasi F., Mosaddeghi Heris R. et al. Potential promising anticancer applications of *β*-glucans: a review. *Bioscience Reports*. 2024;44(1):BSR20231686. DOI: 10.1042/BSR20231686

Okonechnikov K., Golosova O., Fursov M.; the UGENE team. Unipro UGENE: a unified bioinformatics toolkit. *Bioinformatics*. 2012;28(8):1166-1167. DOI: 10.1093/bioinformatics/bts091

Popov V.S., Khoreva V.I., Konarev A.V., Shelenga T.V., Blinova E.V., Malyshev L.L. et al. Evaluating germplasm of cultivated oat species from the VIR collection under the Russian northwest conditions. *Plants (Basel)*. 2022;11(23):3280. DOI: 10.3390/plants11233280

Popov V.S., Perchuk I.N., Khoreva V.I. A gravimetric method for the quantitative determination of soluble *β*-glucan content in oat grain. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(1):5-12. [in Russian] (Попов В.С., Перчук И.Н., Хорева В.И. Гравиметрический метод количественного определения растворимых β-глюканов в зерне овса. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(1):5-12). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-1-o1

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

Redaelli R., Sgrulletta D., Scalfati G., De Stefanis E., Cacciatori P. Naked oats for improving human nutrition: genetic and agronomic variability of grain bioactive components. *Crop Science*. 2009;49(4):1431-1437. DOI: 10.2135/cropsci2008.04.0225

Richmond T.A., Somerville C.R. The cellulose synthase superfamily. *Plant Physiology*. 2000;124(2):495-498. DOI: 10.1104/pp.124.2.495

Rodionova N.A., Soldatov V.N., Merezhko V.E., Yarosh N.P., Kobylyansky V.D. Flora of cultivated plants. Vol. 2, Pt. 3. Oat (Kulturnaya flora. T. 2, ch. 3. Oves). Moscow: Kolos; 1994. [in Russian] (Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е., Ярош Н.П., Кобылянский В.Д. Культурная флора. Т. 2, ч. 3. Овес. Москва: Колос; 1994).

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

Sushytskyi L., Synytsya A., Čopíková J., Lukáč P., Rajsiglová L., Tenti P. et al. Perspectives in the application of high, medium, and low molecular weight oat *β*-d-glucans in dietary nutrition and food technology – A short overview. *Foods*. 2023:7;12(6):1121. DOI: 10.3390/foods12061121

Sykut-Domańska E., Rzedzicki Z., Zarzycki P., Sobota A., Błaszczak W. Distribution of (1,3)(1,4)-*β*-D-glucans in grains of Polish oat cultivars and lines (*Avena sativa* L.). *Polish Journal of Food and Nutrition Sciences*. 2015;66(1):51-56. DOI: 10.1515/pjfns-2015-0012

Toole G.A., Le Gall G., Colquhoun I.J., Drea S., Opanowicz M., Bedö Z. et al. Spectroscopic analysis of diversity in the spatial distribution of arabinoxylan structures in endosperm cell walls of cereal species in the HEALTHGRAIN diversity collection. *Journal of Cereal Science*. 2012;56(2):134-141. DOI: 10.1016/j.jcs.2012.02.016

Vega-Sánchez M.E., Verhertbruggen Y., Christensen U., Chen X., Sharma V., Varanasi P. et al. Loss of *Cellulose synthase-like F6* function affects mixed-linkage glucan deposition, cell wall mechanical properties, and defense responses in vegetative tissues of rice. *Plant Physiology*. 2012;159(1):56-69. DOI: 10.1104/pp.112.195495

Zhang J., Yan L., Liu M., Guo G., Wu B. Analysis of *β*-d-glucan biosynthetic genes in oat reveals glucan synthesis regulation by light. *Annals of Botany*. 2021;127(3):371-380. DOI: 10.1093/aob/mcaa185

Информация об авторах

Наталия Альбертовна Швачко, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, n.shvachko@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-1958-5008

Татьяна Вячеславовна Семилет, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, t.semilet@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-7275-3878

Виталий Сергеевич Попов, кандидат технических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000, Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, popovitaly@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-3274-7662

Елена Владимировна Блинова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.blinova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8898-4926

Игорь Градиславович Лоскутов, доктор биологических наук, доцент, главный научный сотрудник, заведующий отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, профессор, Санкт-Петербургский государственный университет, 199034 Россия, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7–9, i.loskutov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-9250-7225

Information about the authors

Nataliya A. Shvachko, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, n.shvachko@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-1958-5008

Tatyana V. Semilet, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, t.semilet@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-7275-3878

Vitaliy S. Popov, Cand. Sci. (Engineering), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, popovitaly@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0003-3274-7662

Elena V. Blinova, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.blinova@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-8898-4926

Igor G. Loskutov, Dr. Sci. (Biology), Professor, Chief Researcher, Head of a Department, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, Professor, St. Petersburg State University, 7–9 Universitetskaya Emb., St. Petersburg 199034, Russia, i.loskutov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0002-9250-7225

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

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

Статья поступила в редакцию 17.10.2024; одобрена после рецензирования 18.12.2024; принята к публикации 03.02.2025.
The article was submitted on 17.10.2024; approved after reviewing on 18.12.2024; accepted for publication on 03.02.2025.

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
УДК 634.226:631.526.32:631.524.86(470.621)
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-202-209

Устойчивость сортов алычи селекции Майкопской опытной станции ВИР к грибным болезням

В. В. Шерстобитов, М. А. Колесова

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Майкопская опытная станция – филиал ВИР, Майкопский район, Россия

Автор, ответственный за переписку: Мария Анатольевна Колесова, markolesova@yandex.ru

Актуальность. Алыча (*Prunus cerasifera* Ehrh.) является уникальной плодовой косточковой культурой. Поражение грибными болезнями, в том числе монилиозом, клястероспориозом, полистигмозом и ржавчиной, приводит к значительному снижению урожая и товарного качества плодов *P. cerasifera*. Закладка садов алычи устойчивыми сортами – высокоэффективный метод борьбы с болезнями. Для селекции на резистентность необходимо наличие разнообразного исходного материала, в качестве источника которого может быть использована коллекция *P. cerasifera* Майкопской опытной станции – филиала ВИР (Майкопская ОС ВИР). Цель работы – идентификация устойчивых к четырем грибным болезням сортов алычи селекции Майкопской ОС ВИР.
Материалы и методы. Материал исследования включал 14 сортов *P. cerasifera*. Резистентность к грибным болезням оценивали в условиях предгорной зоны Адыгеи в коллекционном саду Майкопской ОС ВИР в 2011–2022 гг. по общепринятой шкале.
Результаты и выводы. Установлено, что климатические условия в периоды цветения, роста и созревания плодов влияют на степень поражения *P. cerasifera* болезнями. По данным многолетних исследований показано, что все сорта алычи селекции Майкопской ОС ВИР резистентны к монилиозу и клястероспориозу, большинство сортов *P. cerasifera* характеризуются устойчивостью к ржавчине и полистигмозу. Выделено также 12 сортов алычи, обладающих групповой резистентностью к четырем болезням. Они могут быть рекомендованы для селекции на иммунитет при создании сортов *P. cerasifera* с групповой устойчивостью к болезням.

Ключевые слова: *Prunus cerasifera*, устойчивость, *Clasterosporium carpophilum*, *Polystigmina rubra*, ржавчина, монилиоз

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0004 «Совершенствование подходов и методов *ex situ* сохранения идентифицированного генофонда вегетативно размножаемых культур и их диких родичей, разработка технологий их эффективного использования в селекции».
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Шерстобитов В.В., Колесова М.А. Устойчивость сортов алычи селекции Майкопской опытной станции ВИР к грибным болезням. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):202-209. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-202-209

Original article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-202-209

Resistance of cherry plum cultivars developed at Maikop Experiment Station of VIR to fungal diseases

Vasiliy V. Sherstobitov, Maria A. Kolesova

N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Maikop Experiment Station – branch of VIR, Maikop, Russia

Corresponding author: Maria A. Kolesova, markolesova@yandex.ru

Background. Cherry plum (*Prunus cerasifera* Ehrh.) is a unique stone fruit crop. Development of fungal diseases, including brown rot, shot hole, red leaf spot, and rust, leads to a significant decrease in the yield and marketable quality of *P. cerasifera* fruits. Planting cherry plum orchards with resistant cultivars is a highly effective method of disease control. Breeding for disease resistance requires availability of the trait's genetic diversity. *P. cerasifera* accessions from the unique collection maintained at Maikop Experiment Station of VIR can be utilized as sources of such diversity. The objective of the project was to identify cherry plum cultivars resistant to fungal diseases among those bred at Maikop Experiment Station.
Materials and methods. The tested material included 14 accessions of *P. cerasifera*. Resistance to fungal diseases was assessed in the collection orchard of Maikop Experiment Station according to a generally accepted scale in 2011–2022.
Results and conclusions. It was established that weather conditions during the flowering, growing and fruit-ripening periods of *P. cerasifera* plants affected the degree of damage by fungal diseases. Long-term research showed that cherry plum cultivars developed at Maikop Experiment Station of VIR were resistant to brown rot and shot hole. Most *P. cerasifera* cultivars were observed to possess resistance to rust and red leaf spot. Twelve cherry plum cultivars with combined resistance to four diseases were also identified. They can be recommended to breeders for the development of *P. cerasifera* cultivars with combined resistance to fungal diseases.

Keywords: *Prunus cerasifera*, resistance, *Clasterosporium carpophilum*, *Polystigmina rubra*, rust, moniliosis

Acknowledgements: the research was conducted within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0004 "Improving the approaches and methods for *ex situ* conservation of the identified genetic diversity of vegetatively propagated crops and their wild relatives, and development of technologies for their effective utilization in plant breeding".
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Sherstobitov V.V., Kolesova M.A. Resistance of cherry plum cultivars developed at Maikop Experiment Station of VIR to fungal diseases. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):202-209. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-202-209

Введение

Алыча (*Prunus cerasifera* Ehrh.) – экономически выгодная плодовая культура (Eremin G., 1989; Gorina, Lukicheva, 2019), по рентабельности она не уступает яблоне, сливе и персику (Eremin G., 1989). Она нетребовательна к условиям выращивания (Gorina, Lukicheva, 2019; Grigoriev et al., 2022), рано вступает в период плодоношения (Eremin G., 1989; Grigoriev et al., 2022), устойчива к высоким температурам и недостатку влаги, характеризуется высокой урожайностью и зимостойкостью (Grigoriev et al., 2022). Алыча увеличивает ассортимент поступающих к потребителю фруктов (Gorina, Lukicheva, 2019), в ее плодах содержится большое количество полезных для человека веществ (Eremin G., 1989; Grebennikova et al., 2007; Gorina, Lukicheva, 2019; Liu et al., 2020; Dunaevskaya, 2021; Dunaevskaya et al., 2021). Плоды *P. cerasifera* являются прекрасным сырьем для пищевой промышленности (Eremin G., 1989). В настоящее время алыча не так интенсивно выращивается в производственных садах, как другие плодовые косточковые культуры (Gorina, Lukicheva, 2019), но ее часто используют в качестве подвоев (Eremin G., 1989; Eremin V., 2018; Gorina, Lukicheva, 2019; Eremin G., 2020). Деревья алычи можно применять для создания лесозащитных и придорожных полос, использовать в ландшафтном дизайне (Eremin G., 1989). Вид *P. cerasifera* обладает высоким генетическим потенциалам (Gorina, Lukicheva, 2019) и сыграл значимую роль в происхождении и эволюции косточковых культур Переднеазиатского центра происхождения растений (Eremin G., 2020). *P. cerasifera* может скрещиваться с другими видами рода *Prunus* L. (Eremin G., 1989).

Монилиоз плодов (возбудители: *Monilia laxa* (Aderh. & Ruhland) Honey и *M. fructigena* Pers.), клястероспориоз (*Clasterosporium carpophilum* (Lev.) Aderh.), ржавчина (*Tranzschelia pruni-spinosae* Pers.) и полистигмоз (*Polystigmina rubra* (Pers.) Sacc.) – вредоносные грибные болезни косточковых культур, в том числе алычи. Сильное развитие болезней приводит к снижению ассимиляционной поверхности листьев, преждевременному листопаду, снижению зимостойкости и гибели плодовых деревьев (Gatina, 1989). Экономический ущерб мирового производства косточковых культур только от монилиоза оценивается в 1,7 млн евро в год (Martini, Mari, 2014).

Закладка производственных садов устойчивыми сортами – наиболее экологически безопасный и эффективный метод защиты алычи от грибных болезней. Для селекции на резистентность необходимо наличие разнообразного исходного материала, в качестве источника которого может быть использована коллекция *P. cerasifera* Майкопской опытной станции – филиала Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (Майкопская ОС ВИР). В настоящее время коллекция станции включает 92 образца алычи различного эколого-географического происхождения, в том числе 14 сортов, созданных сотрудниками Майкопской ОС ВИР.

Цель работы – идентификация устойчивых к четырем грибным болезням сортов алычи селекции Майкопской ОС ВИР.

Материалы и методы

Материал исследования – 14 сортов *P. cerasifera* селекции Майкопской ОС ВИР (таблица), созданных Е. И. Требушенко, Ф. К. Тетеревым, К. Д. Мельниковой, Ф. А. Крюковым, М. И. Рожковым.

Таблица. Сорта алычи, изученные по резистентности к болезням (Майкопская опытная станция ВИР, 2011–2022 гг.)

Table. Cherry plum cultivars studied for disease resistance (Maikop Experiment Station of VIR, 2011–2022)

Сорт / Cultivar	№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.
‘Вишневая Шунтукская’	4292
‘Желтая Шунтукская’	4293
‘Крупная Красная N2’	10226
‘Превосходная Шунтукская’	4296
‘Самая Ранняя’	15082
‘Урожайная Шунтукская’	4298
‘Шунтукская 9’	4299
‘Шунтукская 11’	4301
‘Шунтукская 12’	10226
‘Шунтукская 14’	4303
‘Шунтукская 15’	4305
‘Шунтукская 17’	4307
‘Сбор N94’	12089
‘Крупная Красная (Сбор 36)’	12858

Образцы *P. cerasifera* выращиваются в коллекционном саду Майкопской ОС ВИР на участке без орошения с 2002 г. Устойчивость *P. cerasifera* к болезням оценивали в 2011–2022 гг. на трех деревьях каждого образца по шкале от 0 до 5 баллов (Sedov, Ogoltsova, 1999), где 0 – поражение отсутствует, 5 – поражено более 50% поверхности органов.

Оценку резистентности образцов к болезням проводили по максимальному баллу поражения. В качестве контролей использовали сильно восприимчивые к болезням в условиях предгорной зоны Адыгеи сорта алычи: полистигмозу и клястероспориозу – ‘Ткемали 95’ (к-1209); ржавчине – ‘Гульрипшская 15’ (к-43211); монилиозу – ‘Крупная Красная 29’ (к-12857).

Характеристика уровня влагообеспеченности коллекционного сада Майкопской ОС ВИР (предгорная зона Адыгеи) приведена на рисунке 1. Значения среднемесячных температур воздуха за годы проведения экспериментов на Майкопской ОС ВИР представлены на рисунке 2.

Результаты и обсуждение

Клястероспориоз

По данным многолетних исследований показано, что большинство сортов *P. cerasifera* селекции Майкопской ОС ВИР характеризовались высокой (балл 1) и повышенной (балл 2) резистентностью к *Clasterosporium carpophilum*. Только один сорт алычи ‘Крупная Красная (Сбор 36)’ поражался на 3 балла (рис. 3).

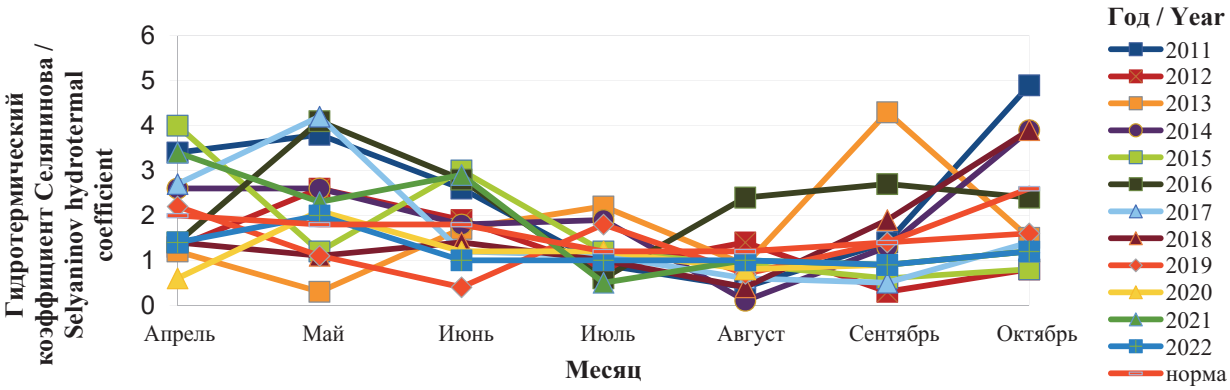


Рис. 1. **Гидротермический коэффициент Селянинова в предгорной зоне Адыгеи (2011–2022 гг.)**

Fig. 1. **Selyaninov's hydrothermal coefficient in the foothill zone of Adygea (2011–2022)**

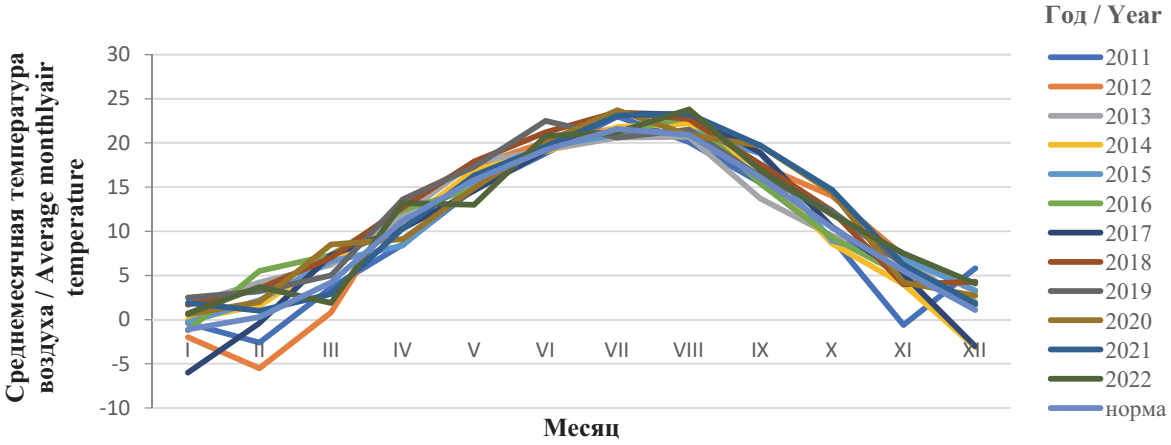


Рис. 2. **Среднемесячная температура воздуха за годы проведения экспериментов на Майкопской опытной станции (2011–2022 гг.), °С**

Fig. 2. **Mean monthly air temperature over the years of experiments at Maikop Experiment Station of VIR (2011–2022), °C**

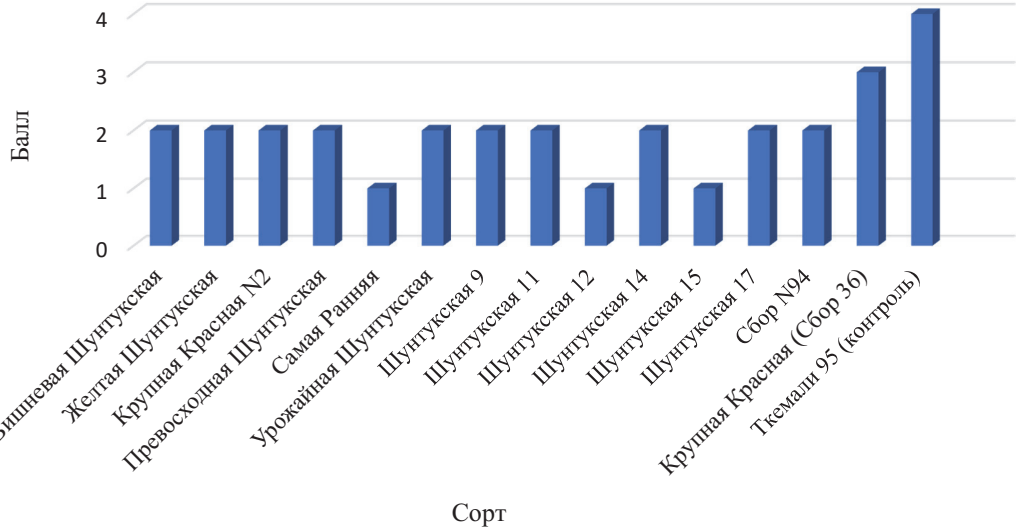


Рис. 3. **Резистентность сортов алычи к клястероспориозу, балл** (Майкопская опытная станция ВИР, 2011–2022 гг.)

Fig. 3. **Resistance of cherry plum cultivars to shot hole, score** (Maikop Experiment Station of VIR, 2011–2022)

В предгорной зоне Адыгеи клястероспориоз на алыче отмечался в 2011, 2014–2016 и 2021 г., но сорт 'Ткемали 95' (контроль) характеризовался повышенной восприимчивостью к *C. carpophilum* (балл 4) только в 2016 и 2021 г. Прохладные и сырые погодные условия этих двух лет в периоды цветения, роста и созревания плодов (апрель – октябрь) способствовали сильному развитию патогена: 2016 г. был дождливым, а среднемесячная температура воздуха поднималась выше нормы в апреле, июне и августе; в 2021 г. гидротермический коэффициент (ГТК) Селянинова был выше нормы с апреля по июнь, а среднемесячная температура воздуха опускалась ниже нормы только в апреле (см. рис. 1, 2). В остальные годы изучения все исследуемые сорта *P. cerasifera* характеризовались высокой устойчивостью к болезни. Таким образом, почвенно-климатические условия оказали влияние на степень поражения алычи клястероспориозом. Ранее подобное явление было описано исследователями на сливе домашней (Stefanova et al., 2021; Yakovleva, 2021; Sherstobitov, Kolesova, 2024).

По данным многолетних исследований показана резистентность к *C. carpophilum* большинства сортов *P. cerasifera*, созданных сотрудниками Майкопской ОС ВИР. Сорта алычи, устойчивые к клястероспориозу в условиях юга России, были выделены ранее в коллекциях Майкопской ОС ВИР (Scherstobitov, 2011) и Никитского ботанического сада (Lukicheva et al., 2018, 2022).

Полистигмоз

Только сорт *P. cerasifera* 'Сбор N94' был восприимчивым к полистигмозу, остальные сорта селекции Майкопской ОС ВИР характеризовались различным уровнем резистентности к *Polystigmina rubra* (рис. 4).

скими условиями: температура воздуха и ГТК Селянинова в апреле – октябре (см. рис. 1, 2) были наиболее благоприятными для развития патогена. Следует отметить, что в остальные годы проведения исследования образцы алычи характеризовались высокой (балл 1) и повышенной (балл 2) резистентностью к болезни. Ранее сообщалось о влиянии погодных условий на поражение другой косточковой культуры (сливы домашней) *P. rubra* (Stefanova et al., 2021; Yakovleva, 2021).

В результате исследований выделено 13 сортов *P. cerasifera* селекции Майкопской ОС ВИР, резистентных к полистигмозу. Следует отметить, что сорта 'Превосходная Шунтукская', 'Самая Ранняя', 'Шунтукская 9', 'Шунтукская 11', 'Шунтукская 15' и 'Шунтукская 17', выделенные ранее (Scherstobitov, 2011), в нашей работе подтвердили свою устойчивость к *P. rubra*.

Ржавчина

Восприимчивым к *Tranzschelia pruni-spinosae* оказался только сорт 'Крупная Красная (Сбор 36)', остальные сорта были устойчивыми к болезни (рис. 5). Резистентность к *T. pruni-spinosae* шести сортов *P. cerasifera* селекции Майкопской ОС ВИР в условиях юга России ('Превосходная Шунтукская', 'Самая Ранняя', 'Шунтукская 9', 'Шунтукская 11', 'Шунтукская 15' и 'Шунтукская 17') была показана ранее (Scherstobitov, 2011).

В предгорной зоне Адыгеи симптомы поражения ржавчиной отмечаются на листьях *P. cerasifera* с июля по октябрь. За годы проведения исследования сильное развитие заболевания наблюдалось в 2013, 2014 и 2016 г. Климатические условия этих трех лет оказались наиболее благоприятными для развития патогена: в 2013 г. пониженные температуры воздуха относительно норм от-

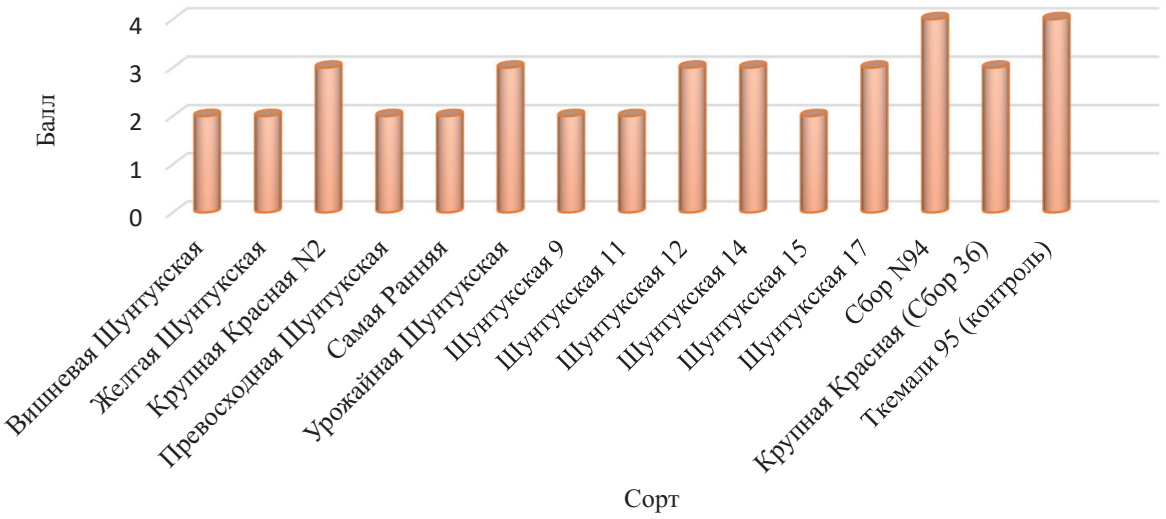


Рис. 4. Резистентность сортов алычи к полистигмозу, балл (Майкопская опытная станция ВИР, 2011–2022 гг.)
Fig. 4. Resistance of cherry plum cultivars to red leaf spot, score (Maikop Experiment Station of VIR, 2011–2022)

Полистигмоз на листьях исследуемых сортов *P. cerasifera* наблюдался каждый год в разной степени с середины июля по конец сентября. Повышенное заражение алычи *P. rubra* отмечалось в 2011, 2014–2016 и 2021 г., однако контроль (сорт 'Ткемали 95') характеризовался высоким уровнем восприимчивости к болезни только в 2016 г. Вероятно, это связано с почвенно-климатиче-

мечались в условиях Адыгеи с июля по октябрь, ГТК Селянинова был выше нормы только в августе и октябре; 2014 г. был дождливым, а среднемесячная температура воздуха опускалась ниже нормы в апреле, июне и октябре; 2016 г. оказался прохладным и дождливым (см. рис. 1, 2). Только в эти три года контроль (сорт 'Гульрипшская 15') характеризовался высоким уровнем восприимчивости

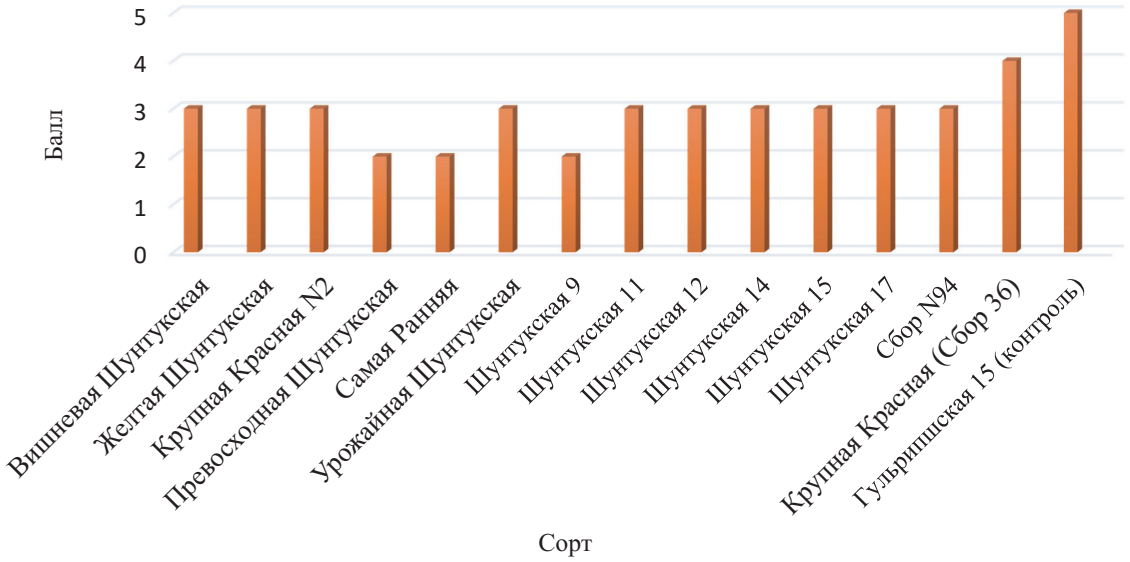


Рис. 5. Резистентность сортов алычи к ржавчине, балл, (Майкопская опытная станция ВИР, 2011–2022 гг.)

Fig. 5. Resistance of cherry plum cultivars to rust, score (Maikop Experiment Station of VIR, 2011–2022)

к болезни (балл 5), в другие годы исследований образцы алычи поражались ржавчиной максимум на балл 2.

Таким образом, погодные условия повлияли на степень заражения *P. cerasifera* ржавчиной. Ранее сообщалось о влиянии климатических условий на пораженность сливы домашней *T. pruni-spinosae* (Stefanova et al., 2021; Sherstobitov, Kolesova, 2024).

Монилиоз плодов

Все изученные сорта алычи были резистентными к монилиозу плодов. Восприимчивым к болезни был только сорт-контроль ‘Крупная Красная 29’ (рис. 6). Следует отметить, что сорта ‘Превосходная Шунтукская’, ‘Самая Ранняя’, ‘Шунтукская 9’, ‘Шунтукская 15’ и ‘Шунтукская 17’, выделенные ранее (Scherstobitov, 2011), в нашем исследовании подтвердили свою устойчивость к болезни.

Монилиоз отмечался на плодах алычи в 2011, 2012–2017, 2021 и 2022 г. Однако восприимчивый контроль в предгорной зоне Адыгеи сильно поражался болезнью (балл 4) только в 2016 г: влажные и прохладные погодные условия (см. рис. 1, 2) оказались наиболее благоприятными для развития заболевания. В остальные годы проведения исследования поражение изучаемых образцов не превышало 1–2 баллов. Следует отметить, что ранее сообщалось о влиянии погодных условий на поражение сливы домашней монилиозом (Radchenko, 2017; Yakovleva, 2021; Sherstobitov, Kolesova, 2024).

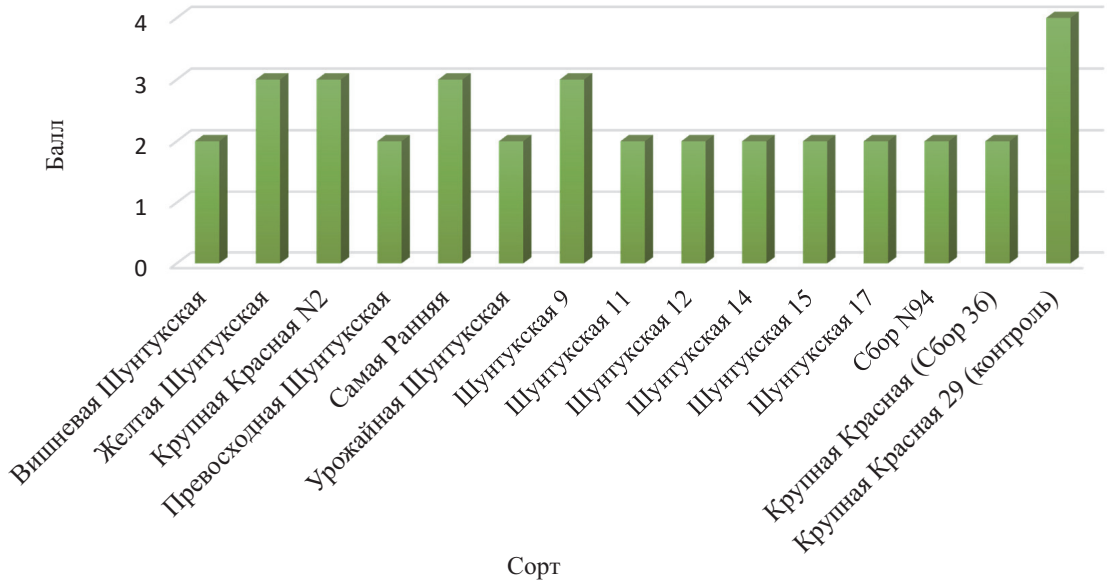


Рис. 6. Резистентность сортов алычи к монилиозу плодов, балл (Майкопская опытная станция ВИР, 2011–2022 гг.)

Fig. 6. Resistance of cherry plum cultivars to brown rot, score (Maikop Experiment Station of VIR, 2011–2022)

Заключение

По данным многолетних исследований показано, что погодные условия влияют на степень поражения алычи монилиозом, клястероспориозом, полистигмозом и ржавчиной. Установлено, что все изученные сорта *P. cerasifera* селекции Майкопской ОС ВИР резистентны к монилиозу и клястероспориозу, большинство сортов характеризуются устойчивостью к ржавчине и полистигмозу. Выделено также двенадцать сортов алычи, обладающих групповой резистентностью к четырем вышеперечисленным болезням.

References / Литература

Dunaevskaya E.V. *Prunus cerasifera* Ehrh. fruits of the Nikitsky Botanical Garden selection as raw material for products of functional purpose. *Proceedings of Gorsky State Agrarian University*. 2021;58(1):118-125. [in Russian] (Дунаевская Е.В. Плоды *Prunus cerasifera* Ehrh. селекции Никитского сада – сырье для продукции функционального назначения. *Известия Горского государственного аграрного университета*. 2021;58(1):118-125).

Dunaevskaya E.V., Gorina V.M., Melkozerova E.A., Khetagurov Kh.M., Kozyrev A.Kh. *Prunus cerasifera* Ehrh. fruits are a source of biologically active substances and high-quality feedstock for food for specific health use. *E3S Web of Conferences*. 2021;282:04008. DOI: 10.1051/e3sconf/202128204008

Eremin G.V. Cherry plum (Alycha). Moscow: Agropromizdat; 1989. [in Russian] (Еремин Г.В. Алыча. Москва: Агропромиздат; 1989).

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. [in Russian] (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 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

Gatina E.S. Plum diseases and pests in Moldavia (Bolezni i vrediteli slivy v Moldavii). Chişinău: Ştiinţă; 1989. [in Russian] (Гатина Э.Ш. Болезни и вредители сливы в Молдавии. Кишинев: Штиинца; 1989).

Gorina V.M., Lukicheva L.A. Prospects for increasing the resistance of cherry-plum (*Prunus cerasifera* Ehrh.) plants to the impact of negative air temperatures in the steppe Crimea. *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*. 2019;(132):67-71. [in Russian] (Горина В.М., Лукичева Л.А. Перспективы повышения устойчивости растений алычи (*Prunus cerasifera* Ehrh.) к воздействию отрицательных температур воздуха в условиях степного Крыма. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2019;(132):67-71). DOI: 10.25684/NBG.boolt.132.2019.08

Grebennikova O.A., Polonskaya A.K., Gorina V.M., Ezhov V.N. The biochemical reasons of perspective directions in using the cherry-plum fruits. *Bulletin of the State Nikita Botanical Gardens*. 2007;(95):69-74. [in Russian] (Гребенникова О.А., Полонская А.К., Горина В.М., Ежов В.Н. Биохимическое обоснование перспективных направлений использования плодов алычи. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 2007;(95):69-74).

Grigoriev A.V., Lukicheva L.A., Gorina V.M. Assessment of drought resistance of some hybrid forms of cherry plum (*Prunus cerasifera* Ehrh.) in the steppe zone of Crimea. *Proceedings of the Kuban State Agrarian University*. 2022;(98):70-75. [in Russian] (Григорьев А.В., Лукичева Л.А., Горина В.М. Оценка засухоустойчивости некоторых гибридных форм алычи (*Prunus cerasifera* Ehrh.) в степной зоне Крыма. *Труды Кубанского государственного аграрного университета*. 2022;(98):70-75). DOI: 10.21515/1999-1703-98-70-75

Liu W., Nan G., Nisar M.F., Wan C. Chemical constituents and health benefits of four Chinese plum species. *Journal of Food Quality*. 2020;2020:1-17. DOI: 10.1155/2020/8842506

Lukicheva L.A., Gorina V.M., Sokolovskaya Zh.S. Gene pool collection of cherry plum in the Nikitsky Botanical Garden and prospects for its use. *Pomiculture and Small Fruits Culture in Russia*. 2018;54:165-172. [in Russian] (Лукичева Л.А., Горина В.М., Соколовская Ж.С. Генофондовая коллекция алычи в Никитском ботаническом саду и перспективы ее использования. *Плодоводство и ягодоводство России*. 2018;54:165-172). DOI: 10.31676/2073-4948-2018-54-165-172

Lukicheva L.A., Grigoriev A.V., Grigovskiy E.S., Korzin V.V., Gorina V.M., Sokolovskaja Zh.S. The current state and prospects for the development of large-fruited cherry plum breeding in connection with import substitution. *Plant Biology and Horticulture: Theory, Innovation*. 2022;4(165):54-72. [in Russian] (Лукичева Л.А., Григорьев А.В., Григовский Э.С., Корзин В.В., Горина В.М., Соколовская Ж.С. Современное состояние и перспективы развития селекции алычи крупноплодной в связи с импортозамещением. *Биология растений и садоводство: теория, инновации*. 2022;4(165):54-72). DOI: 10.36305/2712-7788-2022-4-165-54-72

Martini C., Mari M. *Monilinia fructicola*, *Monilinia laxa* (Monilinia rot, brown rot)**.** In: S. Bautista-Baños (ed.). *Postharvest Decay. Control Strategies*. Cambridge, MA: Academic Press; 2014. p.233-265. DOI: 10.1016/B978-0-12-411552-1.00007-7

Radchenko O.E. Screening of the gene poll of *Prunus domestica* L. for resistance against *Monilia* in breeding. *Works of the State Nikita Botanical Gardens.* 2017;144(1);235-239. [in Russian] (Радченко О.Е. Скрининг генофонда *Prunus domestica* L. в селекции на устойчивость к монилиозу. *Сборник научных трудов Государственного Никитского ботанического сада*. 2017;144(1):235-239).

Sedov E.N., Ogoltsova T.P. (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. [in Russian] (Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. Е.Н Седова, Т.П. Огольцовой. Орел: ВНИИСПК; 1999).

Scherstobitov V.V. Assessment of disease and pest resistance of plum and cherry plum varieties. In: *Improving the Adaptive Potential of Stone Fruit Crops and Technologies for Their Cultivation: Proceedings of the International Scientific and Practical Conference Dedicated to the Memory of*

the Pomologist V. P. Semakin (Sovershenstvovaniye adaptivnogo potentsiala kostochkovykh kultur i tekhnologiy ikh vozdelyvaniya: materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy pamyati uchonogo-pomologa V. P. Semakina). Orel: VNIISPK; 2011. p.248-254. [in Russian] (Шерстобитов В.В. Оценка устойчивости сортов сливы и алычи к болезням и вредителям. В кн.: *Совершенствование адаптивного потенциала косточковых культур и технологий их возделывания: материалы международной научно-практической конференции, посвященной памяти ученого-помолога В. П. Семакина*. Орел: ВНИИСПК; 2011. С.248-254). URL: https://www.elibrary.ru/item.asp?id=28836452 [дата обращения: 07.10.2023].

Sherstobitov V.V., Kolesova M.A. Resistance of European plum to fungal diseases in the foothill zone of Adygea. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(2):210-218. [in Russian] (Шерстобитов В.В., Колесова М.А. Устойчивость сливы домашней к грибным болезням в условиях предгорной зоны Адыгеи. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2024;185(2):210-218). DOI: 10.30901/2227- 8834-2024-2-210-218

Stefanova B., Minkov P., Popski G. Monitoring of *Polistigma rubrum*, *Tranzschelia pruni spinose*, *Stigmina carpophila* in plum rootstock-cultivar combinations for the Troyan region. *Scientific Papers. Series B. Horticulture*. 2021;65(1):243-250. Available from: https://horticulturejournal.usamv.ro/pdf/2021/issue_1/Art34.pdf [accessed Oct. 14. 2023].

Yakovleva V.V. Resistance sources to fungal diseases for the creation of new plum varieties in the conditions of the south of Primorye. *Far East Agrarian Bulletin*. 2021;4(60):65-71. [in Russian] (Яковлева В.В. Источники устойчивости к грибным болезням для создания новых сортов сливы в условиях юга Приморья. *Дальневосточный аграрный вестник*. 2021;4(60):65-71). DOI: 10.24412/1999-6837-2021-4-65-71

Информация об авторах

Василий Васильевич Шерстобитов, заведующий питомником, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Майкопская опытная станция – филиал ВИР, 385746 Россия, Республика Адыгея, Майкопский район, пос. Подгорный, ул. Научная, 1, scherstobitow@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8308-5107

Мария Анатольевна Колесова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Майкопская опытная станция – филиал ВИР, 385746 Россия, Республика Адыгея, Майкопский район, пос. Подгорный, ул. Научная, 1, markolesova@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-6310-127X

Information about the authors

Vasiliy V. Sherstobitov, Head of a Nursery, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Maikop Experiment Station – branch of VIR, 1 Nauchnaya St., Maikop 385746, Russia, scherstobitow@mail.ru, https://orcid.org/0000-0001-8308-5107

Maria A. Kolesova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, Maikop Experiment Station – branch of VIR, 1 Nauchnaya St., Maikop 385746, Russia, markolesova@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0001-6310-127X

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

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

Статья поступила в редакцию 16.03.2024; одобрена после рецензирования 13.02.2025; принята к публикации 19.02.2025.
The article was submitted on 16.03.2024; approved after reviewing on 13.02.2025; accepted for publication on 19.02.2025.

ОБЗОРЫ

Обзорная статья
УДК 575.1:581.4:635.051
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-210-223

Львиный зев (*Antirrhinum majus* L.): ретроспектива современной селекции

И. В. Барабанов, М. В. Васильева, И. Н. Анисимова, Р. С. Рахмангулов

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

Автор, ответственный за переписку: Иван Владимирович Барабанов, i.barabanov@vir.nw.ru

Сегодня значительный интерес для селекции декоративных культур представляет изучение молекулярно-генетических основ хозяйственно значимых признаков, механизмов возникновения межсортовых и межвидовых различий. В работе приведены общая характеристика и преимущества львиного зева (*Antirrhinum majus*) как модельного объекта генетических исследований, рассмотрены основные блоки генов, кодирующих признаки, обеспечивающие декоративную ценность, такие как форма цветка и соцветия, окраска венчика. Значительное внимание уделено активности мобильных элементов и транспозон-ассоциированному мутагенезу.

Ключевые слова: *Antirrhinum majus*, современная селекция, транскрипционные факторы, комплекс MYB-bHLH-WD, гомеозисные гены, транспозоны, антоцианы

Благодарности: статья подготовлена в рамках государственного задания (№ FGEM-2022-0011 «Разработка подходов ускоренной селекции для улучшения хозяйственно ценных признаков декоративных и ягодных культур»).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Барабанов И.В., Васильева М.В., Анисимова И.Н., Рахмангулов Р.С. Львиный зев (*Antirrhinum majus* L.): ретроспектива современной селекции. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):210-223. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-210-223

SURVEYS

Review article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-210-223

Snapdragon (*Antirrhinum majus* L.): a retrospective review of contemporary breeding

Ivan V. Barabanov, Marina V. Vasilieva, Irina N. Anisimova, Ruslan S. Rakhmangulov

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

Corresponding author: Ivan V. Barabanov, i.barabanov@vir.nw.ru

Today, studying molecular genetic bases of important agronomic traits and mechanisms of intervarietal and interspecific differences is of considerable interest for ornamental crop breeding. General characteristics and advantages of snapdragon (*Antirrhinum majus*) as a model object for genetic research are presented. Main blocks of genes encoding plant characters that ensure the ornamental value (flower and inflorescence shapes, corolla color, etc.) are discussed. Considerable attention is paid to the activity of mobile elements, and transposon-associated mutagenesis.

Keywords: *Antirrhinum majus*, contemporary breeding, transcription factors, MYB-bHLH-WD complex, homeotic genes, transposons, anthocyanins

Acknowledgements: the article was prepared within the framework of the state task assigned to VIR according to the theme plan of research (No. FGEM-2022-0011 “Development of accelerated breeding approaches to the improvement of valuable agronomic characters in ornamental and berry crops”).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Barabanov I.V., Vasilieva M.V., Anisimova I.N., Rakhmangulov R.S. Snapdragon (*Antirrhinum majus* L.): a retrospective review of contemporary breeding. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):210-223. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-210-223

Введение

Львиный зев – популярное декоративное растение, являющееся модельным объектом для генетических исследований. Молекулярно-генетические исследования львиного зева посвящены в основном выяснению генетической детерминации признаков, определяющих декоративную ценность растения: формы и типа соцветия, формы цветка, компактности растения и окраски венчика. Несмотря на значительное разнообразие сортимента (у львиного зева известно более 1000 сортов и гибридов), подавляющее большинство культивируемых сегодня на территории Российской Федерации сортов имеют зарубежное происхождение (Khanbabaeva, 2022). Замещение импорта, обогащение и расширение отечественного сортимента – основное направление деятельности российских селекционеров.

Главной задачей селекции декоративных растений является увеличение декоративной ценности при сохранении либо повышении устойчивости к биотическим и абиотическим стрессорам. Получение высококачественных, уникальных сортов методами классической селекции – длительный процесс. Ведение селекционной работы с привлечением современных биотехнологических и молекулярно-генетических методов позволяет ускоренно получать сорта с требуемыми характеристиками (Ryndin, Mokhno, 2012; Rakhmangulov, Tikhonova, 2021; Slepchenko, Pashchenko, 2021). Селекция на основе данных подходов, однако, требует обширной подготовительной работы – получения полной информации об организации генома культуры, тщательного изучения генов, кодирующих хозяйственно ценные признаки, выяснения молекулярных основ фенотипического разнообразия.

В данном обзоре представлена актуальная информация о достижениях в области изучения генома львиного зева. Особое внимание уделено исследованиям гомеозисных генов, контролирующих нормальное развитие органов, определяющих декоративную ценность растения: листьев (*CIN*), цветка (*GLO*, *DEF*, *CYC*, *DICH* и других), соцветия (*CEN*), габитуса растения. Обсуждается роль мобильных элементов в изменчивости признаков львиного зева, рассмотрены молекулярно-генетические основы фенилпропаноидного биосинтетического пути и его регуляции.

Львиный зев большой (*Antirrhinum majus* L.) как объект генетических и селекционных исследований

Ботаническая характеристика

Львиный зев большой (*Antirrhinum majus* L.) – вид многолетних травянистых растений рода *Antirrhinum* L. семейства Plantaginaceae Juss. порядка Lamiales. Ранее относился к семейству Scrophulariaceae порядка Scrophulariales (Otero et al., 2021). На данный момент известно до 40 видов, включенных в род *Antirrhinum*; наибольшей популярностью у селекционеров и садоводов пользуется модельный для генетики вид *A. majus*, львиный зев большой (Otero et al., 2021). Сложность рода *Antirrhinum* систематики связывают с недавней дивергенцией видов, сопровождавшейся гибридизацией и интрогрессиями. Существующие системы предполагают разделение рода на три секции согласно морфологическим характеристикам и эколого-географическим данным (Sutton, 1988). Система В. Ротмалера предполагала понижение таксона *Antirrhinum* до секции и выделение в ней трех субсекций: *Antirrhinum*, *Kickxiella* и *Streptosepalum* (Rothmaler, 1956). Важно отметить, что распределение видов по группам различается в зависимости от выбранных критериев.

Для выяснения характера филогенетических связей между видами и уточнения таксономии рода *Antirrhinum* А. Отеро с соавторами (Otero et al., 2021) применили метод генотипирования путем секвенирования (GBS – genotyping by sequencing). Исследованная выборка включала 108 представителей 34 видов, в числе которых были как типовые (топотипические, из *locus classicus*), так и взятые в других местах произрастания образцы. Результаты филогеномного анализа лишь частично согласовались с делением рода на три секции на основании морфологических критериев. Полученные данные не подтвердили гипотезу о монофилетическом происхождении группы *A. majus* как типового вида рода.

Основное число хромосом в роде *Antirrhinum* – n = 8. Вид *A. majus* диплоидный (2n = 16), другие дикорастущие виды имеют в соматических клетках 16, 18 или 32 хромосомы. На основе высокорослых срезочных сортов *A. majus* (например, гибрида F1 'Maryland True Pink') получены тетраплоидные формы (Isachkin et al., 2014; Hlaing et al., 2021; Khanbabaeva, 2022).

Львиный зев – высокодекоративная однолетняя красивоцветущая культура. Современные сорта и гибриды *A. majus* отличаются большим разнообразием по высоте (от 15 до 150 см), обильным и продолжительным цветением (более 200 дней), устойчивостью к низким температурам и заморозкам (до –5°C), приятным сладковатым ароматом, широкой цветовой гаммой, оригинальной формой цветков (могут быть простыми или махровыми, зигоморфными, реже актиноморфными) (Khanbabaeva et al., 2013). Центром происхождения и последующей диверсификации рода *Antirrhinum*, вероятно, является Пиренейский полуостров. Сегодня естественный ареал включенных в указанный род видов охватывает средиземноморское побережье Европы, Северной Африки и Ближнего Востока (Sutton, 1988). Вид *A. majus* в дикой природе наиболее распространен на северо-востоке Пиренейского полуострова и по европейской части побережья Средиземного моря; культивируется повсеместно (Otero et al., 2021). В средней полосе России *A. majus* выращивается как однолетняя цветочная культура, в условиях юга России – как двулетник. При соответствующих климатических условиях растения могут зимовать и продолжать рост на следующий год: в частности, в условиях Средиземноморья львиный зев является многолетним растением. В естественных условиях развивается нормальный главный корень, при выращивании в культуре при многочисленных пикировках главный корень повреждается и прекращает рост, формируется мощная корневая система, представленная боковыми корнями различных порядков.

Биология цветения

Для львиного зева предпочтительным является перекрестное опыление, имеет место однолокусная гаметофитная самонесовместимость, однако в процессе развития цветка существуют периоды снижения степени самонесовместимости (за день до раскрытия бутона или через 5–8 дней после) (Khanbabaeva et al., 2013), когда возможно самоопыление, как искусственное, так и спонтанное. Искусственное самоопыление проводят методом гейтоногамного (в пределах одного растения) опыления бутонов. На основе самонесовмести-

мости могут быть выведены линии с более длительным цветением (из-за отсутствия завязывания семян), самонесовместимость облегчает процессы гибридизации, так как отсутствует необходимость кастрации цветков (Khanbabaeva, 2011).

При подобном типе опыления оплодотворение происходит достаточно быстро, приводит к опаданию венчиков (связано с утратой декоративной ценности) через 1–3 дня, после чего завязывается плод – коробочка, содержащая от 80 до 130 семян. В отсутствие опыления цветок способен цвести до 7–10 дней. У махровых и стерильных форм цветение одного цветка без опыления может быть более продолжительным – до 11–14 дней (Khananbaeva et al., 2013). Указанная выше продолжительность цветения растения, таким образом, обеспечена не длительностью цветения одного цветка, но постепенным распусканием цветков главного и боковых соцветий.

Высаженные в открытом грунте растения львиного зева опыляются крупными насекомыми – шмелями и пчелами, способными собственным весом отогнуть нижнюю губу цветка. Отмечено, что темноокрашенные формы в дневные часы опыляются интенсивнее и, соответственно, лучше завязывают семена.

Аналогичные особенности отмечены у растений семейства Brassicaceae Burnett (Mamonov, Hanbabaeva, 2008).

Генетическое разнообразие

Сортимент львиного зева весьма разнообразен; подавляющее большинство сортов и гибридов получено методами классической селекции – путем индивидуального или массового отбора, отбора мутантных линий (например, сорт ‘Рубиновая Звезда’, характеризующийся актиноморфным цветком), гибридизации (сорта F1‘Madame Butterfly’ и F1‘Bright Butterflies’, также обладающие нехарактерным для дикого типа симметричным цветком), полиплоидии (Khanbabaeva, 2022).

Сегодня большую ценность представляют исследования в области биотехнологии, а также работы, посвященные выяснению молекулярных основ хозяйственно значимых признаков львиного зева – типа цветка, соцветия, интенсивности и паттерна окраски и других. Данные, полученные в ходе таких исследований, позволят вовлечь львиный зев в современный селекционный процесс. Привлечение современных методов, как уже было упомянуто ранее, может ускорить селекционный процесс, вывести его на качественно новый уровень – воздействие на гены напрямую, методами агробактериальной трансформации, редактирование по технологии CRISPR/Cas9 (Rakhmangulov, 2022), а также круглогодичное культивирование растений *in vitro* могут сократить сроки получения нового сорта с 10–12 лет до 3–5 лет, что весьма ценно в условиях необходимости замещения импорта декоративных культур (Rakhmangulov, Tikhonova, 2021).

Генетические изыскания с привлечением растений львиного зева продолжаются уже более 150 лет. Упоминания львиного зева имеют место в трудах Менделя и Дарвина, в начале XX века стараниями Эрвина Баура *A. majus* утвержден в качестве модельного генетического объекта, затем интерес к нему несколько снизился. Повторный всплеск популярности *A. majus* пришелся на эру бурного развития молекулярной биологии; львиный зев оказался незаменим для изучения мобильных элементов у декоративных растений.

Геном *A. majus*, включающий приблизительно 510 миллионов пар оснований, успешно секвенирован и аннотирован в 2019 г. Для линии *A. majus* JI7 показано наличие 37 714 генов, ассоциированных с синтезом белка (Li et al., 2019). Опубликование генома *A. majus* открыло новые возможности для исследования известного классического объекта генетики (Li et al., 2019).

Первая генетическая карта львиного зева, разработанная на основе анализа расщепляющейся популяции гибридов F_2 от скрещивания *A. majus* и *A. molle* L. (львиный зев мягкий), содержала 164 белок-кодирующих гена и сходное число молекулярных маркеров (AFLP, RFLP, ISTR и ISSR), локализованных в восьми группах сцепления, что сопоставимо с гаплоидным числом хромосом у *A. majus* (Schwarz-Sommer et al., 2003b). Впоследствии эта карта была соотнесена с классической генетической картой, также включавшей 8 групп сцепления, и цитологической картой хромосом, полученной методом гибридизации *in situ* (Zhang et al., 2005). Молекулярно-генетическая карта, полученная на основе анализа расщепляющейся популяции F_2 от скрещивания двух линий *A. majus*, покрывала примерно 95% генома и содержала более 300 маркеров, локализованных в восьми группах сцепления со средним расстоянием между маркерами около 2 cM (1,28 миллионов пар оснований). Новая карта оказалась весьма эффективной для картирования транспозонов и мутаций в генах, контролирующих морфологические признаки (Schwarz-Sommer et al., 2010). Исследования львиного зева внесли значительный вклад в формирование современных представлений о генетике развития растений, понимание основ работы гомеозисных генов, путей биосинтеза пигментов и их регуляции, молекулярных основ фотосинтеза (Schwarz-Sommer et al., 2003a).

Генетический контроль развития цветка и соцветия

Строение цветка и строение соцветия являются важными признаками, определяющими декоративные качества красивоцветущих растений. Различия в строении цветка наравне с окраской венчика – значимый для селекции признак, определяющий уникальность и ценность сорта. В зависимости от сорта цветок может быть простым или махровым, в случае львиного зева также зигоморфным или актиноморфным (пилорическим). Примерами вариантов львиного зева с нехарактерной для вида формой цветка могут служить сорта ‘Juleiwa’ и F1‘Madame Butterfly’, обладающие соответственно актиноморфным (пилорическим) цветком и махровым актиноморфным (пилорическим) цветком.

Согласно основной классической модели “ABC”, разработанной на основе изучения гомеозисных мутантов *Arabidopsis thaliana* L. и *A. majus*, формирование органов цветка у растения регулируется тремя классами генов: A (чашелистики), B (лепестки и тычинки) и C (пестики) (Mizzotti et al., 2014; Qiao et al., 2023; Khojayori et al., 2024).

Развитие цветка начинается при переходе растения к генеративной стадии, что, в свою очередь, связано с накоплением растением достаточной вегетативной массы. Развитие цветка происходит в три этапа – переход к цветению, закладка флоральной меристемы и собственно развитие цветка. Указанные процессы генетически обусловлены, находятся под контролем ряда гомеозисных генов.

Таблица. Гены, кодирующие факторы, обеспечивающие декоративную ценность сортов *Antirrhinum majus* L.
Table. Genes for the factors determining the ornamental value of *Antirrhinum majus* L.

Семейство генов	Название	Эффект, оказываемый продуктом гена
R2R3-MYB	*ROSEA1*	Повышают экспрессию структурных генов поздней стадии фенилпропаноидного биосинтетического пути, обеспечивают накопление антоцианов в тканях лепестка
	ROSEA2	
	VENOSA	Повышает экспрессию структурных генов поздней стадии фенилпропаноидного биосинтетического пути, обеспечивает накопление антоцианов в жилках венчика, формирование «венозной окраски»
	ELUTA	Препятствует биосинтезу антоцианов в тканях венчика, подавляет экспрессию генов *bHLH*
bHLH	*DELILA*	Совместно с факторами MYB и WD контролирует биосинтез антоцианов; наиболее активен в долях венчика
	DELILA-like	Совместно с факторами MYB и WD контролирует биосинтез антоцианов; наиболее активен в трубке венчика
	MUTABILIS (INCOLORATA I)	Совместно с факторами MYB и WD контролирует биосинтез антоцианов
WD	*WDR*	Кодирует белок WD, входящий в состав комплекса MBW
Гены, кодирующие ферменты фенилпропаноидного биосинтетического пути	*NIVEA*	Фермент халкон-синтаза, катализирует превращение кумароил-коэнзима А в халкон
	CHI	Фермент халкон-изомераза, катализирует перестройку халкона в нарингенин
	INCOLORATA II	Фермент флавонол-3-гидроксилаза, катализирует превращение нарингенина в дигидрокемпферол
	EOSINEA	Фермент флавонол-3'-гидроксилаза, катализирует превращение дигидрокемпферола в дигидрокверцетин
	PALLIDA	Фермент дегидрофлавонол-4-редуктаза, катализирует превращение дигидрокемпферола в лейкопеларгонидин и дигидрокверцетина в лейкоцианидин
	CANDICA	Фермент антоцианидинсинтаза, участвует в превращении лейкопеларгонидинов и лейкоцианидинов в пелагронидины и цианидины соответственно
Гомеозисные гены	*FLORICAULA*	Закладка флоральной меристемы, переход к цветению
	CYCLOIDEA	Экспрессируясь в дорсальной части флоральной меристемы, определяют его адаксиальную идентичность, контролируют развитие лепестков, развитие и прекращение роста тычинок, активируют экспрессию гена *RADIALIS*
	DICHOTOMA	
	RADIALIS	Контролирует развитие билатерально-симметричного цветка, подавляет активность *DIV* в дорсальной части цветка; совместно с *DIV* контролирует развитие латеральных лепестков.
	DIVARICATA	Контролирует развитие вентральной части цветка; совместно с *RAD* контролирует развитие латеральных лепестков
	DEFICIENS	Совместно контролируют нормальное развитие генеративных частей цветка и лепестков
	GLOBOSA	
	CINCINNATA	Обеспечивает координацию клеточных слоев при развитии листа
	PHANTASTICA	Обеспечивает развитие нормальных, ланцетовидных листьев
TFL1-подобные гены	*CENTRORADIALIS*	Блокирует развитие терминального цветка, обеспечивает развитие открытого соцветия

Закладка флоральной меристемы и переход к цветению у *A. majus* находятся под контролем продукта гена *FLORICAULA* (*FLO*). Показано, что ген *FLO* демонстрирует высокий уровень экспрессии уже на начальных этапах развития цветка во взаимодействии с другими гомеозисными генами, контролируя его нормальную дифференциацию. Растения с рецессивной мутацией *flo* характеризуются соцветиями, полностью лишенными цветков (Coen et al., 1990; Carpenter, Coen, 1990).

Цветки дикого типа *A. majus* двусторонне симметричные (зигоморфные) с адаксиальной (дорсальной) областью, которая отличается от абаксиальной (вентральной) области. В частности, две адаксиальные доли лепестка увеличены по сравнению с латеральными и абаксиальными долями, а адаксиальная тычинка прекращает рост на ранних стадиях развития, таким образом в зрелом возрасте цветок львиного зева имеет только четыре фертильные тычинки. Было показано, что для определения идентичности адаксиальной области цветка у *A. majus* необходимы гены *CYCLOIDEA* (*CYC*) и *DICHOTOMA* (*DICH*). У двойных мутантов *cyc-dich* формируются радиально симметричные (актиноморфные, или пилорические) цветки (Gübitz et al., 2003).

Присутствие аллеля дикого типа одного из упомянутых генов приводит к развитию частично актиноморфного (пилорического) цветка, сила фенотипического проявления признака в данном случае варьирует. В свою очередь, у одиночных мутантов *dich* наблюдаются лишь незначительные изменения адаксиальных лепестков и преимущественно дикий тип андроцея, мутанты *cyc* производят цветки, имеющие высокую степень симметрии и нормальные тычинки.

Результаты клонирования показали, что *CYC* и *DICH* являются близкородственными генами семейства транскрипционных факторов TCP. Гены этого семейства кодируют специфические для растений транскрипционные факторы, контролирующие, по-видимому, рост меристемы и примордиев (Luo et al., 1996, 1999; Cubas et al., 2001). Имя семейства происходит от названий белков-регуляторов транскрипции – TEOSINTE BRANCHED 1 (TB1) у *Zea mays* (Doebley et al., 1997), CYCLOIDEA (CYC) у *Antirrhinum majus* (Luo et al., 1996), PROLIFERATING CELL FACTORS 1 и 2 (PCF1 и PCF2) у *Oryza sativa* (Kosugi, Ohashi, 1997). Все известные TCP характеризуются наличием 59-аминокислотного домена спираль-петля-спираль (bHLH), ныне известного как домен TCP (Cubas et al., 2001; Wang et al. 2022). CYC и DICH активируют экспрессию гена *RADIALIS*.

Цветки носителей генов *RADIALIS* (*RAD*) и *DIVARICATA* (*DIV*) состоят из пяти лепестков и обладают дорсовентральной асимметрией (или билатеральной симметрией). *DIV* обеспечивает развитие вентральных частей цветка по дикому типу, однако в дорсальных частях его эффект подавлен продуктом гена *RAD* (Galego, Almeida, 2002). Уравновешенная активность факторов DIV и RAD обеспечивает развитие латеральных лепестков по дикому типу (Kramer, 2019). Сами по себе лепестки дикого типа различны по форме, причем вентральный лепесток симметричен, но два боковых и два дорсальных асимметричны. У мутантов *radialis* и *cycloidea* усилена вентральная идентичность латеральных и дорсальных лепестков. У мутантов *dichotoma* асимметрия дорсальных лепестков снижена. Напротив, у *divaricata* – полудоминантного мутанта – вентральные органы дорсализованы.

Помимо приведенных выше генов нормальное развитие цветка также находится под контролем гена-ортолога *APETALA* и гена-ортолога *PISTILLATA* арабидопсиса – генов *DEFICIENS* (*DEF*) и *GLOBOSA* (*GLO*) соответственно. Нарушение функции *GLO* приводит к нарушению развития лепестков, а также и к развитию карпелоидных (напоминающих плодолистики) тычинок. Эксцизия транспозона восстанавливает функцию *GLO*. Нестабильные аллели имеются и у второго гена, *DEF*, фенотипически мутации проявляются неотличимо от таковых для мутанта *globosa* (*glo*) (Tröbner et al., 1992).

Форма и особенности соцветия важны для признания декоративной ценности сорта. Значимые признаки соцветий – тип ветвления, порядок распускания цветков (от основания к вершине или же наоборот), наличие либо отсутствие терминального цветка. Важно иметь в виду, что для львиного зева характерны не одиночные цветки, а соцветия, включающие несколько или множество цветков.

Для *A. majus*, характерно соцветие кисть – ботриоидное соцветие с моноподиальным нарастанием и акропетальным распусканием цветков (снизу вверх). Соцветия, в зависимости от наличия либо отсутствия терминального цветка, называют соответственно закрытыми либо открытыми, детерминантными либо индетерминантными (Kuznetzova, Timonin, 2017). Дикий тип львиного зева характеризуется открытыми соцветиями. Такие соцветия с точки зрения флористики имеют значительный недостаток – неограниченно удлиняясь, они постепенно утрачивают декоративные свойства. Под все возрастающим весом соцветия стебель искривляется, делая растения непригодными как для украшения приусадебных участков, общественных пространств, так и для использования в срезанном виде.

У львиного зева развитие терминального цветка находится под контролем гена *CEN* (*CENTRORADIALIS*) – ключевого регулятора времени цветения и архитектуры соцветия растений, гомолога гена *TFL1* (*TERMINAL FLOVER 1*) арабидопсиса (Bradley et al., 1996). Белок, кодируемый геном *CEN*, структурно сходен с представителями эволюционно консервативного семейства фосфатидилэтаноламин-связывающих белков (PEBP) и, очевидно, являясь компонентом внутриклеточных сигнальных путей, обеспечивает взаимодействие между киназами и их эффекторами (Banfield, Brady, 2000). Функционально ген *CEN* является антагонистом описанных выше генов *FLO* и *SQUA* (подсемейство SQUAMOSA транскрипционных факторов класса MADS-box) (Coen et al., 1990; Huijser et al., 1992), подавляя их экспрессию в апикальной меристеме и обеспечивая таким образом развитие открытого соцветия (Krylova, 2020). Важно отметить, что у арабидопсиса ген *TFL1* не является единственным регулятором цветения. Семейство *TFL*-подобных генов *Arabidopsis thaliana* L. включает следующие гены: *MOTHER OF FT AND TFL1* (*MFT*), *FLOWERING LOCUS T* (*FT*), *TWIN SISTER OF FT* (*TSF*), *BROTHER OF FT AND TFL1* (*BFT*), *ARABIDOPSIS THALIANA CENTRORADIALIS HOMOLOG* (*ATC*). Перечисленные гены функционально можно разделить на три группы: активаторы цветения (*FT* и *TSF*), ингибиторы цветения (*TFL1*, *ATC*, *BFT*) и группу *MFT*. Более поздние исследования показывают, что ген *CEN* львиного зева стоит соотносить скорее с геном *ATC* арабидопсиса, нежели с самим *TFL1*. Регуляция развития терминального цветка у табака находится под контролем семи *CEN*-подобных генов (*CET*) (Krylova, 2020).

У *A. majus* известен мутантный генотип *centroradialis* (*cen*) (Bradley et al., 1996), провоцирующий развитие терминального цветка за счет формирования верхушечной флоральной меристемы. Мутантный аллель *cen*, в от-

личие от аналогичной мутации *tfl1* арабидопсиса (Shannon, Meeks-Wagner, 1991), обеспечивает относительно постоянное число латеральных цветков (Cremer et al., 2001). Мутация *cen* неустойчива, в потомстве от самоопыления мутантных растений наблюдаются растения с открытым соцветием. У таких растений, однако, могут развиваться боковые соцветия с терминальным цветком. Подобная вариабельность в потомстве объясняется природой мутации, вызванной встраиванием в последовательность мобильного элемента, принадлежащего к группе Tam (transposon of *Antirrhinum majus*) – Tam10. Эксцизия транспозона может происходить некорректно, оставляя в четвертом экзоне гена *CEN* «след» длиной в три пары нуклеотидов (ATT), в результате чего при трансляции между аспарагиновой кислотой (148) и глицином (149) исходной последовательности белка CENTRORADIALIS встраивается аминокислота изолейцин. Такой тип мутации получил название *cen-2r* (*dtf*, или *delayed terminal flower*). Растения – носители подобного варианта мутации – демонстрируют отложенное развитие терминального цветка. Длительность развития соцветия, количество боковых цветков в нем, срок появления терминального цветка не детерминированы и зависят от условий среды – длины светового дня, уровня освещенности и температуры (Cremer et al., 2001).

Генетический контроль развития листьев

Декоративные растения можно разделить на две большие группы – красивоцветущие и декоративно-лиственные; львиный зев, несомненно, стоит отнести к первой группе. Цвет и форма листьев у красивоцветущих растений играют вторичную роль в обеспечении декоративности. Тем не менее оригинальная форма листьев может служить дополнительным критерием при выборе потребителем определенного сорта. Развитие нормальных, ланцетовидных листьев у львиного зева находится в том числе под контролем гена-ортолога *ASYMMETRIC LEAVES1* (*AS1*) арабидопсиса – *PHANTASTICA* (*PHAN*). Мутация *phantastica* (*phan*), связанная с потерей активности гена, привела к образованию листьев и лепестков, в которых клетки, расположенные в дорсальной части, приобрели вентральную идентичность, а латеральный рост был потерян (Waites, Hudson, 1995). Оба ортолога участвуют в подавлении генов *KNOX* (knotted-like homeobox), которые кодируют гомеодомен-содержащие транскрипционные факторы, участвующие в обеспечении правильного порядка инициации развития органов и поддерживающие нормальную работу меристем (Hake et al., 2004), что необходимо для развития листа нормальной формы. Однако эффект их несколько различен: в частности, у *as1*-мутантных листьев арабидопсиса сохраняются дорсовентральная полярность и уплощенная листовая пластинка (Byrne et al., 2000).

После того как рост листовой пластинки был инициирован, ее нормальное развитие зависит в том числе от пространственной и временной координации процессов деления и растяжения клеток. Такая координация и, следовательно, нормальное развитие утрачивается у мутантов *cincinnata* (*cin*) арабидопсиса и львиного зева, которые демонстрируют усиленный латеральный рост листьев, причем разрастающийся край листа постепенно скручивается. Подобные наблюдения согласуются с тем, что ген *CIN* охарактеризован как усилитель чувствительности к сигналу остановки роста (Nath et al., 2003). Гомологи *CIN* кодируют транскрипционные факторы TCP и экспрессируются в клетках обширной зоны, расположенной дистально от зоны пролиферации. Результаты изучения растений дикого типа и мутантов *cin* с использованием методов молекулярной генетики и цитогенетики показали, что мишенями TCP, кодируемых *CIN*, являются рецепторы цитокининов (Gupta et al., 2014). Таким образом воздействуя на указанные гены, возможно получать уникальные сорта декоративных растений с нехарактерной для исходного типа формой листьев, привлекательной для потребителя. Кроме того, изучение *CIN*-подобных генов в других растениях позволит точнее установить степень их влияния на скручивание листьев.

Генетический контроль окраски

Окраска цветка и других частей растения определяется различными группами пигментов – каротиноидами, хлорофиллами, беталаинами, но главным образом – пигментами флавоноидной группы, в том числе антоцианами. Антоцианы в различных сочетаниях обеспечивают не только окраску пурпурного, фиолетового, синего и иных оттенков, но и отвечают за устойчивость к стрессорным факторам среды (Tanaka et al., 2008; Nassour et al., 2020). Известно, что антоцианы подразделяются на три класса – цианидины, пеларгонидины и дельфинидины. В венчике *A. majus* могут накапливаться цианидины и пеларгонидины, тогда как дельфинидины и контролирующий их синтез ген *F3'5'H*, кодирующий флавонол-3',5'-гидроксилазу, не обнаружены. Важно отметить, что указанный выше класс антоцианов синтезируется в венчиках других представителей рода *Antirrhinum* – *A. kelloggii* (Hook. & Arn.) Rothm. и *A. nuttallianum* (Benth.) D.A. Sutton (Ishiguro et al., 2011). Помимо антоцианов, венчик *A. majus* содержит также пигменты ауроны. Сочетание ауронов, окрашивающих желтое пятно (может быть расположено в области срастания нижних и боковых лепестков, в нижней части нижней губы или же вблизи указанных областей), и антоциановых или, напротив, неокрашенных участков создает визуальный ориентир для насекомых-опылителей. Некоторые виды также имеют расширенные зоны накопления аурона, в результате чего доли венчика становятся полностью желтыми. Интенсивность окраски цветка и узор могут быть признаками, которые не только привлекают опылителей, но и вносят значительный вклад в их отбор у рода *Antirrhinum* и, возможно, также в репродуктивную изоляцию (и, следовательно, видообразование) (Hodges, Arnold, 1994; Oyama, 2002). Эпидермис лепестка, расположенный над жилками проводящей системы, пронизывающей лепесток, может быть окрашен ярче прочих участков венчика, формируя так называемую «венозную» окраску. Яркость окраски эпидермиса, лежащего над жилками, также обладает ненулевой способностью привлекать опылителей, а продолжаясь в недоступной наблюдателю внутренней части трубки, «венозная» окраска как бы намечает путь движения насекомого (Shang et al., 2011).

Antirrhinum majus представляет классическую модель для изучения и понимания механизмов формирования пигментации цветков у растений. Молекулярно-генетической основой полиморфизма окраски цветка *A. majus* являются различная экспрессия или особенности строения структурных (*CHS*, *CHI*, *DFR*, *F3H*, *F3'H*, *F3'5'H*, *ANS*) и регуляторных (*R2R3-MYB*, *bHLH*, *WDR*) генов фенилпропаноидного биосинтетического пути (Schwinn et al., 2006; Shoeva, Khlestkina, 2018; Sannikova, 2020). Мутации, влияющие на активность указанных генов у львиного зева, охарактеризованы для всех значимых локусов, кодирую-

щих важнейшие ферменты пути биосинтеза антоцианов: халкон-синтазу (*nivea*; *CHS*) (Sommer, Saedler, 1986), флаванон-3-гидроксилазу (*incolorata*; *F3H*) (Martin et al., 1991), дигидрофлавонол-4-редуктазу (*pallida*; *DFR*) (Martin et al., 1985), а также для генов антоцианидинсинтазы (*candica*; *ANS*) (Martin et al., 1991) и флавонон-3'-гидроксилазы (*eosinea*; *F3'H*) (Harrison, Stickland, 1974). Как правило, нокаут-мутации в этих локусах приводят к появлению неокрашенных цветков или, в случае с мутацией *eosinea*, цветков, продуцирующих альтернативные типы антоцианов (Sommer et al., 1985). Мутации в регуляторных генах обыкновенно не отменяют пигментацию, но изменяют рисунок пигментации в цветках: *delila* (*Del*, кодирующий транскрипционный фактор bHLH-1) влияет на пигментацию в трубке венчика; *Mut* – на пигментацию в долях венчика; *rosea* 1 и 2 – на рисунок и интенсивность пигментации в долях венчика и трубке; *venosa* – на пигментацию эпидермиса над жилками в долях и трубках. Важно отметить, что последние из указанных регуляторных генов влияют в основном на уровень экспрессии генов, активных на поздних этапах биосинтетического пути антоцианов (Martin et al., 1991; Schwinn et al., 2006).

Гены семейства MYB кодируют эволюционно консервативные транскрипционные факторы, присутствующие почти у всех эукариотических организмов (Cao et al., 2020). Семейство MYB характеризуется наличием на N-конце одноименного консервативного ДНК-связывающего домена, содержащего 1–3 неполных повтора (R) длиной 50–53 аминокислотных остатка каждый (Du et al., 2009). Особенности повторов служат основанием для разделения генов *MYB* на подсемейства. Наибольший интерес при изучении декоративных культур представляют гены подсемейства R2R3-MYB, белковые продукты которых имеют мотив спираль-поворот-спираль (helix-turn-helix, HTH) (Rosinski, 1998; Dubos et al., 2010), позволяющий связываться со специфической последовательностью ДНК и регулировать экспрессию целевого гена. Важнейшими генами, участвующими в регуляции пути биосинтеза антоцианов у *Arabidopsis thaliana*, являются гены подсемейства R2R3-MYB – *PAP1* (*production of anthocyanin pigment 1*) и *PAP2*, известные также как *MYB75* и *MYB90* соответственно; кроме того – *MYB113* и *MYB114* (Koes et al., 2005; Krylova, Mikhailova, 2021). Указанные гены способны регулировать продукцию ферментов как ранней, так и поздней стадий биосинтеза пигментов, в частности дегидрофлавонолредуктазы и антоцианидинсинтазы, активируя экспрессию генов *DFR* и *ANS* соответственно (Carey et al., 2004; Campanella et al., 2014; Cavallini et al., 2015). У табака (*Nicotiana tabacum* L.) основная роль в регуляции экспрессии структурных генов биосинтетического пути антоцианов отводится гену *AN2*, сходному с *MYB114 Arabidopsis thaliana* (Pattanaik et al. 2010). У петунии, характеризующейся значительным разнообразием окраски, в том числе различными паттернами окраски, также известны регуляторные гены подсемейства R2R3-MYB, отвечающие за различное распределение пигмента: *AN2* – лепестки, *AN4* – трубка венчика и пыльники, а также гены, отвечающие за общий оттенок венчика и листьев – *PHZ* (*Purple Haze*) и *DPL* (*Deep Purple*) (Quattrocchio et al., 1999; Albert et al., 2011).

Исследования регуляторных генов семейства MYB у львиного зева берут свое начало в 80-х годах прошлого века. Изначально идентифицировано 6 различных генов (*MYB305*, *MYB306*, *MYB308*, *MYB315*, *MYB330*, *MYB340*), контролирующих метаболические пути. Описанные представители семейства генов *MYB* показывали высокую степень идентичности в консервативных доменах. Показано, что уровень экспрессии как регуляторных, так и структурных генов биосинтеза антоцианов возрастает в процессе развития цветка, и, хотя цветки представляют собой сложные органы с множеством различных тканей, такая картина экспрессии позволила предположить, что вышеуказанные гены *MYB* участвуют в регуляции процессов, происходящих в зрелых тканях, а не в процессах, связанных с дифференциацией самих цветочных органов (Jackson et al., 1991).

Сегодня известно, что факторы MYB действуют не автономно, но совместно с продуктами других регуляторных генов – *bHLH* и *WD*, формируя комплекс MYB-bHLH-WD. Специфическая роль белков MYB в указанных комплексах позволяет считать, что регуляторная активность и специфичность комплекса более всего зависит от активности конкретного MYB-фактора, входящего в его состав (Schwinn et al, 2006). Поскольку активность факторов MYB определяет интенсивность и/или характер продукции антоцианов, то растения могут быть особенно чувствительны к концентрации указанных транскрипционных факторов. Такая чувствительность может способствовать дублированию этих генов, а затем и их эволюционному расхождению, способствующему появлению вариаций в интенсивности и паттерне окраски в растительных тканях. Изучение функциональной активности каждого конкретного транскрипционного фактора, аллельного разнообразия кодирующих генов позволит в ходе селекционного процесса воздействовать на гены точечно, получая уникальные фенотипы.

Комплекс MYB-bHLH-WD регулирует интенсивность и характер распределения антоциановой пигментации в растениях посредством контроля транскрипции генов, кодирующих ферменты пути биосинтеза антоцианов. Анализ мутантов *A. majus* показал, что антоциановая окраска контролируется через регуляцию генов финальной части пути, начиная с гена *F3'H*, кодирующего флаванон-3'-гидроксилазу (Martin et al., 1991) (рисунок).

На данный момент известны гены, кодирующие важнейшие R2R3-MYB-связанные транскрипционные факторы, активные в цветках *A. majus*, а именно: *ROSEA1*, *ROSEA2* и *VENOSA* (Schwinn et al, 2006).

Анализ фенотипов показал, что эти гены влияют на интенсивность и характер продукции антоцианов в цветках. Каждый из генов приводит к различному проявлению антоциановой пигментации. Гены *ROSEA1* и *ROSEA2* входят в состав сложного локуса, члены которого тесно связаны друг с другом (5,4 тысяч пар оснований между их кодирующими областями) и обеспечивают окраску всего венчика. Ген *VENOSA* экспрессируется независимо от генов *ROSEA1* и *ROSEA2* и отвечает за более темную окраску жилок, описанную выше. Указанные гены также, подобно своим ортологам у арабидопсиса, действуют совместно с генами *bHLH* (*DELILA*, *DELILA-like* и *MUTABILIS (INCOLORATA I)* и фактором WD (Schwinn et al., 2006).

Активность *VENOSA* и *ROSEA*2 избыточна по отношению к активности *ROSEA1*, поскольку фенотипы *VENOSA* и *ROSEA*2 наблюдались только у мутантов *rosea*. *ROSEA1*, таким образом, вероятно, эпистатичен по отношению к другим членам семейства. Помимо описанных выше генов сегодня изучен ген *ELUTA*, также принадлежащий к семейству R2R3-MYB, продукт которого препятствует биосинтезу антоцианов, воздействуя на гены, кодирующие элементы регуляторного комплекса MBW. *ELUTA* подавляет экспрессию генов *bHLH* и обеспечивает развитие

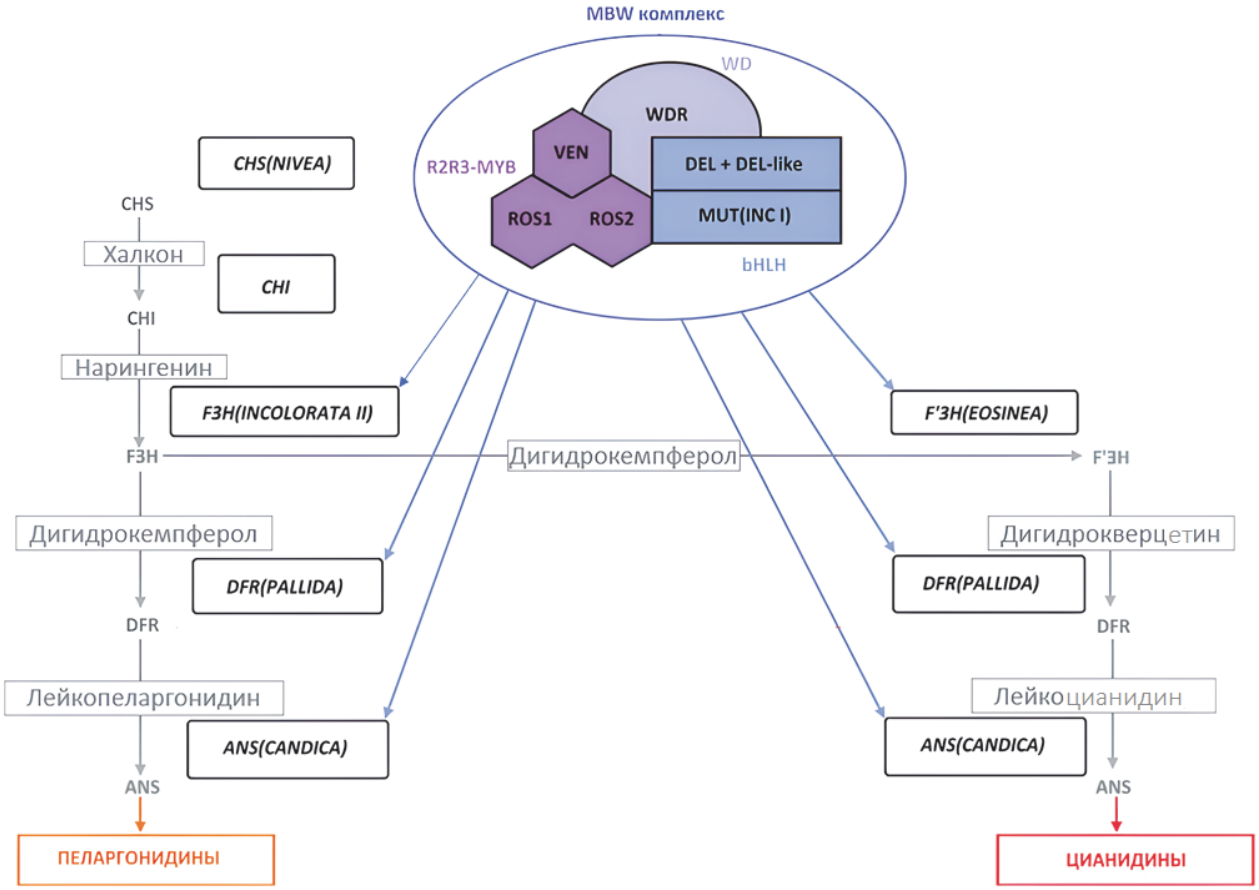


Рисунок. Путь биосинтеза антоцианов у *Antirrhinum majus* L.
Указаны ключевые субстраты и ферменты, в том числе: CHS – халконсинтаза; CHI – халкон изомераза; F3H – флаванон-3-гидроксилаза, F3'H – флавоноид-3'-гидроксилаза, DFR – дигидрофлавонол-4-редуктаза; ANS – антоцианидинсинтаза, а также гены, кодирующие указанные белки у львиного зева. Также на рисунке приведен регуляторный комплекс MBW, представленный транскрипционными факторами семейств bHLH (DELILA, MUTABILIS (INCOLORATA I), DELILA-like), R2R3-MYB (ROSEA1, ROSEA2, VENOSA) и белком WDR. Комплекс MBW активирует транскрипцию генов, кодирующих ферменты поздней стадии фенилпропаноидного биосинтетического пути, начиная с гена *F3H(INCOLORATA II)* (модифицировано по Delgado-Vargas et al., 2000)

Figure. Anthocyanin biosynthesis pathways in *Antirrhinum majus* L.
Key substrates and enzymes are indicated, including: CHS, chalcone synthase; CHI, chalcone isomerase; F3H, flavanone-3-hydroxylase, F3эH, flavonoid-3'-hydroxylase, DFR, dihydroflavonol-4-reductase; ANS, anthocyanidin synthase, and the genes encoding the abovementioned proteins in snapdragon. Also shown is the MBW regulatory complex represented by transcription factors of the bHLH (DELILA, MUTABILIS (INCOLORATA I), DELILA-like), R2R3-MYB (ROSEA1, ROSEA2, VENOSA) families and the WDR protein. The MBW complex activates transcription of genes encoding enzymes of the late-stage phenylpropanoid biosynthetic pathway, starting with the *F3H(INCOLORATA II)* gene (modified according to Delgado-Vargas et al., 2000)

специфической окраски «бычий глаз» – венчик лишен окраски, в то же время на лицевой стороне цветка, в области срастания губ венчика, сохраняется пигментированный участок (Albert et al. 2021; Moss et al., 2024).

Кроме того, упомянутые bHLH-факторы MUTABILIS (INCOLORATA I) и DELILA оказываются полностью избыточными в лепестках, поскольку один может вполне компенсировать отсутствие другого. Тем не менее некоторые их взаимодействия с членами семейства MYB могут быть специфическими или предпочтительными. В частности, в лепестках *ROSEA2* взаимодействует, по-видимому, только с DELILA (Schwinn et al., 2006). Позднее был открыт еще один член семейства факторов bHLH – DEL-like. Активность фактора идентична таковой у DELILA, но, в отличие от последнего, достигает максимальных значений не в дистальной части венчика (в так называемых долях), а в проксимальной его части (в трубке венчика) (Albert et al., 2021). Изучение гена *DELILA*, кодирующего основной спирально-петлевой транскрипционный фактор (bHLH) львиного зева, необходимый для активации экспрессии поздних биосинтетических генов (включая *F3H*, *DFR*, *ANS* и *UFGT*) в трубке венчика (Goodrich et al., 1992; Martin, Gerats, 1993), привело к открытию схожих закономерностей взаимодействия регуляторных генов у других растений.

На основе молекулярной характеристики гена *DELILA* было показано, что сходные гены влияют на выработку антоцианов и у других двудольных растений, например у петунии (*Petunia* Juss.). У петунии был описан комплекс MBW – AN2/AN1/AN11 (Hichri et al., 2011), в котором для активации биосинтеза антоцианов упомянутый ранее белок AN2 взаимодействует с bHLH-белком AN1 и белком AN11, содержащим WD-повтор (Spelt et al., 2000). Другой обнаруженный в геноме петунии bHLH-белок, JAF13, так-

же взаимодействует с AN2, но JAF13 не способен компенсировать эффекты мутации и поэтому вряд ли может быть непосредственно вовлечен в регуляцию транскрипции генов биосинтеза антоцианов (Quattrocchio et al., 1998; Spelt et al., 2000). У растений арабидопсиса идентифицировано три фактора транскрипции семейства bHLH, участвующих в позитивной регуляции биосинтеза антоцианов: GL3 (Glabra 3), EGL3 (Enhancer of Glabra 3) и TT8 (Transparent testa 8). Указанные факторы обладают комплексным действием, помимо участия в синтезе пигментов оказывают влияние также на развитие трихом, семенной кожуры. В геноме арабидопсиса обнаружен также и ген *TTG1*, кодирующий белок WD (Walker et al., 1999).

Несмотря на то что фенилпропаноидный биосинтетический путь хорошо изучен, установлены ключевые ферменты и факторы, осуществляющие регуляцию, молекулярно-генетические основы различий в интенсивности, оттенке и паттерне окраски нуждаются в дальнейшем уточнении для каждого конкретного фенотипа.

Изучение генов, контролирующих окраску венчика – важнейшего фактора декоративности красивоцветущих культур, позволит установить генетическую основу межсортовых и межвидовых различий по данному признаку, механизм их возникновения.

Влияние мобильных генетических элементов

Одним из источников генных мутаций в растительных организмах являются мобильные элементы (транспозоны, ретротранспозоны). Выше уже упоминались эффекты, оказываемые мобильными элементами на гомеозисные гены, также имеет место влияние на гены, отвечающие за окраску. Фенотипический эффект вставки транспозона обыкновенно связан с деактивацией гена и, в случае генов, ассоциированных с биосинтезом пигментов, отсутствием окраски. Известно, что транспозоны Tam1, Tam2, Tam3, встраиваясь в различные локусы генома *A. majus*, вызывают изменение распределения пигмента или же его отсутствие (Martin et al., 1985; Hehl et al., 1987; Sommer et al., 1988). Например, вставка транспозона Tam1 в промоторную область *NIVEA* (гена, кодирующего фермент халкон-синтазу) предотвращает его экспрессию, провоцируя развитие белых цветков. Эксцизии транспозона в соматических клетках приводят к восстановлению функции гена – в зависимости от топологии эксцизий на неокрашенных цветках развиваются полосы и пятна, несущие пигмент (Sommer et al., 1985, Rakhmangulov et al., 2022). Гибриды, полученные при скрещивании мутантных растений с растениями дикого типа, оказывались фенотипически сходными с диким типом, тогда как растения от скрещиваний с носителями неактивного аллеля *niv* характеризовались неокрашенными цветками (Schwarz-Sommer et al., 2003a).

Приведенные выше результаты опытов показывают, что мутация, вызванная встраиванием транспозона Tam1 в ген *NIVEA*, наследуется по рецессивному типу. Подобное встраивание описано также и для локуса *PALLIDA*. Исследователями отмечается высокое разнообразие фенотипических проявлений встраивания транспозона – могут формироваться бледно окрашенные и неокрашенные венчики, цветки, имеющие кольцевую пигментацию в основании трубки венчика, пятнистые венчики (Harrison, Fincham, 1964). Транспозон Tam1 способен также встраиваться в локус *INCOLORATA II*, провоцируя развитие цветков цвета слоновой кости с кольцом бледно-красной пигментации у основания трубки венчика и оттенком пигмента на лепестках. На некоторых венчиках имеют место дискретные красные пятна или сектора. Мутации *pal* и *incolorata* чувствительны к температуре, при температуре 15°C они происходят с большей частотой, чем при 20°C и 25°C (Hehl et al., 1987). Транспозон Tam2, встраиваясь в ген, кодирующий bHLH-подобный белок DELILA, способен вызывать мутацию *del-602*, характеризующуюся окрашенными лепестками и белой трубкой венчика. Транспозон Tam3 может встраиваться как в структурные гены фенилпропаноидного биосинтетического пути (*PAL*), так и в гомеозисные гены (*FLO*) (Coen et al., 1990). Другие транспозоны, связанные с гомеозисными генами (Tam10, Tam12), описаны выше. Кроме того, вставка Tam3 может провоцировать развитие листьев желтоватого или оливкового оттенка (мутация *olive-605*) (Sutton, 1988). Транспозон Tam4 по строению сходен с Tam1 и Tam2 – имеют сходные инвертированные повторы чуть менее 15 нуклеотидов длиной и гомологичные участки длиной около 700 пар оснований. Эффект от вставки и последующей эксцизии Tam4 сходен с таковым у прочих транспозонов – мутация *niv600*, вызванная вставкой, по своим фенотипическим проявлениям сходна с описанной выше вставкой транспозона Tam1 в тот же локус (Martin, Gerats, 1993).

Рассмотренные выше мутации и транспозон-ассоциированные мутации вообще показывают высокую нестабильность. В потомстве от самоопыления мутантных растений проявляется как родительский пятнистый фенотип, так и более стабильные белые и окрашенные (с различной интенсивностью окраски) венчики. Неточная эксцизия транспозона может оставлять в последовательности след длиной в несколько пар нуклеотидов. Такая мутация уже является стабильной и наследуется в ряду поколений. В качестве примера можно привести описанную выше мутацию *delayed terminal flower* в гене *CEN* (Cremer et al., 2001).

Изучение мобильных элементов представляет интерес с точки зрения изучения межклеточных взаимодействий, использования транспозонов в качестве ДНК-зондов, создания химер, стабильных и нестабильных мутантных линий. Именно с помощью меченых транспозонов были выявлены описанные выше гены, контролирующие развитие цветка.

Заключение

Благодаря своей неприхотливости, богатому разнообразию форм и расцветок, крупному цветку и быстрому развитию, львиный зев снискал большую популярность среди ученых-ботаников и основателей генетики. В эру молекулярной биологии львиный зев приобрел статус модельного объекта. Вклад *A. majus* в первые исследования, посвященные мобильным элементам, – первый изолированный транспозон (Tam1), первые исследования генов, контролирующих нормальное развитие цветка и соцветия, – неоценим. Сегодня, однако, львиный зев подвергся незаслуженному забвению – пик интереса к культуре приходится на период с 80-х годов прошлого века до середины нулевых годов. Сегодня геном львиного зева полностью секвенирован и аннотирован, что дает стимул дальнейшим исследованиям. На сегодняшний день известны гены, кодирующие все основные признаки, обеспечивающие декоративность львиного зева, – форму листьев, тип и характеристики цветка и соцветия, окраску венчика. Известно, что значительная часть разнообразия связана с встраиванием в последовательности генов мобильных элементов (транспозонов), коими

изобилует геном *A. majus*. Последующее вырезание транспозонов также оказывает влияние на фенотип, может приводить к формированию устойчивой мутантной линии. В то же время иные причины, обеспечивающие полиморфизм расцветок венчика, например такие как делеции, инсерции, однонуклеотидные замены в генах, связанных с окраской цветка, не идентифицированы. Ситуация идентична и для иных упомянутых в обзоре генов.

Важно отметить, что часть цветков характеризуется сильным сладким ароматом, иные же лишены запаха. Аромат – второстепенный, но значимый признак декоративных культур, однако исследования, посвященные данной теме, весьма немногочисленны.

Дальнейшее изучение аллельного разнообразия генов, кодирующих основные ферменты фенилпропаноидного биосинтетического пути, регуляторных генов, ассоциированных с ним, а также генов, контролирующих нормальное развитие цветка и соцветия львиного зева как модельного объекта, позволит выявить механизмы возникновения полиморфизма, разработать на их основе методики редактирования и применять их в том числе и на других декоративных культурах, получая высокодекоративные сорта с заданными характеристиками.

References / Литература

Albert N.W., Butelli E., Moss S.M.A., Piazza P., Waite C.N., Schwinn K.E. et al. Discrete bHLH transcription factors play functionally overlapping roles in pigmentation patterning in flowers of *Antirrhinum majus*. *The New Phytologyst*. 2021;231(2):849-863. DOI: 10.1111/nph.17142

Albert N.W., Lewis D.H., Zhang H., Schwinn K.E., Jameson P.E., Davies K.M. Members of an R2R3-MYB transcription factor family in *Petunia* are developmentally and environmentally regulated to control complex floral and vegetative pigmentation patterning. *The Plant Journal*. 2011;65(5):771-784. DOI: 10.1111/j.1365-313x.2010.04465.x

Banfield M.J., Brady R.L., The structure of *Antirrhinum centroradialis* protein (CEN) suggests a role as a kinase regulator. *Journal of Molecular Biology*. 2000;297(5):1159-1170. DOI: 10.1006/jmbi.2000.3619

Bradley D., Carpenter R., Copsey L., Vincent C., Rothstein S., Coen E. Control of inflorescence architecture in *Antirrhinum*. *Nature*. 1996;379(6568):791-797. DOI: 10.1038/379791a0

Byrne M., Barley R., Curtis M., Arroyo J.M., Dunham M., Hudson A. et al. *Asymmetric leaves1* mediates leaf patterning and stem cell function in *Arabidopsis*. *Nature*. 2000;408(6815):967-971. DOI: 10.1038/35050091

Campanella J.J., Smalley J.V., Dempsey M.E. A phylogenetic examination of the primary anthocyanin production pathway of the Plantae. *Botanical Studies*. 2014;55(1):10. DOI: 10.1186/1999-3110-55-10

Cao Y., Li K., Li Y., Zhao X., Wang L. *MYB* transcription factors as regulators of secondary metabolism in plants. *Biology (Basel)*. 2020;9(3):61. DOI: 10.3390/biology9030061

Carey C.C., Strahle J.T., Selinger D.A., Chandler V.L. Mutations in the pale aleurone color regulatory gene of the *Zea mays* anthocyanin pathway have distinct phenotypes relative to the functionally similar *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* gene in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Cell*. 2004;16(2):450-464. DOI: 10.1105/tpc.018796

Carpenter R., Coen E.S. Floral homeotic mutations produced by transposon-mutagenesis in *Anrirrhinum majus*. *Genes and Development*. 1990;4(9):1483-1493. DOI: 10.1101/gad.4.9.1483

Cavallini E., Matus J.T., Finezzo L., Zenoni S., Loyola R., Guzzo F. et al. The phenylpropanoid pathway is controlled at different branches by a set of R2R3-MYB C2 repressors in grapevine. *Plant Physiology*. 2015;167(4):1448-1470. DOI: 10.1104/pp.114.256172

Coen E.S., Romero J.M., Doyle S., Elliott R., Murphy G., Carpenter R. *floricaula*: a homeotic gene required for flower development in *Antirrhinum majus*. *Cell*. 1990;63(6):1311-1322. DOI: 10.1016/0092-8674(90)90426-f

Cremer F., Lönnig W.E., Saedler H., Huijser P. The delayed terminal flower phenotype is caused by a conditional mutation in the *CENTRORADIALIS* gene of snapdragon. *Plant Physiology*. 2001;126(3):1031-1041. DOI: 10.1104/pp.126.3.1031

Cubas P., Coen E., Zapater J.M. Ancient asymmetries in the evolution of flowers. *Current Biology*. 2001;11(13):1050-1052. DOI: 10.1016/s0960-9822(01)00295-0

Delgado-Vargas F., Jiménez A.R., Paredes-López O. Natural pigments: carotenoids, anthocyanins, and betalains – characteristics, biosynthesis, processing, and stability. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2000;40(3):173-289. DOI: 10.1080/10408690091189257

Doebley J., Stec A., Hubbard L. The evolution of apical dominance in maize. *Nature*. 1997;386(6624):485-488. DOI: 10.1038/386485a0

Du H., Li Z., Liu L., Tang X.F., Yang W.J., Wu Y.M. et al. Biochemical and molecular characterization of the plant MYB transcription factors family. *Biochemistry*. 2009:74(1);5-16. [in Russian] (Ду Х., Ли Ч., Лю Л., Тан С.Ф., Ян В.Ц., Ву Я.М. и др. Биохимические и молекулярные характеристики MYB-семейства факторов транскрипции растений. *Биохимия*. 2009:74(1);5-16).

Dubos C., Stracke R., Grotewold E., Weisshaar B., Martin C., Lepiniec L. *MYB* transcription factors in *Arabidopsis*. *Trends in Plant Science*. 2010;15(10):573-581. DOI: 10.1016/j.tplants.2010.06.005

Galego L., Almeida J., Role of *DIVARICATA* in the control of dorsoventral asymmetry in *Antirrhinum* flowers. *Genes and Development*. 2002;16(7):880-891. DOI: 10.1101/gad.221002

Goodrich J., Carpenter R., Coen E.S. A common gene regulates pigmentation pattern in diverse plant species. *Cell*. 1992;68(5):955-964. DOI: 10.1016/0092-8674(92)90038-e

Gübitz T., Caldwell A., Hudson A. Rapid molecular evolution of *CYCLOIDEA*-like genes in *Antirrhinum* and its relatives. *Molecular Biology and Evolution*. 2003;20(9):1537-1544. DOI: 10.1093/molbev/msg166

Gupta M.D., Aggarwal P., Nath U. *CINCINNATA* in *Antirrhinum majus* directly modulates genes involved in cytokinin and auxin signaling. *The New Phytologist*. 2014;204(4):901-912. DOI: 10.1111/nph.12963

Hake S., Smith H.M.S., Holtan H., Magnani E., Mele G., Ramirez J. The role of *knox* genes in plant development. *Annual Review of Cell and Developmental Biology*. 2004;20:125-151. DOI: 10.1146/annurev.cellbio.20.031803.093824

Harrison B.J., Fincham J.R.S. Instability at the *Pal* locus in *Antirrhinum majus*. *Heredity*. 1964;19(2):237-258. DOI: 10.1038/hdy.1964.28

Harrison B.J., Stickland R.G. Precursors and genetic control of pigmentation. I. Induced biosynthesis of pelargonidin, cyanidin and delphinidin in *Antirrhinum majus*. *Heredity*. 1974;33:108-112.

Hehl R., Sommer H., Saedler H. Interaction between the Tam1 and Tam2 transposable elements of *Antirrhinum*

majus. *Molecular and General Genetics*. 1987;207(1):47-53. DOI: 10.1007/bf00331489

Hichri I., Barrieu F., Bogs J., Kappel C., Delrot S., Lauvergeat V. Recent advances in the transcriptional regulation of the flavonoid biosynthetic pathway. *Journal of Experimental Botany*. 2011;62(8):2465-2483. DOI: 10.1093/jxb/erq442

Hlaing T.S., Kondo H., Deguchi A., Miyoshi K. Induction of adventitious shoots and tetraploids in *Antirrhinum majus* L. by treatment of antimitotic agents in vitro without plant growth regulators. *Plant Biotechnology (Tokyo)*. 2021;38(1):145-152. DOI: 10.5511/plantbiotechnology.20.0731a

Hodges S.A., Arnold M.L. Floral and ecological isolation between *Aquilegia formosa* and *Aquilegia pubescens*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1994;91(7):2493-2496. DOI: 10.1073/pnas.91.7.2493

Huijser P., Klein J., Lönnig W.E., Meijer H., Saedler H., Sommer H. Bractomania, an inflorescence anomaly, is caused by the loss of function of the MADS-box gene squamosa in *Antirrhinum majus*. *The EMBO Journal*. 1992;11(4):1239-1249. DOI: 10.1002/j.1460-2075.1992.tb05168.x

Isachkin A.V., Soloviev A.A., Khanbabaeva O.E., Bodganova V.D., Zarenkova E.G. Studying the influence of colchicine aqueous solution treatment on characteristics modification of two horticultural groups of snapdragon (*Antirrhinum majus* L.). *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2014;(4):5-17. [in Russian] (Исачкин А.В., Соловьев А.А., Ханабаева О.Е., Богданова В.Д., Заренкова Е.Г. Изучение влияния обработок водным раствором колхицина на изменение признаков у двух садовых групп львиного зева (*Antirrhinum majus* L.). *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2014;(4):5-17).

Ishiguro K., Taniguchi M., Tanaka Y. Functional analysis of *Antirrhinum kelloggii* flavonoid 3′-hydroxylase and flavonoid 3′,5′-hydroxylase genes; critical role in flower color and evolution in the genus *Antirrhinum*. *Journal of Plant Research*. 2011;125(3):451-456. DOI: 10.1007/s10265-011-0455-5

Jackson D., Culianez-Macia F., Prescott A.G., Roberts K., Martin C. Expression patterns of *myb* genes from *Antirrhinum* flowers. *The Plant Cell*. 1991:3(2);115-125. DOI: 10.2307/3869281

Khanbabaeva O.E. Biological and technological bases of the breeding of ornamental herbaceous annual plants of the order *Lamiales* Bromhead (Biologicheskiye i tekhnologicheskiye osnovy selektsii dekorativnykh travyanistykh odnoletnikh rasteniy poryadka yasnotkotsvetnye [*Lamiales* Bromhead]) [dissertation]. Moscow: RSAU Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 2022. [in Russian] (Ханбабаева О.Е. Биологические и технологические основы селекции декоративных травянистых однолетних растений порядка ясноткоцветные (*Lamiales* Bromhead): дис. … докт. с.-х. наук. Москва: РГАУ МСХА имени К.А. Тимирязева; 2022).

Khanbabaeva O.E. Gametophytic self-incompatibility in snapdragon breeding (*Antirrhinum majus* L.): a monograph (Gametofitnaya samonesovmestimost v selektsii lvinogo zeva (*Antirrhinum majus* L.): monografiya). Moscow: RSAU Moscow Timiryazev Agricultural Academy; 2011. [in Russian] (Ханбабаева О.Е. Гаметофитная самонесовместимость в селекции львиного зева (*Antirrhinum majus* L.): монография. Москва: РГАУ МСХА имени К.А. Тимирязева; 2011).

Khanbabaeva O.E., Bogdanova V.D., Zarenkova E.G. Studying of flowering and pollination biology of dwarf snapdragon (*Antirrhinum majus* L.) varieties and lines. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2013;(5):92-100. [in Russian] (Ханбабаева О.Е., Богданова В.Д., Заренкова Е.Г. Изучение биологии цветения и опыления сортов и линий карликового львиного зева (*Antirrhinum majus* L.). *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2013;(5):92-100).

Khojayori F.N., Ponraj U., Buch K., Zhao Y., Herrera-Ubaldo H., Glover B.J. Evolution and development of complex floral displays. *Development (Cambridge)*. 2024;151(21):dev203027. DOI: 10.1242/dev.203027

Koes R., Verweij W., Quattrocchio F. Flavonoids: A colorful model for the regulation and evolution of biochemical pathways. *Trends in Plant Science*. 2005;10(5):236-242. DOI: 10.1016/j.tplants.2005.03.002

Kosugi S., Ohashi Y. PCF1and PCF2 specifically bind to cis elements in the rice proliferating cell nuclear antigen gene. *The Plant Cell*. 1997;9(9):1607-1619. DOI: 10.1105/tpc.9.9.1607

Kramer E.M. Plus ça change, plus c'est la même chose: The developmental evolution of flowers. *Current Topics in Developmental Biology*. 2019;131:211-238. DOI: 10.1016/bs.ctdb.2018.11.015

Krylova E.A. The role of *TFL1* orthologs in determining of plant architectonics. *Russian Journal of Genetics*. 2020;56(11):1308-1322. DOI: 10.1134/S1022795420110058

Krylova E.A., Mikhailova A.S. Regulation of flavonoid biosynthesis in representatives of the tribe Phaseoleae DC. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(3):15-25. [in Russian] (Крылова Е.А., Михайлова А.С. Регуляция биосинтеза флавоноидов у представителей трибы фасолиевые Phaseoleae DC. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(3):15-25). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-3-o1

Kuznetzova T.V., Timonin A.C. Inflorescence: morphology, evolution, taxonomic significance (application of complementary approaches) (Sotsvetiye: morfologiya, evolyutsiya, taksonomicheskoye znacheniye [primeneniye komplementarnykh podkhodov]). Moscow: КМК; 2017. [in Russian] (Кузнецова Т.В., Тимонин А.К. Соцветие: морфология, эволюция, таксономическое значение (применение комплементарных подходов). Москва: КМК; 2017).

Li M., Zhang D., Gao Q., Luo Y., Zhang H., Ma B. et al. Genome structure and evolution of *Antirrhinum majus* L. *Nature Plants*. 2019;5(2):174-183. DOI: 10.1038/s41477-018-0349-9

Luo D., Carpenter R., Copsey L., Vincent C., Clark J., Coen E. Control of organ asymmetry in flowers of *Antirrhinum*. *Cell*. 1999;99(4):367-376. DOI: 10.1016/s0092-8674(00)81523-8

Luo D., Carpenter R., Vincent C., Copsey L., Coen E. Origin of floral asymmetry in *Antirrhinum*. *Nature*. 1996;383(6603):794-799. DOI: 10.1038/383794a0

Mamonov E.V., Hanbabaeva O.E. Gametophyte self-incompatibility of inbreed snap dragon lines (*Antrirrhinum majus* L.) depending both upon flower age and environmental conditions. *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2008:(1);95-100. [in Russian] (Мамонов Е.В., Ханбабаева О.Е. Гаметофитная самонесовместимость инбредных линий львиного зева (*Antrirrhinum majus* L.) в зависимости от возраста цветка и условий среды. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2008;(1):95-100).

Martin C., Carpenter R., Sommer H., Saedler H., Coen E.S. Molecular analysis of instability in flower pigmentation of *Antirrhinum majus*, following isolation of the *pallida* locus by transposon tagging. *The EMBO Journal*. 1985;4(7):1625-1630. DOI: 10.1002/j.1460-2075.1985.tb03829.x

Martin C., Gerats T. Control of pigment biosynthesis genes during petal development. *The Plant Cell*. 1993;5(10):1253-1264. DOI: 10.1105/tpc.5.10.1253

Martin C., Prescott A., Mackay S., Bartlett J., Vrijlandt E. Control of anthocyanin biosynthesis in flowers of *Antirrhinum majus*. *The Plant Journal*. 1991;1(1):37-49. DOI: 10.1111/j.1365-313x.1991.00037.x

Mizzotti C., Galliani B.M., Masiero S. The backstage of the ABC model: the *Antirrhinum majus* contribution. *Plant Biosystems*. 2014;148(1):176-186. DOI: 10.1080/11263504.2013.877531

Moss S.M.A., Zhou Y., Butelli E., Waite C.N., Yeh S.M., Cordiner S.B. et al. Painted flowers: *Eluta* generates pigment patterning in *Antirrhinum*. *The New Phytologyst*. 2024;243(2):738-752. DOI: 10.1111/nph.19866

Nassour R., Ayash A., Al-Tameemi K. Anthocyanin pigments: structure and biological importance. *Journal of Chemical and Pharmaceutical Sciences*. 2020;13(4):45-57.

Nath U., Crawford B.C.W., Carpenter R., Coen E. Genetic control of surface curvature. *Science (New York)*. 2003;299(5611):1404-1407. DOI: 10.1126/science.1079354

Otero A., Fernández-Mazuecos M., Vargas P. Evolution in the model genus *Antirrhinum* based on phylogenomics of topotypic material. *Frontiers in Plant Science*. 2021;12:631178. DOI: 10.3389/fpls.2021.631178

Oyama R.K. Pollinator-mediated reproductive isolation and speciation in *Antirrhinum* (Veronicaceae) [dissertation]. Cambridge, MA: Harvard University; 2002.

Pattanaik S., Kong Q., Zaitlin D., Werkman J.R., Xie C.H., Patra B. et al. Isolation and functional characterization of a floral tissue-specific R2R3-MYB regulator from tobacco. *Planta*. 2010;231(5):1061-1076. DOI: 10.1007/s00425-010-1108-y

Qiao Z., Song X., Kong Y., Shi S., Yan B., Egea-Cortines M. et al. Molecular mechanisms regulating ornamental traits and scent production in snapdragon (*Antirrhinum majus* L.). *Horticulture Advances*. 2023;1:15. DOI: 10.1007/s44281-023-00019-y

Quattrocchio F., Wing J., Woude K., Souer E., Vetten N., Mol J., Koes R. Molecular analysis of the *anthocyanin2* gene of petunia and its role in the evolution of flower color. *The Plant Cell*. 1999;11(8):1433-1444. DOI: 10.1105/tpc.11.8.1433

Rakhmangulov R.S. Application of the CRISPR/Cas system for gene editing in ornamental crops. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(3):33-41. [in Russian] (Рахмангулов Р.С. Применение системы CRISPR/Cas для редактирования генов декоративных культур. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(3):33-41). DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-o1

Rakhmangulov R.S., Barabanov I.V., Erastenkova M.V., Ivanov A.A., Kovalenko T.V., Mezhina K.M. et al. The new directions in genetics, breeding and biotechnology of ornamental and berry crops in the N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR). *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(4):65-78. [in Russian] (Рахмангулов Р.С., Барабанов И.В., Ерастенкова М.В., Иванов А.А., Коваленко Т.В., Межина К.М. и др. Новые направления в генетике, селекции, биотехнологии декоративных и ягодных культур в ВИР им. Н.И. Вавилова. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(4):65-78). DOI: 10.30901/2658-6266-2022-4-o3

Rakhmangulov R.S., Tikhonova N.G. Breeding of ornamental plants in Russia. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(4):40-54. [in Russian] (Рахмангулов Р.С., Тихонова Н.Г. Селекция декоративных растений в России. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(4):40-54). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-4-o4

Rosinski J.A., Atchley W.R. Molecular Evolution of the Myb family of transcription factors: evidence for polyphyletic origin. *Journal of Molecular Evolution*. 1998;46(1):74-83. DOI: 10.1007/pl00006285

Rothmaler W. Taxonomische Monographie der Gattung Antirrhinum. Berlin: Akademie Verlag; 1956. [in German]

Ryndin A.V., Mokhno V.S. Creating new genotypes in gerbera. *Vestnik of the Russian Agricultural Science.* 2012;(5):24-26. [in Russian] (Рындин А.В., Мохно В.С. Создание новых генотипов герберы. *Вестник Российской академии сельскохозяйственных наук*. 2012;(5):24-26).

Sannikova V.Yu. Genetic engineering as a way to obtain ornamental plants with a changed flower color. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2020;3(1):40-45. [in Russian] (Санникова В.Ю. Генная инженерия как способ получения декоративных растений с измененной окраской цветков. *Биотехнология и селекция растений*. 2020;3(1):40-45). DOI: 10.30901/2658-6266-2020-1-o1

Schwarz-Sommer Z., Davies B., Hudson A. An everlasting pioneer: the story of *Antirrhinum* research. *Nature Reviews. Genetics*. 2003a;4(8):657-666. DOI: 10.1038/nrg1127

Schwarz-Sommer Z., de Andrade Silva E., Berndtgen R., Lönnig W.E., Müller A., Nindl I. et al. A linkage map of an F_2 hybrid population of *Antirrhinum majus* and *A. molle. Genetics*. 2003b;163(2):699-710. DOI: 10.1093/genetics/163.2.699

Schwarz-Sommer Z., Gübitz T., Weiss J., Gómez-di-Marco P., Delgado-Benarroch L., Hudson A. et al. A molecular recombination map of *Antirrhinum majus*. *BMC Plant Biol*ogy. 2010;10:275. DOI: 10.1186/1471-2229-10-275

Schwinn K., Venail J., Shang Y., Mackay S., Alm V., Butelli E. et al. A small family of *MYB*-regulatory genes controls floral pigmentation intensity and patterning in the genus *Antirrhinum*. *The Plant Cell*. 2006;18(4):831-851. DOI: 10.1105/tpc.105.039255

Shang Y., Venail J., Mackay S., Bailey P.C., Schwinn K.E., Jameson P. et al. The molecular basis for venation patterning of pigmentation and its effect on pollinator attraction in flowers of *Antirrhinum*. *The New Phytologist*. 2011:189(2);602-615. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03498.x

Shannon S., Meeks-Wagner D.R. A mutation in the *Arabidopsis* TFL1 gene affects inflorescence meristem development. *The Plant Cell.* 1991;3(9):877-892. DOI: 10.1105/tpc.3.9.877

Shoeva O.Yu., Khlestkina E.K. Anthocyanins participate in the protection of wheat seedlings against cadmium stress. *Cereal Research Communications*. 2018;46(2):242-252. DOI: 10.1556/0806.45.2017.070

Slepchenko N.A., Paschenko O.I. Composition and condition of perennial herbaceous flower crops collection of FRC SSC of RAS. *Subtropical and Ornamental Horticulture*. 2021;(76):66-80. [in Russian] (Слепченко Н.А., Пащенко О.И. Состав и состояние коллекции многолетних травянистых цветочных культур ФИЦ СНЦ РАН. *Субтропическое и декоративное садоводство*. 2021;(76):66-80). DOI: 10.31360/2225-3068-2021-76-66-80

Sommer H., Bonas U., Saedler H. Transposon-induced alterations in the promoter region affect transcription of the chalcone synthase gene of *Antirrhinum majus*. *Molecular and General Genetics*. 1988;211(1):49-55. DOI: 10.1007/BF00338392

Sommer H., Carpenter R., Harrison B.J., Saedler H. The transposable element Tam3 of *Antirrhinum majus* generates a novel type of sequence alterations upon excision. *Molecular and General Genetics*. 1985;199(2):225-231. DOI: 10.1007/BF00330263

Sommer H., Saedler H. Structure of the chalcone synthase gene of *Antirrhinum majus*. *Molecular and General Genet*ics. 1986;202(3):429-434. DOI: 10.1007/BF00333273

Spelt C., Quattrocchio F., Mol J., Koes R. *anthocyanin1* of petunia encodes a basic-helix loop helix protein that directly activates structural anthocyanin genes. *The Plant Cell*. 2000;12(9):1619-1631. DOI: 10.1105/tpc.12.9.1619

Sutton D.A. A revision of the tribe Antirrhineae. London: British Museum; 1988.

Tanaka Y., Sasaki N., Ohmiya A. Biosynthesis of plant pigments: anthocyanins, betalains and carotenoids. *The Plant Journal*. 2008;54(4):733-749. DOI: 10.1111/j.1365-313X.2008.03447.x

Tröbner W., Ramirez L., Motte P., Hue I., Huijser P., Lönnig W.E. et al. *GLOBOSA*: a homeotic gene which interacts with *DEFICIENS* in the control of *Antirrhinum* floral organogenesis. *The EMBO Journal*. 1992;11(13):4693-4704. DOI: 10.1002/j.1460-2075.1992.tb05574.x

Waites R., Hudson A. *phantastica*: a gene required for dorsoventrality of leaves in *Antirrhinum majus*. *Development*. 1995;121(7):2143-2154. DOI: 10.1242/dev.121.7.2143

Walker A.R., Davison P.A., Bolognesi-Winfield A.C., James C.M., Srinivasan N., Blundell T.L. et al. The *TRANSPARENT TESTA GLABRA1* locus, which regulates trichome differentiation and anthocyanin biosynthesis in *Arabidopsis*, encodes a WD40 repeat protein. *The Plant Cell*. 1999;11(7):1337-1350. DOI: 10.1105/tpc.11.7.1337

Wang J.L., Wang H.W., Cao Y.N., Kan S.L., Liu Y.Y. Comprehensive evolutionary analysis of the *TCP* gene family: further insights for its origin, expansion, and diversification. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:994567. DOI: 10.3389/fpls.2022.994567

Weberling F. Morphology of flowers and inflorescences. Cambridge: Cambridge University Press; 1989.

Zhang D., Yang Q., Bao W., Zhang Y., Han B., Xue Y. et al: Molecular cytogenetic characterization of the *Antirrhinum majus* genome. *Genetics*. 2005;169(1):325-335. DOI: 10.1534/genetics.104.031146

Информация об авторах

Иван Владимирович Барабанов, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, i.barabanov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-7793-9823

Марина Васильевна Васильева, ведущий специалист, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, vasilieva@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-8687-1592

Ирина Николаевна Анисимова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, irina_anisimova@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-0474-8860

Руслан Султанович Рахмангулов, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, r.rakhmangulov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-1200-3113

Information about the authors

Ivan V. Barabanov, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, i.barabanov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-7793-9823

Marina V. Vasilieva, Leading Specialist, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, vasilieva@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-8687-1592

Irina N. Anisimova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, irina_anisimova@inbox.ru, https://orcid.org/0000-0003-0474-8860

Ruslan S. Rakhmangulov, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, r.rakhmangulov@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-1200-3113

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

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

Статья поступила в редакцию 29.12.2024; одобрена после рецензирования 23.01.2025; принята к публикации 03.03.2025.
The article was submitted on 29.12.2024; approved after reviewing on 23.01.2025; accepted for publication on 03.03.2025.

ОБЗОРЫ

Обзорная статья
УДК 575.857
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-224-241

Актуальные методы идентификации гибридов растений на примере ежевики

И. Ю. Журавлев[1], М. Т. Меньков[1], Е. Н. Маркова[1, 2], Н. А. Добаркина[1, 2], А. Я. Евлаш[1], Л. Ю. Шипилина[1, 2], А. С. Розанов[1]

[1] Научно-технологический университет «Сириус», Центр генетики и наук о жизни, Краснодарский край, Россия

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

Автор, ответственный за переписку: Лилия Юрьевна Шипилина, l.shipilina@vir.nw.ru

В статье приведен обзор последних достижений в области идентификации гибридов ежевики, включая успешные примеры использования молекулярных маркеров и ДНК-штрихкодирования для классификации сложных гибридных форм. Особое внимание уделено анализу эффективности методов в зависимости от целей исследования и доступности ресурсов.
Обзор показывает, что в будущем потребуется стандартизация методик и расширение баз данных генетических маркеров для повышения точности классификации гибридов ежевики.

Ключевые слова: *Rubus*, гибриды, молекулярные методы, штрихкодирование ДНК, секвенирование, генетические маркеры

Благодарности: исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 24-16-20042 «Комплексное изучение природных и антропогенных экосистем федеральной территории “Сириус” и прилегающих областей» (https://rscf.ru/project/24-16-20042/).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Журавлев И.Ю., Меньков М.Т., Маркова Е.Н., Добаркина Н.А., Евлаш А.Я., Шипилина Л.Ю., Розанов А.С. Современные методы идентификации гибридов на примере ежевики. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):224-241. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-224-241

SURVEYS

Review article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-224-241

Current methods for identifying plant hybrids: a case study of blackberry

Igor Yu. Zhuravlev[1], Mikhail T. Menkov[1], Elena N. Markova[1, 2], Nadezhda A. Dobarkina[1, 2], Anastasia Ya. Evlash[1], Lilija Yu. Shipilina[1, 2], Aleksey S. Rozanov[1]

[1] *Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, Krasnodar Territory, Russia*

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

Corresponding author: Lilija Y. Shipilina, l.shipilina@vir.nw.ru

A review is presented on recent advancements in the identification of blackberry hybrids, including successful examples of using molecular markers and DNA barcoding for the classification of complex hybrid forms. Special attention is given to the comparative analysis of the effectiveness of such methods depending on the research objectives and resource availability.
The review highlights the future need for standardizing methods and expanding genetic marker databases to improve the accuracy in the classification of blackberry hybrids.

Keywords: *Rubus*, hybrids, molecular methods, DNA barcoding, sequencing, genetic markers

Acknowledgements: this research was supported by the grant from the Russian Science Foundation, No. 24-16-20042 "Comprehensive study of natural and anthropogenic ecosystems of Sirius Federal Territory and adjacent areas" (https://rscf.ru/project/24-16-20042/).
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Zhuravlev I.Yu., Menkov M.T., Markova E.N., Dobarkina N.A., Evlash A.Ya., Shipilina L.Yu., Rozanov A.S. Current methods for hybrid plant identification: a case study of blackberry. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):224-241. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-224-241

Введение

Полиплоидия является общей характеристикой сосудистых растений, и часть видов имеют полиплоидное происхождение (Adams, Wendel, 2005). Аллополиплоиды возникают в результате межвидовой гибридизации и удвоения негомологичных геномов, что также приводит к видообразованию. Гомоплоидная гибридизация также распространена у растений, однако остаются большие противоречия относительно того, как часто она приводит к видообразованию (Feliner et al., 2017). Процесс гибридизации между двумя видами может инициировать повышенную адаптивность образующегося гибрида (Meier et al., 2017). Гибридизация между близкородственными видами может создавать генотипы, позволяющие максимально приспосабливаться к условиям окружающей среды, что соответствует гипотезе сингамеона (Boecklen, 2017). Эти события часто происходят при вторичном контакте изолированных линий, а отбор способствует закреплению гибридов при колонизации новых экологических ниш. Совпадение с новыми условиями может ускорить адаптивное разделение гибридных популяций.

Таким образом, полиплоидизация, гибридизация и быстрое видообразование могут размывать границы между видами растений, делая их менее различимыми генетическими единицами. Штрихкодирование (DNA barcoding), основанное на характеристике одного или нескольких локусах ДНК, не всегда может отразить сетчатую эволюционную историю растений, особенно при сложной истории, связанной с вышеописанными событиями.

Морфологическая идентификация также затруднена фенотипической изменчивостью, вызванной различными условиями произрастания. Для решения этой проблемы ученые начали использовать молекулярные маркеры, в частности последовательности ДНК. ДНК-штрихкодирование – метод, основанный на коротких последовательностях ДНК, – стал наиболее распространенным подходом для идентификации видов (Hebert et al., 2003a). Хотя он оказался эффективным в случае применения его на животных (особенно последовательность COI для митохондриальной ДНК), стандартные ДНК-штрихкоды для растений, такие как ITS, rbcL, matK и trnH-psbA, не всегда дают удовлетворительные результаты для современных видов (Hollingsworth et al., 2016).

В 2024 г. коллектив авторов предпринял попытку охарактеризовать видовое разнообразие ежевики на Черноморском побережье, в предгорьях Кавказа между долинами рек Мзымта и Псоу, с использованием морфологических признаков. Значительная часть отобранных образцов растений представляла собой гибриды. В результате этого точное отнесение образца к тому или иному виду было затруднено.

Ежевика является важным компонентом экосистемы Черноморского побережья Кавказа и распространена повсеместно от прибрежных до предгорных районов. Ежевика формирует ниши, в которых находят кров и пищу многие виды животных и птиц. Точная идентификация и описание видов представляет собой как фундаментальную, так и прикладную задачу в биологии. Традиционные морфологические методы идентификации растений могут сталкиваться с рядом трудностей, обусловленных, например, отсутствием четких отличительных признаков между видами. Эти проблемы особенно характерны для полиплоидов.

В данной обзорной статье рассматриваются молекулярно-генетические подходы к идентификации гибридных видов ежевики.

Ежевика как представитель рода *Rubus*

Род *Rubus* L. представляет собой крупный и разнообразный таксон в подсемействе Rosoideae семейства Rosaceae (Розовые), включающий более 740 описанных видов по всему миру (Focke, 1911; Huang et al., 2023). Большинство видов рода *Rubus* обитают в регионах с умеренным климатом, но также встречаются в субтропических и субарктических зонах и могут произрастать до высоты 4500 м н. у. м. (Focke, 1911; Hummer, 1996). Важно отметить, что разные виды ежевики занимают схожие экологические ниши и часто взаимодействуют с другими видами через гибридизацию, что усложняет ее классификацию и расширяет ареал обитания (Hummer, 1996; Foster et al., 2019).

Род *Rubus* включает множество видов с широким ареалом и различными экологическими предпочтениями, среди которых ежевика занимает особое место благодаря своей экономической значимости и склонности к гибридизации.

До одомашнивания основным направлением использования представителей ежевики были лекарственные цели, наряду с употреблением в пищу ягод. Существуют записи об использовании корней, листьев, стеблей и плодов для лечения различных заболеваний (Dou et al., 2019). Плоды богаты вторичными метаболитами, такими как антоцианы и фенольные соединения, обладающие антиоксидантными свойствами (Martini et al., 2009). Ежевика содержит большое количество пищевых волокон, витамины C и K, а также марганец и ряд других микроэлементов (Lee et al., 2012).

Современные сорта ежевики выводятся для рынка свежих ягод и переработки (заморозка, сушка, консервирование), а также для частных садов. С 2007 г. крупнейшими регионами – производителями ежевики являются Европа и Северная Америка. За последние 17 лет отрасль производства ежевики претерпела быстрые изменения. Рост отрасли обусловлен увеличением потребительского спроса, появлением новых сортов, прогрессивными методами производства и круглогодичной доступностью продукции (https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL).

Во флоре России имеется значительное разнообразие представителей ежевики (рис. 1). Генетически ежевики чрезвычайно пластичны и склонны к формированию гибридов. Ежевики могут скрещиваться как между собой, так и с другими представителями рода, в первую очередь с малиной. В потомстве гибридов очень часто образуются фертильные особи. Склонность к гибридизации сильно осложняет как видовую идентификацию, так и анализ разнообразия.

Исследователи подрода ежевик по-разному понимают объемы видов. Так, во флоре Восточной Европы (Krassovskaja, 2001) определено 18 видов с распространением по территории Кавказа, в частности западного Закавказья. В материалах, представленных во флоре Российского Причерноморья, имеются указания только о 7 видах (Zernov, 2013), а во «Флоре СССР» (Juzepczuk, 1941) отмечено 37 видов. Местом обитания ежевики являются территории Предкавказья, Западного и Северо-Западного Кавказа. Во флоре Республики Абхазии, как сопредельной к территории исследования, отмечается 6 видов (Kolakovsky, 1985). Такое расхождение авторов в объеме ви-

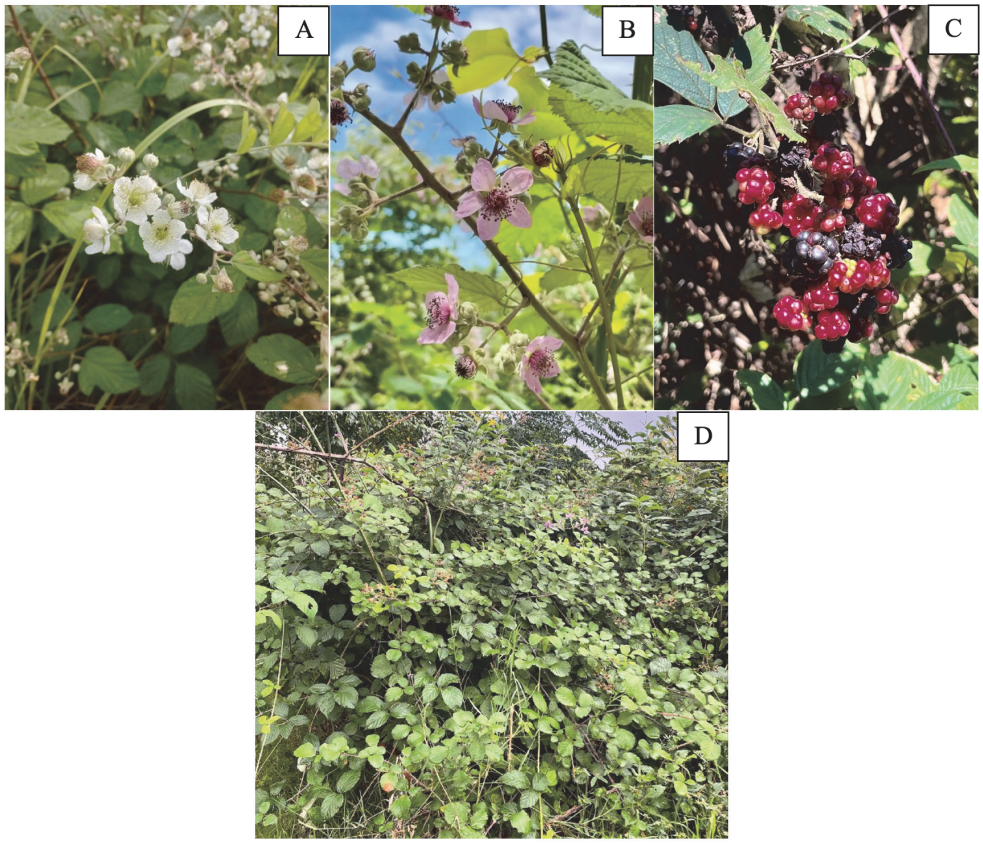


Рис. 1. Ежевика на федеральной территории «Сириус»: окраски цветка (A, B) и ягод ежевики (C); общий вид кустарника ежевики (D)

Fig. 1. Blackberry plants in Sirius Federal Territory: color variation in blackberry flowers (A and B) and fruits (C); general view of a blackberry bush (D)

дов на исследуемой территории еще раз подчеркивает необходимость их идентификации. Для точной видовой идентификации необходимо использовать молекулярно-генетические маркеры.

Молекулярно-генетические методы видовой идентификации

Генетический материал клетки представляет собой набор ядерных хромосом и ДНК органелл. Формирование каждой такой единицы на определенных этапах могло происходить индивидуально в ходе эволюции вида, сопровождаясь накоплением конкретных мутаций, которые могут быть идентифицированы молекулярно-генетическими методами. В идеальном варианте для таксономической характеристики образца или растения необходимо иметь маркер на каждый элемент генома. Такой уровень молекулярной идентификации гибридов в настоящее время затруднен (Techen et al., 2014). Наиболее всеобъемлющий вариант анализа таксономической принадлежности последовательностей ДНК – это выявление SNP на всем протяжении генома. Для этого могут быть использованы GBS (Genotyping By Sequencing) и геномное секвенирование с малым покрытием. Однако такой подход требует значительных финансовых и временных затрат, которые не всегда оправданы при выполнении таксономического анализа. В связи с чем интересны альтернативные методы молекулярно-генетического штрихкодирования.

В последние годы молекулярно-генетические методы стали основными инструментами для изучения генетического разнообразия и идентификации видов в области ботаники и сельского хозяйства. В контексте рода *Rubus*, включающего множество видов, среди которых распространены гибриды, эти методы представляют собой важные подходы для точной и надежной классификации. Молекулярные методы, такие как маркеры на основе ПЦР-анализа (и рестрикции), хлоропластное и ядерное штрихкодирование ДНК, секвенирование участков ДНК с полиморфными нуклеотидами (SNP), позволяют исследовать генетические вариации на различных уровнях, что значительно улучшает понимание эволюционных процессов и биологического разнообразия (табл. 1) (Mondini et al., 2009). Информация о полной геномной последовательности вида важна для структурирования знания о генетических последовательностях вида и выявления уникальных генетических признаков.

Широкое распространение методов ПЦР и гибридизации нуклеиновых кислот для таксономического анализа было обусловлено простотой методик и доступностью оборудования. С развитием технологических возможностей для секвенирования сначала первого, а потом второго поколений, эти методы стали менее востребованы, однако по-прежнему остаются достаточно актуальными.

Молекулярные маркеры для таксономического анализа и гибридизации на основе ПЦР

Молекулярный маркер соответствует гену или некодирующему участку генома, разные аллели которого отличаются на уровне последовательности ДНК. Такого рода полиморфизмы могут быть выявлены: (1) с помо-

Таблица 1. **Молекулярно-генетические методы идентификации гибридов, рассмотренные в статье**
Table 1. **Genetic identification methods for hybrids described in the review**

Метод идентификации	Описание
Молекулярные маркеры для таксономического анализа и гибридизации на основе ПЦР	
Случайная амплификация полиморфной ДНК (RAPD)	Анализ включает в себя проведение ПЦР с использованием одного деканулеотидного праймера с произвольной нуклеотидной последовательностью
Микросателлиты (SSR)	Определение полиморфизма в коротких повторяющихся последовательностях ДНК
Межмикросателлитные последовательности (ISSR)	Праймер содержит последовательность микросателлита и один-два уникальных нуклеотида для корректной посадки праймера
Полиморфизм конформации одноцепочечной ДНК (SSCP)	Анализ основан на изменении конформации однонитевой ДНК при наличии однонуклеотидного полиморфизма
Амплифицированная область с известной нуклеотидной последовательностью (SCAR)	Амплификация с праймерами, специфичными к определенной уникальной последовательности, ассоциированной с целевым признаком
Ретротранспозон-микросателлитные полиморфизмы (REMAP)	Амплификация между праймером, специфичным к LTR-ретротранспозону, и праймером ISSR
Внутриретранспозонные полиморфизмы (IRAP)	Амплификация участков между ретротранспозонами (праймеры содержат в себе последовательности двух соседних ретротранспозонов)
Молекулярные маркеры для таксономического анализа и гибридизации на основе рестрикции и ПЦР	
Полиморфизм длин амплифицированных фрагментов (AFLP)	Метод, позволяющий анализировать множество полиморфных участков по всему геному
Расщепленные амплифицированные полиморфные последовательности (CAPS/dCAPS/dCAPS)	Выявление разных аллелей происходит при обработке ампликонов эндонуклеазой рестрикции
Методы ДНК-штрихкодирования	
Хлоропластное штрихкодирование	Использование специфических генов хлоропластов для идентификации видов
Ядерное штрихокдирование	Анализ ядерной ДНК с использованием специфических маркеров
Анализ SNP и геномное секвенирование	
Секвенирование однонуклеотидных полиморфизмов (SNP)	Анализ однонуклеотидных изменений в ДНК для идентификации видов и популяций
Полногеномное секвенирование	Метод, позволяющий детально сравнивать и анализировать геномы для выявления уникальных отличий

щью гибридизации с известными нуклеотидными последовательностями; (2) при секвенировании нуклеотидной последовательности; (3) с помощью сравнения длины ампликонов, полученных в ходе ПЦР; (4) в ходе рестрикционного анализа.

Молекулярные ДНК-маркеры обладают высокой частотой встречаемости в геноме и применяются благодаря универсальным и постоянно развивающимся методам анализа. Их использование стало востребованным в селекции, способствуя точной идентификации генетических признаков и ускоряя развитие селекционных программ (Khlestkina, 2013).

Случайная амплификация полиморфной ДНК (RAPD)

RAPD (Random Amplification of Polymorphic DNA) – случайная амплифицированная полиморфная ДНК. В отличие от традиционного ПЦР-анализа, RAPD не требует каких-либо специфических знаний о последовательности ДНК целевого организма: идентичные 10-мерные праймеры с содержанием GC не менее 50% будут амплифицировать сегмент ДНК в зависимости от положений, которые комплементарны последовательности праймеров. Поэтому, если мутация произошла в матричной ДНК

на участке, который ранее был комплементарным праймеру, продукт ПЦР не будет получен, что приведет к другому набору амплифицированных сегментов ДНК на геле (Williams et al., 1990).

Основными преимуществами применения данного типа маркера являются небольшая стоимость, доступность оборудования и быстрый анализ. Однако у этого метода высокая чувствительность к условиям реакции, поэтому сравнивать можно только фрагменты в рамках одной ПЦР-реакции. Для повышения достоверности результатов необходимо использовать большое количество ПЦР-реакций с различными праймерами. Также почти все маркеры RAPD являются доминантными, то есть невозможно отличить, амплифицируется ли сегмент ДНК из локуса, который является гетерозиготным или гомозиготным. Кодоминантные маркеры RAPD, наблюдаемые как сегменты ДНК разного размера, амплифицируемые из одного и того же локуса, обнаруживаются лишь изредка (Atienzar, Jha, 2006).

Поскольку работа с RAPD-маркерами не требует знания нуклеотидных последовательностей, они стали одними из первых ПЦР-маркеров, которые использовали для анализа различных культур, включая малину и ежевику. Эти маркеры активно применяли для генотипирования и уточнения родословных селекционных сортов малины обыкновенной (Simla et al., 2018), малины западной (Weber, 2003) и ежевики (Stafne et al., 2003; Kagan et al., 2014), а также дикорастущих популяций *R. idaeus* L. (Graham et al., 1997).

В работе корейских исследователей RAPD-анализ с использованием 99 маркеров применили для уточнения происхождения местного сорта KCB (Korean Cultivated Bramble – ежевика, культивируемая в Корее) (Eu et al., 2008). Маркеры RAPD показали, что KCB образует отдельный субклад (подгруппа гаплогруппы), который отличается от субкладов других видов ежевик. Этот результат свидетельствует о том, что генетическая структура KCB существенно отличается от других видов ежевик. Среди исследованных видов ежевики ядерный геномный фон образцов KCB демонстрирует более близкое родство с *R. occidentalis* L., чем с *R. coreanus* Miq.

Многие исследователи подчеркивают, что метод RAPD-анализа не всегда дает стабильные и точные результаты, поэтому в настоящее время большее предпочтение отдается другим типам маркеров (Kamnev et al., 2020).

Полиморфизм коротких повторов (микросателлиты, SSR)

Микросателлиты (Simple Sequence Repeats) представляют собой короткие (2–6 п. о.) повторяющиеся последовательности ДНК, которые широко используются для исследования генетического разнообразия и видовой идентификации (Tautz, Renz, 1984). Микросателлиты обладают высокой степенью полиморфизма, что делает их особенно ценными для выявления генетических вариаций не только между близкородственными видами, но и между сортами (Matveeva et al., 2011).

SSR-маркеры имеют ряд преимуществ: они легко воспроизводимы, требуют небольших затрат и могут быть использованы для изучения разных популяций растений. В контексте гибридизации ежевики анализ микросателлитов предоставляет возможность не только идентифицировать гибридные формы, но и отслеживать генетические потоки между популяциями. К недостаткам можно отнести необходимость наличия данных о нуклеотидных последовательностях генома для возможности подбора специфических праймеров (Matveeva et al., 2011).

Микросателлиты наследуются кодоминантно, что позволяет передавать аллели обоих родителей потомству. Они быстро мутируют из-за ошибок в репликации ДНК, что делает их полезными для идентификации особей и изучения родственных связей. Однако их эффективность снижается при работе с разными видами, поскольку изменчивость микросателлитов может быть ограничена в зависимости от объекта исследования и состава выборки.

В исследовании Дж. Грэма и соавторов была разработана система полиморфных кодоминантных микросателлитных маркеров для рода *Rubus*, в частности для малины обыкновенной (*R. idaeus*). Цель исследования заключалась в разработке инструмента для исследования генетического разнообразия между культурными и дикорастущими популяциями малины. Исследователи создали праймеры для последовательностей, фланкирующих микросателлиты, один из которых был с флуоресцентной меткой для эффективного анализа на ДНК-секвенаторе. В результате выделено 10 полиморфных локусов, полезных для исследования генетического разнообразия *Rubus* (Graham et al., 2002).

Еще одним из примеров разработки полиморфных микросателлитных маркеров в семействе Розовые является работа японских исследователей (Kimura et al., 2006). Авторы отмечают, что разработанные ими маркеры для культурной розы (*Rosa × hybrida*) показали высокий уровень полиморфизма и эффективность в генотипировании, что подтверждает значимость SSR-технологий для геномного анализа.

Межмикросателлитные последовательности (ISSR)

ISSR (Inter-Simple Sequence Repeats) – межмикросателлитные последовательности, альтернатива RAPD. Этот метод основан на клонировании участков ДНК, ограниченных двумя микросателлитными повторами, в присутствии праймеров. Каждый праймер комплементарен последовательности определенного микросателлита (4–12 единиц повтора) и содержит на одном из концов так называемый «якорь» – последовательность из двух – четырех произвольных нуклеотидов. Эти праймеры позволяют копировать участки ДНК, находящиеся между двумя соседними микросателлитными последовательностями, что приводит к наработке значительного количества участков. Полученные паттерны продуктов ПЦР в большей степени уникальны для каждого вида и являются более надежными, чем RAPD-маркеры (Gupta M. et al., 1994).

ISSR-маркеры обладают высоким уровнем полиморфизма и могут использоваться для анализа относительно низкой генетической изменчивости популяций, поэтому они стали активно использоваться в качестве замены RAPD-маркеров. Однако в отличие от SSR-маркеров ISSR-маркеры являются доминантными, что означает, что их нельзя использовать для различения гетерозигот и создания детализированных генетических карт; кроме того, они менее воспроизводимы (Pradeep Reddy et al., 2002).

Выполненный при помощи ISSR-метода анализ образцов дикорастущей малины (*R. idaeus*) из 19 локаций

Черноморского побережья Турции, проведенный с использованием 15 ISSR-праймеров, показал, что данный метод эффективен для разработки специфичной системы идентификации генотипа (Cekic et al., 2018).

В 2009 г. В. В. Соболев и его коллеги провели исследование генотипов российских сортов малины: 15 ремонтантных (способных повторно цвести) и 12 неремонтантных, а также 5 образцов других видов рода *Rubus* (Sobolev et al., 2009). По итогам работы исследователи выдвинули гипотезу о том, что один из ISSR-маркеров, а именно K19 с (AC)8YA, может быть связан с генами, которые отвечают за признак ремонтантности (Sobolev et al., 2009).

В 2015 г. метод ISSR использовался для описания генетического разнообразия ежевики в Иране, включая прибрежный регион Каспийского моря. Исследовали 25 популяций *R. hyrcanus* Juz. из трех регионов страны и одну популяцию *R. discolor* Weihe & Nees. Анализ показал, что различия среди регионов составляют лишь 28,09% от общей вариации, а между популяциями внутри регионов – целых 66,03%. Авторы отмечают высокое генетическое разнообразие видов ежевики, особенно в центральном районе Ирана (Sedighi, Rahimmalek, 2015).

Примером выявления генетического разнообразия и оценки филогенетических связей в семействе методом ISSR является работа авторов из Турции (Sevindik et al., 2023). Для работы с семью генотипами груши (*Pyrus communis* L.) методами RAPD и ISSR они использовали в том числе последовательности хлоропластной ДНК (*trn*L intron и *trn*L-F). Результаты исследования выявили высокий уровень полиморфизма (78,94% в RAPD и 85,71% в ISSR), который подтвердил генетическое разнообразие внутри изученных генотипов и прояснил их филогенетическое положение относительно других видов семейства из родов *Alchemilla*, *Rosa*, *Sorbus*, *Malus*, *Prunus* и *Cotoneaster*. Данная работа подтвердила актуальность использование метода ISSR для таксономического анализа.

Полиморфизм конформации одноцепочечной ДНК (SSCP)

SSCP (Single-Strand Conformation Polymorphism) – полиморфизм конформации одноцепочечной ДНК. Принцип SSCP-анализа заключается в изменении формы однонитевой ДНК, когда происходит замена одного нуклеотида (возникает однонуклеотидный полиморфизм). Это изменение формы, в свою очередь, влияет на подвижность продукта ПЦР в полиакриламидном геле, что позволяет определять исходный генотип по результатам амплификации (Hayashi, Yandell, 1993).

В исследовании корейских ученых изучался сорт KCB (корейская культурная ежевика) для уточнения его происхождения от *Rubus coreanus* или *R. occidentalis*. По результатам SSCP-анализа трех межгенных спейсеров пластидной ДНК (atpB~rbcL, trnT~trnL и trnL~trnF) определили, что сорт KCB с большей вероятностью происходит от *R. occidentalis*, чем от *R. coreanus* (Eu et al., 2008).

В 2017 г. китайские ученые оптимизировали метод PCR-SSCP для анализа образцов боярышника (*Crataegus* spp.) из семейства Розовые (Sa, Na, 2017). Исследователи использовали модифицированную методику экстракции тотальной ДНК с помощью метода CTAB и протестировали восемь пар праймеров для проведения ПЦР. Из них пять пар (psbA-trnH, rpoB, rpoC1 для хлоропластной ДНК и один ITS2 для ядерной ДНК) оказались высокоэффективными для метода PCR-SSCP. Оптимизированные условия выполнения гель-электрофореза (6-процентный полиакриламидный гель, буфер 0.5×TBE, 200 V, 4°C в течение 3–4 часов в сочетании с денатурацией ПЦР-продуктов при 98°C в течение 15 минут с использованием буфера, содержащего 1% NaOH) позволили получить качественные SSCP-электрофореграммы. Данные модификации значительно упростили молекулярно-генетический анализ представителей рода *Crataegus*, что может стать основой для дальнейшего применения SSCP-маркеров.

Амплифицированная область с известной нуклеотидной последовательностью (SCAR)

SCAR (Sequence Characterized Amplified Region) – амплифицированная область с известной нуклеотидной последовательностью. Метод основан на использовании двух специфических праймеров, сконструированных на основе нуклеотидной последовательности, установленной в клонированном фрагменте RAPD, связанном с интересующим признаком. Специфические праймеры для амплификации к последовательности SCAR могут быть расположены в любом подходящем положении внутри или по бокам уникального ампликона RAPD и могут использоваться для идентификации генетического разнообразия в популяции. Из преимуществ: метод является быстрым, надежным, не чувствителен к условиям реакции и прост в проведении в любой лаборатории. Метод SCAR позволяет быстро разрабатывать маркеры, даже несмотря на то что они не являются высокополиморфными. Их можно использовать в качестве анализа аллель-специфических ассоциированных праймеров (ASAP) для обнаружения продукта, например для идентификации подвидов растений (Korekar et al., 2012). Маркеры SCAR действуют как доминантные, так и как кодоминантные.

В зависимости от уровня специфичности SCAR-маркеры применяются для определения аллелей генов, выявления определенных хромосом, построения генетических карт и обнаружения генетического материала конкретных видов. Так, SCAR-маркеры, разработанные на основе специфических RAPD-фрагментов *Rubus caesius* L. (ежевика сизая), позволили установить, что в коммерческих образцах ладанника *Cistus incanus* L. содержится от 0 до 2% примесей растительного материала ежевики (Marieschi et al., 2010). В рамках селективной программы канадской провинции Квебек с использованием SCAR-маркеров проведена идентификация разновидностей малины обыкновенной и малины фиолетовой (гибрид *Rubus idaeus* и *R. occidentalis*) (Parent, Page, 1998).

Метод SCAR (наряду с SNP) показал высокую практическую значимость для идентификации видов *R. coreanus*, *R. crataegifolius* и *R. chingii* в сырье Rubi Fructus (Yang et al., 2012). Rubi Fructus – это традиционное лекарственное сырье народной медицины Азии, представляющее собой незрелые плоды растений рода *Rubus*: в Корее это обычно *R. coreanus*, известный как Bokbunja (бокбунжа), а в Китае – *R. chingii*. Разработанные авторами SCAR-маркеры для последовательностей ядерной и хлоропластной ДНК позволили отличить каждый из трех вариантов происхождения плодов бокбунджы, а филогенетический анализ межгенных последовательностей trnL-F показал, что наиболее распространенными в Корее являются плоды *R. crataegifolius*.

Ретротранспозон-микросателлитные полиморфизмы (REMAP) и внутриретранспозонные полиморфизмы (IRAP)

REMAP (Retrotransposone Microsatellite Amplified Polymorphism) – амплификация между праймером, специфичным к LTR-ретротранспозону, и праймером ISSR.

IRAP (Inter-Retrotransposon Amplified Polymorphism) – полиморфизм амплифицированных последовательностей между ретротранспозонами.

Среди маркеров ДНК ретроэлементы и их производные являются повсеместными и широко распространенными в геномах растений. Полиморфизм, амплифицированный между ретротранспозонами (IRAP), и полиморфизм, амплифицированный между ретротранспозонами и микросателлитами (REMAP), успешно использовались в анализе оценки генома дикого ячменя *Hordeum spontaneum* K. Koch и генетического разнообразия спартины *Spartina maritima* (Curtis) Fernald (Kalendar et al., 2000; Yannic et al., 2004). Метод IRAP выполняется на основе ПЦР-амплификации фрагментов геномной ДНК, которые расположены между двумя сайтами вставки ретротранспозона, в то время как REMAP производится на основе амплификации фрагментов между сайтом вставки ретротранспозона и сайтом микросателлита. С помощью IRAP и REMAP изучают популяции (Santana et al., 2012), различают виды или генотипы и анализируют генетическое разнообразие (Chadha, Gopalakrishna, 2005). Хотя данные типы маркеров использовались для различных видов растений, на данный момент нет опубликованных работ, где такую методику применяли для характеристики представителей рода *Rubus*.

С помощью методов IRAP и REMAP иранским ученым удалось исследовать генетическое разнообразие 25 генотипов яблони из семейства Розовые (Shahreki et al., 2022). В работе использовались 14 праймеров IRAP и REMP. Анализ показал высокий уровень полиморфизма генетических локусов (в среднем 39,79%). Авторы отмечают, что последующий кластерный анализ позволил сгруппировать генотипы по географическому происхождению и морфологическим признакам и классифицировать районы произрастания яблони по количеству мобильных генетических элементов в геноме образцов.

Молекулярные методы с использованием маркеров на основе ПЦР и рестрикционного анализа Селективная амплификация продуктов рестрикции (AFLP)

AFLP (Amplified Fragment Length Polymorphism) – это молекулярно-генетический метод, который позволяет анализировать полиморфизм ДНК на уровне всего генома без необходимости предварительного знания его последовательности (Vos et al., 1995; Mueller, Wolfenbarger, 1999). Метод основан на амплификации фрагментов геномной ДНК, которые были предварительно расщеплены эндонуклеазами рестрикции (ферментами, разрезающими ДНК в определенных местах) и соединены с адаптерами, что делает AFLP особенно универсальным для исследования генетической изменчивости (Vos et al., 1995).

Метод AFLP включает несколько ключевых этапов: геномная ДНК расщепляется на фрагменты с помощью специфических эндонуклеаз рестрикции. Далее к концам полученных фрагментов присоединяются адаптеры – короткие синтетические последовательности. Затем определенные фрагменты амплифицируются методом ПЦР с использованием праймеров, комплементарных адаптерам и участкам около мест рестрикции. На заключительном этапе амплифицированные фрагменты разделяются по длине посредством гель-электрофореза или капиллярного электрофореза, что позволяет визуализировать полиморфизм (Vos et al., 1995; Mueller, Wolfenbarger, 1999).

Метод AFLP обладает высокой разрешающей способностью, которая позволяет анализировать многочисленные полиморфные участки по всему геному. Универсальность метода заключается в его применении к любым видам растений без необходимости предварительных данных о геномных последовательностях (Althoff et al., 2007).

Основным недостатком метода AFLP является сложность идентификации гомологичных маркеров (аллелей), что снижает его полезность для исследований, требующих точного определения аллельных состояний, например анализа гетерозиготности. Тем не менее, благодаря возможности быстрой генерации надежных маркеров с высоким разрешением, AFLP остается мощным инструментом для экологов и эволюционных биологов (Mueller, Wolfenbarger, 1999; Miyashita et al., 2015).

Метод AFLP наряду с SSR стал ключевым в исследовании, проведенном в районе Центральных Анд в Колумбии (Marulanda et al., 2007). В работе изучалась генетическая изменчивость диких и культивируемых видов рода *Rubus*. Авторы проанализировали 51 образец различных видов, включая *R. glaucus* Benth. (Андийская ежевика), *R. urticifolius* Poir. и *R. robustus* C. Presl. Результаты показали высокую степень полиморфизма (91,6% для AFLP), что указывает на значительное генетическое разнообразие среди популяций ежевики. В исследовании подчеркивается важность маркеров AFLP и SSR для выявления генетической изменчивости, поддержки усилий по сохранению и улучшению видов ежевики в коммерческих и селекционных целях (Marulanda et al., 2007).

В 2015 г. японские исследователи провели работу по оценке филогенетических взаимосвязей между дикими и культивируемыми видами ежевики, собранными в Японии (Miyashita et al., 2015). Для анализа использовали метод AFLP для 81 образца. В результате филогенетического анализа подроды *Anoplobatus*, *Eubatus*, *Idaeobatus* и *Malachobatus* были сгруппированы в отдельные кластеры. Особую значимость получили образцы *Rubus idaeus* var. *aculeatissimus* C.A. Mey, собранные в четырех регионах Хоккайдо, которые образовали отдельные кластеры в соответствии с географическим происхождением. Гибридные образцы, полученные от скрещивания *R. idaeus* и *R. idaeus* var. *aculeatissimus*, а также гибриды между малиной обыкновенной и *R. spectabilis* Pursh четко отличались от родительских форм, имея уникальную генетическую структуру. Результаты исследования продемонстрировали высокую эффективность AFLP-маркеров для оценки генетического разнообразия и изучения филогенетических связей у ежевики (Miyashita et al., 2015).

Расщепленные амплифицированные полиморфные последовательности (CAPS/dCAPS/dCAPS)

CAPS/dCAPS (Cleaved Amplified Polymorphic Sequences) – расщепленные амплифицированные полиморфные последовательности. Маркеры CAPS обнаруживают полиморфизмы, возникающие в сайтах рестрикции.

В случае dCAPS-маркеров сайты рестрикции создаются во время амплификации ПЦР путем введения сайта рестрикции в сайт SNP с использованием специфических праймеров. SNP также можно обнаружить с помощью аллель-специфичных праймеров для ПЦР, соответствующих месту расположения SNP (Ugozzoli, Wallace, 1991). CAPS-метод можно рассматривать как синтез методов ПЦР и RFLP. Его особенность заключается в том, что вместо амплификации всего генома проводится ПЦР-амплификация небольшого участка ДНК. К преимуществам этого метода можно отнести: кодоминантный тип наследования; простоту в использовании; высокую эффективность CAPS-маркеров в молекулярной селекции растений, независимо от семейства изучаемых объектов. Однако есть и некоторые недостатки: CAPS-маркеры менее полиморфны по сравнению с микросателлитными.

В процессе селекции особое внимание уделялось разработке маркеров гена *Bu* (*Bushy dwarf virus resistance gene*), который отвечает за устойчивость растений к вирусу кустистой карликовости малины (Raspberry bushy dwarf virus, RBDV). Этот опасный патоген наносит значительный экономический ущерб сельскому хозяйству. В 2012 г. Дж. Вард и его коллеги (Ward et al., 2012) применили метод сегрегационного масс-анализа с использованием RAPD-маркеров для поиска маркеров, специфичных для устойчивых генотипов. Ученые секвенировали фрагменты данных генотипов, таких как BC002-900, BC296-425 и BC615-600. На основе этих последовательностей были созданы CAPS-маркеры, из которых наибольшую связь с устойчивостью показал маркер BC615_553_Alu I. В дальнейшем последовательность этого маркера выровняли по референсному геному земляники, и один из генов-кандидатов оказался гомологичным по последовательности *N*-гена табака, который контролирует устойчивость к вирусу табачной мозаики. Авторами предложен внутригенный маркер raspN_gene_1202, который ассоциирован с устойчивостью к RBDV. Эффективность этого маркера (96,7% случаев) подтвердилась при анализе расширенной группы селективных сортов. Маркер выявили у устойчивых разновидностей, таких как Нутка, Хайда, Уилламетт, WSU 78117-1, Ньюбург, Коуичан, Чилкотин, Malling Promise и Latham. В то же время у поражаемых генотипов RBDV данный маркер обнаружен не был (Ward et al., 2012).

Методы ДНК-штрихкодирования

Концепция применения ДНК-штрихкодов для идентификации видов была впервые предложена П. Хебертом и др. в 2003 г. (Hebert et al., 2003a). ДНК-штрихкоды представляют собой стандартизированные последовательности ДНК, длиной от 400 до 800 пар оснований (п. о.), которые используются для идентификации/классификации группы организмов после амплификации, секвенирования и сравнения с референсной базой данных, содержащей соответствующие последовательности (Hebert et al., 2003b).

Рисунок 2 демонстрирует процесс идентификации видов растений с помощью ДНК-штрихкодирования. Этапы включают: сбор образцов, экстракцию ДНК, амплификацию с использованием полимеразной цепной реакции (ПЦР), секвенирование полученных фрагментов и анализ данных. Полученные результаты позволяют построить филогенетическое дерево для определения эволюционных связей между видами и провести идентификацию исследуемых образцов. Заключительным этапом является создание библиотеки ДНК-штрихкодов для дальнейшего использования в ботанических и экологических исследованиях (Janzen et al., 2009; De Vere et al., 2015).

ДНК-штрихкодирование стало чрезвычайно широко используемой технологией в идентификации видов на основе молекулярных маркеров благодаря своей стандартизации, минимизации и масштабируемости. Текущие методы, производные от ДНК-штрихкодов, включают однолокусное, многолокусное штрихкодирование, мини-штрихкодирование, супер-штрихкодирование и мета-штрихкодирование (Zhu et al., 2022). За последние два десятилетия были предложены основные стандартные однолокусные штрихкоды: ITS, ITS2, matK, rbcL, psbA–trnH, trnL–trnF, trnG–trnS, с помощью которых различают виды растений. В таблице 2 приведены некоторые вариабельные участки хлоропластной и ядерной ДНК, а также последовательности праймеров для их амплификации.

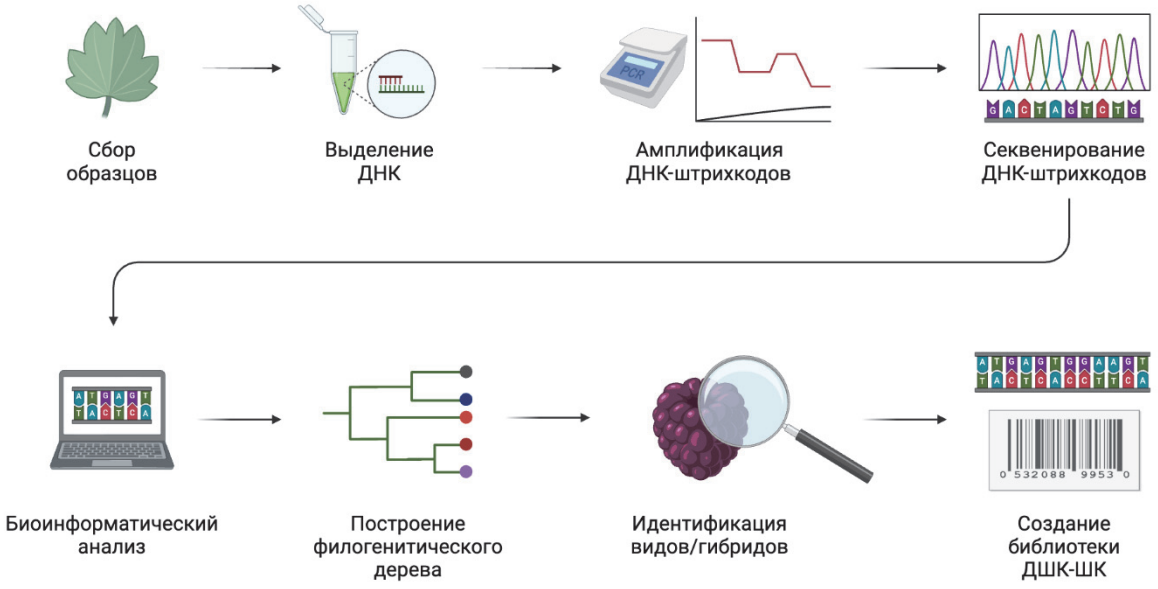


Рис. 2. Общая схема ДНК-штрихкодирования растений (рисунок создан на платформе BioRender)

Fig. 2. General DNA barcoding scheme for plants (the image was produced on the BioRender platform)

Таблица 2. Описание некоторых маркеров для ДНК-штрихкодирования растений

Table 2. Description of some markers for DNA barcoding in plants

Маркер	Полная расшифровка	Описание	Последовательности праймеров 5'–3'; длина ампликона, п. о.
ITS	Internal Transcribed Spacer (внутренний транскрибируемый спейсер)	Участок между рРНК-генами в ядерной ДНК. Высокая изменчивость делает его эффективным для видовой дифференциации (Kyndt et al., 2005)	**F:** TCCGTAGGTGAACCTGCGG **R:** TCCTCCGCTTATTGATATGC; **≈ 715 п. о.**
ITS2	Internal Transcribed Spacer 2 (второй внутренний транскрибируемый спейсер)	Второй внутренний спейсер, более короткий и консервативный, чем полный ITS. Обеспечивает высокую точность в различении близкородственных видов (Sochor et al., 2015)	
matK	Maturase K (матураза K)	Ген, кодирующий матуразу в хлоропластной ДНК. Демонстрирует высокую изменчивость среди видов (Li et al., 2016)	**F:** CGCCCAAGTGGACTTAGT **R:** TCTTTCAAGCATACGACGGA; **≈ 184 п. о.**
rbcL	Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit (ген большой субъединицы рибулозобисфосфаткарбоксилазы)	Ген, кодирующий большую субъединицу фермента рубиско в хлоропластной ДНК. Высокая консервативность (Uh, Jang, 2023)	**F:** ATGTCACCACAAACAGAAAC **R:** TCGCATGTACCTGCAGTAGC; **≈ 700 п. о.**
psbA-trnH	Photosystem II protein D1 (psbA) –Histidine transfer RNA (*trnH*) (белок фотосистемы II D1 – транспортная РНК гистидина)	Межгенный спейсер в хлоропластной ДНК между генами *psbA* и *trnH*. Обладает высокой изменчивостью (Wang M. et al., 2013)	**F:** TGTAAAACGACGGCCAGTGTTATGCAT GAACGTAATGCTC **R:** CAGGAAACAGCTATGACGCGCATGGTG GATTCACAATCC; **≈ 450 п. о.**
trnL- trnF	Leucine transfer RNA (*trnL*) – Phenylalanine transfer RNA (*trnF*) (транспортная РНК лейцина – транспортная РНК фенилаланина)	Межгенный спейсер в хлоропластной ДНК (между генами trnL и trnF) (Yang, Pak, 2006)	**F:** AGGGTTCAAGTCCCTCTATCCC **R:** GATTTGAACTGGTGACACGAGG; **≈ 450 п. о.**
trnG-trnS	Glycine transfer RNA (*trnG*) – Serine transfer RNA (*trnS*) (транспортная РНК глицина – транспортная РНК серина)	Межгенный спейсер в хлоропластной ДНК между генами *trnG* и *trnS*, используемый для штрихкодирования растений (Wang Y. et al., 2016)	**F:** GAACGAATCACACTTTTACCAC **R:** GCCGCTTTAGTCCACTCAGC **≈ 700 п. о.**

В ходе практического применения ДНК-штрихкодирования выяснилось, что одного штрихкода (ДНК-ШК) недостаточно для таксономического разделения всех видов растений. Это привело к необходимости использования многолокусных ДНК-ШК. Рабочая группа Консорциума по штрихкодированию живого мира (CBOL, Consortium for the Barcode of Life), созданная в 2004 г., предложила комбинацию из локусов генов *matK* и *rbcL* для повышения точности разделения видов растений (Techen et al., 2014).

Международный проект «Штрихкодирование жизни» направлен на стандартизацию и координацию исследований для создания глобальной базы ДНК-штрихкодов всех видов на планете. Основная цель программы – унификация подходов к идентификации видов через секвенирование определенных участков их геномов, что позволит создавать единый стандарт для классификации биологического разнообразия. Основные требования к эталонному участку ДНК-ШК: 1) **компактный размер**: длина выбранного участка должна составлять от 500 до

600–800 п. о.; 2) **стабильность внутри вида и различимость между видами**: последовательность нуклеотидов у особей одного вида должна быть одинаковой, в то время как между видами должны наблюдаться значительные различия; 3) **чтение в обоих направлениях**: для предотвращения ошибок последовательность должна быть прочитана с двух цепей ДНК; 4) **известность праймеров**: последовательности прямого и обратного праймеров должны быть определены; 5) **минимизация полиморфизма**: полиморфизм в последовательности, то есть различия между особями одного и того же вида не должны превышать 1% во избежание путаницы в идентификации (Matveeva et al., 2011).

Метод ДНК-штрихкодирования оказался достаточно востребованным, что привело к разработке модификаций, которые адаптировали его для разных задач. Мини-штрихкодирование позволяет определять виды на основе сильно деградированной ДНК, например из готовых пищевых продуктов. Этот метод эффективен в ситуациях, когда стандартные методы ДНК-штрихкодирования не могут быть применены из-за особенностей материала. Длина анализируемого фрагмента обычно составляет 100–300 п. о. (Gao et al., 2019). Мета-штрихкодирование эффективно для анализа смесей, содержащих различные виды, позволяя одновременно идентифицировать их по коротким фрагментам ДНК (De Boer et al., 2015). Этот метод особенно полезен для экологических исследований, пищевых продуктов и изучения сложных биоценозов, где присутствуют смешанные сообщества. Супер- или ультра-штрихкодирование, основанное на секвенировании генома хлоропластов растений, применяется для изучения родственных связей между видами (Kane, Cronk, 2008). При этом секвенируется и собирается полный геном органеллы, который, в отличие от ядерного генома, обладает меньшими размерами, большей межвидовой дивергенцией и меньшей внутривидовой изменчивостью.

Видовая идентификация ежевики с помощью штрихкодирования используется для точной диагностики в случаях, когда фенотипическая дифференциация невозможна. По данным онлайн-платформы для хранения и анализа данных ДНК-штрихкодирования Boldsystems (Barcode of Life Data Systems), существует 382 записи о растениях рода *Rubus*, включая ежевику вязолистную (*R. ulmifolius* Schott) с 38 записями, аллегейскую (*R. allegheniensis* Porter) – 22 записи, ежевику сизую (*R. caesius*) – 21 запись и *R. argutus* Link – 3 записи (https://boldsystems.org/).

ДНК-штрихкодирование находит широкое практическое применение в различных областях, включая контроль качества пищевых продуктов, идентификацию видов, борьбу с фальсификацией, а также мониторинг биоразнообразия и защиту редких или исчезающих видов. Так, в 2018 г. китайские ученые провели исследование, посвященное проблеме аутентичности продуктов из ягод, которые нередко фальсифицируются и имеют состав, несоответствующий указанному. Для решения этой проблемы и разработки надежного метода идентификации как известных, так и неизвестных видов фруктов была использована технология ДНК-штрихкодирования на основе секвенирования по Сэнгеру. Чтобы уменьшить влияние условий обработки на извлечение ДНК, применялись мини-штрихкоды для гена *rbcL* и ITS, а также средний штрихкод для участка psbA-trnH. Разработанный метод позволил выявлять целевые виды в концентрациях от 1% до 10% в составе смешанных фруктовых соков (Wu et al., 2018).

Анализ однонуклеотидных полиморфизмов (SNP)

Однонуклеотидные полиморфизмы (SNP) – это изменения одного нуклеотида в ДНК, служащие маркерами для идентификации видов, гибридов и внутривидовой изменчивости (Gupta P. et al., 2001; Batley, Edwards, 2007). Замены нуклеотидов могут быть наследуемыми и влиять на различные биологические характеристики, включая устойчивость растений к стрессам (Jehan, Lakhanpaul, 2006). Благодаря высокой частоте SNP в геноме они позволяют детально анализировать генетическое разнообразие и структуры популяций даже в сложных гибридных комплексах (Gupta P. et al., 2001).

Для анализа однонуклеотидных полиморфизмов применяются два основных метода: генотипирование по типу GBS (Genotyping By Sequencing) и секвенирование с малым покрытием (Low-Coverage Sequencing) (табл. 3).

GBS сочетает в себе обработку ДНК эндонуклеазами рестрикции и секвенирование, позволяя выявлять тысячи однонуклеотидных полиморфизмов в разных геномах одновременно (Elshire et al., 2011). Метод GBS не требует эталонного генома для обнаружения SNP, объединяя в себе процесс выявления маркеров и генотипирование (Poland, Rife, 2012).

GBS включает несколько ключевых этапов: извлечение ДНК и ее гидролиз эндонуклеазами рестрикции, присоединение адаптеров к фрагментам ДНК, амплификацию, создание библиотеки, секвенирование методами NGS, а также биоинформатическую обработку для выявления SNP и оценки генетического разнообразия (рис. 3) (He et al., 2014).

Таблица 3. Сравнение методов GBS и секвенирования с малым покрытием

Table 3. Comparison between the genotyping-by-sequencing (GBS) and low-coverage sequencing methods

Характеристика	GBS	Секвенирование с малым покрытием
Принцип работы	Рестрикция ДНК, выборка фрагментов	Секвенирование всего генома с малой глубиной
Покрытие генома	Частичное	Широкое, но с низкой глубиной покрытия
Точность	Зависит от выбранных фрагментов	Меньшая точность для редких вариантов
Экономичность	Дешевле, не требует знания генома	Дороже GBS, но дешевле полногеномного секвенирования
Применение	Применяется для популяционных исследований	Используется для обнаружения редких SNP

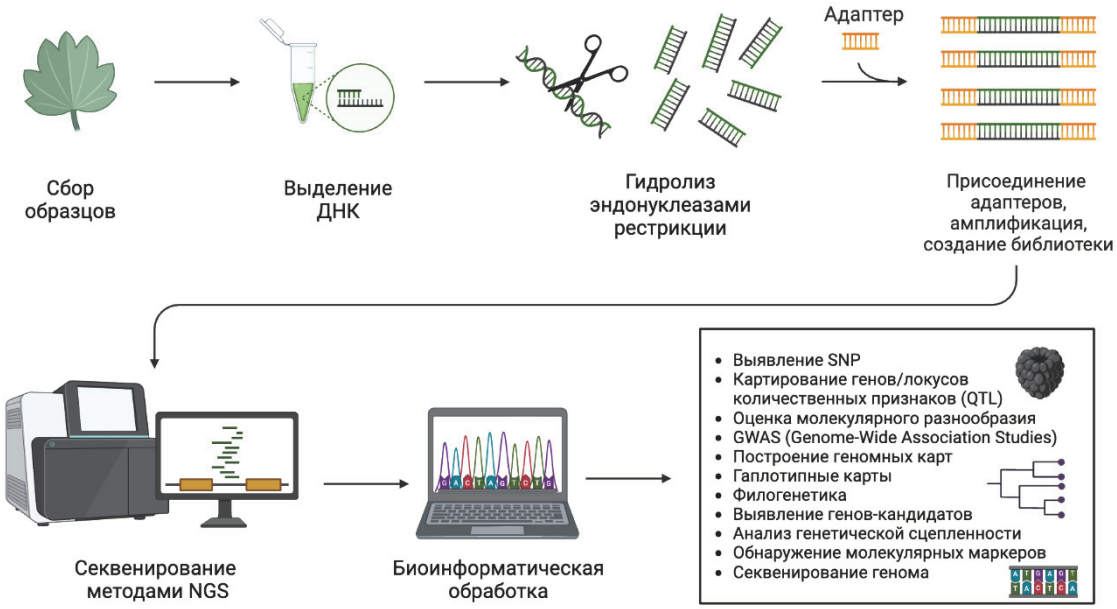


Рис. 3. Последовательность этапов процесса генотипирования GBS (рисунок создан на платформе BioRender)

Fig. 3. Steps in the genotyping-by-sequencing (GBS) process (the image was produced on the BioRender platform)

Метод GBS стал популярным благодаря своей относительной дешевизне для исследований связи генотипа с фенотипом (так как требуется меньшее покрытие генома и используются специфичные маркеры) и простоте в использовании (Peterson et al., 2014; Tripodi, 2023). Хотя этот метод экономичен, он часто приводит к большому количеству пропущенных данных и требует сложного биоинформатического анализа. GBS наиболее часто используется для изучения геномов культурных растений в рамках селекционных программ, однако его эффективность может значительно варьировать в зависимости от организма и его уровня плоидности (Poland, Rife, 2012; Peterson et al., 2014).

Несмотря на многообещающий потенциал, метод GBS пока не получил широкого распространения для анализа генетического разнообразия растений – в первую очередь, ввиду высокой стоимости метода для решения задач, связанных с таксономией и скринингом гибридов, поскольку требуется более полное покрытие генома и точный анализ больших объемов данных для сравнения близкородственных видов и форм (Peterson et al., 2014). В настоящее время разработаны усовершенствованные протоколы для увеличения охвата генома и предложены новые биоинформационные конвейеры для выявления SNP и генотипирования, а также методы расчета недостающих данных (Tripodi, 2023). Большинство существующих подходов GBS разработаны на основе модельных растений, геномы которых уже секвенированы, тогда как анализ генетического разнообразия чаще применяется к немодельным видам (Frenzke et al., 2024). Несмотря на то что GBS концептуально прост, его практическое применение требует наличия у исследователей как молекулярно-биологических, так и биоинформатических навыков.

Секвенирование с малым покрытием – это подход, при котором геном каждого образца секвенируется с относительно низкой глубиной (количеством прочтений на каждую базу ДНК). Этот метод позволяет получить достаточно данных для выявления SNP при меньших затратах, чем при полногеномном секвенировании с высоким покрытием (Lou et al., 2021).

Секвенирование с малым покрытием имеет ряд преимуществ и недостатков. Среди его преимуществ – экономичность (в сравнении с полногеномным секвенированием), что делает его подходящим для изучения больших популяций (Buerkle, Gompert, 2013). Кроме того, метод обеспечивает широкое покрытие генома, позволяя выявлять редкие SNP и генетические вариации. Недостатками метода являются меньшая точность, связанная с низкой глубиной покрытия, что может привести к ошибкам в выявлении SNP, особенно редких аллелей, а также необходимость в анализе большого количества образцов для получения статистически значимых результатов.

В основном GBS и секвенирование с малым покрытием используются как в селекционных программах, так и для анализа генетического разнообразия популяций растений. Так, в 2018 г. корейские ученые провели исследование, направленное на анализ генетического разнообразия мутантных генотипов рода *Rubus*, созданных с помощью гамма-облучения. В работе использовались SNP-маркеры, полученные методом генотипирования по типу GBS. Были секвенированы 14 генотипов, включая мутантные линии сорта ‘Boysenberry’ (гибрид малины, ежевики и логановой ягоды; сорт назван по фамилии фермера Рудольфа Бойзена) и ежевики, с применением Illumina Hiseq2000. В результате выявлено 19 634 SNP, из которых 11 328 были гомозиготными, а 8306 – гетерозиготными. Для филогенетического анализа использовались 1504 SNP, что позволило обнаружить различия между генотипами по их происхождению (Ryu et al., 2018).

В 2024 г. Чжоу Цзывэй и коллеги провели исследование, направленное на оценку генетического разнообразия и структуры популяций малины китайской (*R. chingii* Hu) в провинциях Цзянси и Фуцзянь (Zhou et al., 2024). Для анализа использовались маркеры однонуклеотидных полиморфизмов (SNP), полученные с помощью метода Hyper-seq. В результате выявили 130 3850 SNP

и 433 159 вставок/делеций (InDels). Низкие значения наблюдаемой гетерозиготности, нуклеотидного разнообразия (Pi) и фиксированных индексов (Fis) указывают на низкое генетическое разнообразие внутри популяций. Анализ молекулярной вариации (AMOVA) показал, что 37,4% изменений было связано с различиями между популяциями, а 62,6% – с вариациями внутри образцов.

Таким образом, SNP-анализ предоставляет обширные возможности для идентификации гибридных форм *Rubus* и изучения генетической изменчивости. Однако, несмотря на свои преимущества, этот метод нечасто используется в таксономическом анализе растительных популяций. Это связано с тем, что объем данных, получаемых в ходе анализа, может быть избыточным для описания видового разнообразия отдельных растений или популяций, а обработка требует квалифицированных навыков в биоинформатике, что увеличивает затраты и сложность исследования. Кроме того, как GBS, так и секвенирование с малым покрытием остаются финансово затратными методами, что ограничивает их перспективность в таксономическом анализе на уровне видового разнообразия и гибридизации.

Полногеномное секвенирование представителей рода *Rubus*

Несомненно, важным аспектом для выполнения работ по таксономическому анализу является наличие баз данных, содержащих информацию о генетических последовательностях, в том числе полногеномных.

Наличие информации о последовательностях генома растения позволяет существенно упростить и систематизировать работу. Впервые в роде *Rubus* был секвенирован геном малины черной (*R. occidentalis*) в 2016 г. (VanBuren et al., 2016). Размер генома составил 243 Мб, при этом было предсказано 28 005 генов, кодирующих белки. Также идентифицированы 290 генных копий, ассоциированных с метаболизмом сахара, развития плодов и биосинтезом антоцианов. Этот геном долгое время служил безальтернативным справочным материалом для плодовых культур семейства Розовые и рода *Rubus* (малины, ежевики и их гибридов) (VanBuren et al., 2016). Геном малины обыкновенной (*R. idaeus*) был прочитан в 2019 г. Собранный *de novo* геном с полнотой 95,3% с аннотацией 35 566 генов, кодирующих белки, стал ценным источником информации для селекционеров (Wight et al., 2019). Позднее геном малины обыкновенной сорта 'Anitra' уточнили посредством секвенирования с длинными прочтениями PacBio и высокопроизводительной геномной и эпигеномной технологии захвата конформации хроматина (Hi-C) (Davik et al., 2022). Референсный геном китайской малины (*R. chingii*) опубликован в 2021 г. (Wang L. et al., 2021). Предсказано 33 130 генов, кодирующих белки, 89,28% из которых функционально аннотированы. Данная сборка генома предоставила важную информацию, включая пути биосинтеза гидролизуемых танинов, которые играют значительную роль в медицинской и пищевой ценности растения. Свой вклад в геномику рода *Rubus* внесло исследование с применением перспективного метода генотипирования Hyper-seq на китайской малине (*R. chingii*) в 2024 г. (Zhou et al., 2024).

Метод генотипирования Hyper-seq – это новая, эффективная и экономически выгодная технология, разработанная для подготовки библиотек ДНК и генотипирования в Хайнаньском университете (Zou, Xia, 2022). Технология Hyper-seq сочетает в себе PCR-амплификацию для построения библиотеки и гель-электрофорез для предварительной оценки качества библиотеки. При этом она позволяет сократить время и затраты на подготовку библиотек по сравнению с традиционным полногеномным секвенированием.

Первый опубликованный геном ежевики представили в 2023 г. Секвенирование проводили с использованием Oxford Nanopore Technology (ONT) и Hi–C. Выполнена сборка генома тетраплоидной ежевики без шипов селекции BL1 (*Rubus* L. subgenus *Rubus* Watson), которая охватила более 92% длины генома. Всего было предсказано 87 968 генов, кодирующих белки, из которых 82% функционально аннотированы: выявлены гены-кандидаты, ассоциированные с отсутствием шипов, включая MYB16, транспортеры лизина и гистидина, PDR1, Caffeoyl-CoA, белок-переносчик липидов 1, DRN, бета-кетоацилредуктазу и гомоцистеин-S-метилтрансферазу 3 (Paudel et al., 2025). В том же году аннотировали сборку генома диплоидной ежевики сорта 'Hillquist' (*R. argutus*). Сборка производилась с использованием длинных прочтений PacBio. Было предсказано в общей сложности 38 503 гена, кодирующих белок, из которых 72% функционально аннотированы (Brůna et al., 2023). Для диких ежевик и прочих представителей рода *Rubus* работ, описывающих геном, опубликовано не было.

Заключение

Молекулярно-генетические методы для идентификации видов ежевики используются редко, в основном из-за ее невысокой хозяйственной значимости в большинстве регионов. В обзоре приводятся не только филогенетические исследования ежевики, но и исследования других видов рода *Rubus*, семейства Rosaceae (Розовые).

В литературе наблюдается рост интереса к изучению таксономического разнообразия ежевик в разных регионах планеты. Вероятно, данная тенденция связана с увеличением доступности современных методов молекулярно-генетического анализа, которые могут обходиться без использования больших баз данных. В первую очередь, это методы, основанные на выявлении SNP (GBS). Популярность GBS объясняется малой проработкой ежевики и других представителей рода *Rubus* как объектов таксономического анализа. GBS, как и другие методы, основанные на секвенировании геномных последовательностей, – один из наиболее удобных и в настоящее время доступных инструментов для филогенетического анализа растений. Хотя секвенирование геномов эффективно для филогенетического анализа, его высокая стоимость делает ДНК-штрихкодирование более доступной альтернативой. Данные методы, в отличие от других ДНК-маркеров, дают объективную текстовую информацию, которую можно использовать при биоинформатическом анализе для выявления степени родства между образцами и построения филогенетических связей.

В рамках исследования филогенетического разнообразия ежевики на территории Черноморского побережья Кавказа наиболее актуальным представляется использование методов, основанных на ДНК-штрихкодировании. Для этого нужно использовать как ядерные, так и хлоропластные маркеры. Также одним из перспективных методов для филогенетического анализа гибридов ежевики может стать использование методов NGS в сочетании с таргетированием при помощи ПЦР подходящих генетических маркеров. Это могут быть как последовательности, содержащие отдельные SNP, так и маркеры, имею-

щие множество копий в геноме, например ITS1/ITS2. Данный подход называется мета-штрихкодированием, которое находит широкое применение для характеристики сообществ микроорганизмов. Такой вариант описан как способ определения таксономической принадлежности растений в сложных смесях, как, например, при анализе сборной травяной пыльцы (Omelchenko et al., 2022). Однако в контексте определения гибридов растений мета-штрихкодирование не применялось. Применение этого метода для образцов ежевики, собранных на Черноморском побережье России, может позволить идентифицировать генетический вклад родительских видов в гибридах и расширить возможности по их классификации на основе характерных последовательностей, связанных с каждым из родителей.

References / Литература

Adams K.L., Wendel J.F. Polyploidy and genome evolution in plants. *Current Opinion in Plant Biology*. 2005;8(2):135-141. DOI: 10.1016/j.pbi.2005.01.001

Althoff D.M., Gitzendanner M.A., Segraves K.A. The utility of amplified fragment length polymorphisms in phylogenetics: a comparison of homology within and between genomes. *Systematic Biology*. 2007;56(3):477-484. DOI: 10.1080/10635150701427077

Atienzar F.A., Jha A.N. The random amplified polymorphic DNA (RAPD) assay and related techniques applied to genotoxicity and carcinogenesis studies: a critical review. *Mutation Research*. 2006;613(2-3):76-102. DOI: 10.1016/j.mrrev.2006.06.001

Batley J., Edwards D. SNP applications in plants. In: N.C. Oraguzie, E.H.A. Rikkerink, S.E. Gardiner, H.N. De Silva (eds). *Association Mapping in Plants*. New York, NY: Springer; 2007. p.95-102. DOI: 10.1007/978-0-387-36011-9_6

Boecklen W.J. Topology of syngameons. *Ecology and Evolution*. 2017;7(24):10486-10491. DOI: 10.1002/ece3.3507

BOLDSYSTEMS. BOLDv5: Identifying species through DNA barcodes: [website]. Available from: https://boldsystems.org/ [accessed Sept. 24, 2024].

Brůna T., Aryal R., Dudchenko O., Sargent D.J., Mead D., Buti M., et al. A chromosome-length genome assembly and annotation of blackberry (*Rubus argutus*, cv. “Hillquist”). *G3 (Bethesda)*. 2023;13(2):jkac289. DOI: 10.1093/g3journal/jkac289

Buerkle C.A., Gompert Z. Population genomics based on low coverage sequencing: how low should we go? *Molecular Ecology*. 2013;22(11):3028-3035. DOI: 10.1111/mec.12105

Cekic C., Calis O., Ozturk E.S. Genetic diversity of wild raspberry genotypes (*Rubus idaeus* L.) in North Anatolia based on ISSR markers. *Applied Ecology and Environmental Research*. 2018;16(5):6835-6843. DOI: 10.15666/aeer/1605_68356843

Chadha S., Gopalakrishna T. Retrotransposon-microsatellite amplified polymorphism (REMAP) markers for genetic diversity assessment of the rice blast pathogen (*Magnaporthe grisea*). *Genome*. 2005;48(5):943-945. DOI: 10.1139/g05-045

Davik J., Røen D., Lysøe E., Buti M., Rossman S., Alsheikh M., et al. A chromosome-level genome sequence assembly of the red raspberry (*Rubus idaeus* L.). *PLoS One*. 2022;17(3):e0265096. DOI: 10.1371/journal.pone.0265096

De Boer H.J., Ichim M.C., Newmaster S.G. DNA barcoding and pharmacovigilance of herbal medicines. *Drug Safety*. 2015;38(7):611-620. DOI: 10.1007/s40264-015-0306-8

De Vere N., Rich T.C.G., Trinder S.A., Long C. DNA barcoding for plants. In: J. Batley (ed.). *Plant Genotyping. Methods in Molecular Biology. Vol. 1235*. New York, NY: Humana Press; 2015. p.101-118. DOI: 10.1007/978-1-4939-1966-6_8

Dou Z., Chen C., Fu X. Digestive property and bioactivity of blackberry polysaccharides with different molecular weights. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2019;67(45):12428-12440. DOI: 10.1021/acs.jafc.9b03505

Elshire R.J., Glaubitz J.C., Sun Q., Poland J.A., Kawamoto K., Buckler E.S. et al. A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS One*. 2011;6(5):e19379. DOI: 10.1371/journal.pone.0019379

Eu G.S., Chung B.Y., Bandopadhyay R., Yoo N.H., Choi D.G., Yun S.J. Phylogenic relationships of *Rubus* species revealed by randomly amplified polymorphic DNA markers. *Journal of Crop Science and Biotechnology*. 2008;11(1):39-44.

FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Food and Agriculture Data: [website]. Available from: https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL [accessed Sept. 24, 2024].

Feliner G.N., Álvarez I., Fuertes-Aguilar J., Heuertz M., Marques I., Moharrek F. et al. Is homoploid hybrid speciation that rare? An empiricist’s view. *Heredity (Edinburgh)*. 2017;118(6):513-516. DOI: 10.1038/hdy.2017.7

Focke W.O. Species Ruborum. Monographiae generis Rubi prodromus. Pars II. In: Chr. Luerssen (ed.). *Bibliotheca Botanica*. *Vol. 72(I–II).* Stuttgart: E. Schweizerbart’sche Verlagsbuchhandlung; 1911. p.121-223. [in Latin and German] DOI: 10.5962/bhl.title.15533

Foster T.M., Bassil N.V., Dossett M., Worthington M.L., Graham J. Genetic and genomic resources for *Rubus* breeding: a roadmap for the future. *Horticulture Research*. 2019;6(1):116. DOI: 10.1038/s41438-019-0199-2

Frenzke L., Röckel F., Wenke T., Schwander F., Grützmann K., Naumann J. et al. Genotyping-by-sequencing-based high-resolution mapping reveals a single candidate gene for the grapevine veraison locus Ver1. *Plant Physiology*. 2024;196(1):244-260. DOI: 10.1093/plphys/kiae272

Gao Z., Liu Y., Wang X., Wei X., Han J. DNA mini-barcoding: a derived barcoding method for herbal molecular identification. *Frontiers in Plant Science*. 2019;10:987. DOI: 10.3389/fpls.2019.00987

Graham J., Smith K., Woodhead M., Russell J. Development and use of simple sequence repeat SSR markers in *Rubus* species. *Molecular Ecology Notes*. 2002;2(3):250-252. DOI: 10.1046/j.1471-8286.2002.00203.x

Graham J., Squire G.R., Marshall B., Harrison R.E. Spatially dependent genetic diversity within and between colonies of wild raspberry *Rubus idaeus* detected using RAPD markers. *Molecular Ecology*. 1997;6(11):1001-1008. DOI: 10.1046/j.1365-294X.1997.00272.x

Gupta M., Chyi Y.S., Romero-Severson J., Owen J.L. Amplification of DNA markers from evolutionarily diverse genomes using single primers of simple-sequence repeats. *Theoretical and Applied Genetics*. 1994;89(7-8):998-1006. DOI: 10.1007/BF00224530

Gupta P.K., Roy J.K., Prasad M. Single nucleotide polymorphisms: a new paradigm for molecular marker technology and DNA polymorphism detection with emphasis on their use in plants. *Current Science*. 2001;81(4):524-535.

Hayashi K., Yandell D.W. How sensitive is PCR-SSCP? *Human Mutation*. 1993;2(5):338-346. DOI: 10.1002/humu.1380020503

He J., Zhao X., Laroche A., Lu Z.H., Liu H., Li Z. Genotyping-by-sequencing (GBS), an ultimate marker-assisted selection (MAS) tool to accelerate plant breed-

ing. *Frontiers in Plant Science*. 2014;5:484. DOI: 10.3389/fpls.2014.00484

Hebert P.D.N., Cywinska A., Ball S.L., deWaard J.R. Biological identifications through DNA barcodes. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 2003a;270(1512):313-321. DOI: 10.1098/rspb.2002.2218

Hebert P.D.N., Ratnasingham S., deWaard J.R. Barcoding animal life: cytochrome c oxidase subunit 1 divergences among closely related species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 2003b;270 Suppl 1):S96-S99. DOI: 10.1098/rsbl.2003.0025

Hollingsworth P.M., Li D.Z., van der Bank M., Twyford A.D. Telling plant species apart with DNA: from barcodes to genomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*. 2016;371(1702):20150338. DOI: 10.1098/rstb.2015.0338

Huang T.R., Chen J.H., Hummer K.E., Alice L.A., Wang W.H., He Y. et al. Phylogeny of *Rubus* (Rosaceae): integrating molecular and morphological evidence into an infrageneric revision. *Taxon*. 2023;72(2):278-306. DOI: 10.1002/tax.12885

Hummer K.E. *Rubus* diversity. *HortScience*. 1996;31(2):182-183. DOI: 10.21273/HORTSCI.31.2.182

Janzen D.H., Hallwachs W., Blandin P., Burns J.M., Cadiou J.M., Chacon I. et al. Integration of DNA barcoding into an ongoing inventory of complex tropical biodiversity. *Molecular Ecology Resources*. 2009;9 Suppl s1:1-26. DOI: 10.1111/j.1755-0998.2009.02628.x

Jehan T., Lakhanpaul S. Single nucleotide polymorphism (SNP) – methods and applications in plant genetics: a review. *Indian Journal of Biotechnology*. 2006;5:435-459.

Juzepczuk S.V. Raspberries and blackberries – *Rubus* L. (Malina i yezhevika – *Rubus* L.) In: V.L. Komarov (ed.). *Flora USSR. Vol. 10*. Moscow; Leningrad; 1941. p.5-58. [in Russian] (Юзепчук С.В. Малина и ежевика – *Rubus* L. В кн.: *Флора СССР. Т. 10* / под ред. В.Л. Комарова. Москва; Ленинград; 1941. С.5-58).

Kagan D.I., Shestibratov K.A., Lebedev V.G., Azarova A.B., Filippov M.S., Besov S.A. et al. Certification of raspberry and blackberry cultivars, and studying their phylogenetic relationships with the RAPD analysis (Pasportizatsiya sortov maliny i yezheviki i izucheniye ikh filogeneticheskikh vzaimootnosheniy metodom RAPD-analiza). In: *Biotechnological Methods in Conservation of Biodiversity and Plant Breeding. Proceeding of the International Scientific Conference; Minsk, 18–20 August, 2014*. Minsk: The Central Botanical Gardens; 2014. p.101-104. [in Russian] (Каган Д.И., Шестибратов К.А., Лебедев В.Г., Азарова А.Б., Филиппов М.С., Бесов С.А. и др. Паспортизация сортов малины и ежевики и изучение их филогенетических взаимоотношений методом RAPD-анализа. В кн.: *Биотехнологические приемы в сохранении биоразнообразия и селекции растений: материалы международной научной конференции; Минск, 18–20 августа 2014 г.* Минск: Центральный ботанический сад; 2014. С.101-104). URL: http://hbc.bas-net.by/hbcinfo/books/Conf2014_Minsk_CBG_biochim.pdf [дата обращения: 14.08.2024].

Kalendar R., Tanskanen J., Immonen S., Nevo E., Schulman A.H. Genome evolution of wild barley (*Hordeum spontaneum*) by BARE-1 retrotransposon dynamics in response to sharp microclimatic divergence. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2000;97(12):6603-6607. DOI: 10.1073/pnas.110587497

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

Kane N.C., Cronk Q. Botany without borders: barcoding in focus. *Molecular Ecology*. 2008;17(24):5175-5176. DOI: 10.1111/j.1365-294X.2008.03972.x

Khlestkina E.K. Molecular markers in genetic studies and breeding. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2013;17(4/2):1044-1054. [in Russian] (Хлесткина Е.К. Молекулярные маркеры в генетических исследованиях и в селекции. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2013;17(4/2):1044-1054).

Kimura T., Nishitani C., Iketani H., Ban Y., Yamamoto T. Development of microsatellite markers in rose. *Molecular Ecology Notes*. 2006;6(3):810-812. DOI: 10.1111/j.1471-8286.2006.01352.x

Kolakovsky A.A. Flora of Abkhazia: in four volumes. Vol. III (Flora Abkhazii: v chetyrekh tomakh. T. III). Tbilisi: Metsniereba; 1985. [in Russian] (Колаковский А.А. Флора Абхазии: в четырех томах. Т. III. Тбилиси: Мецниереба; 1985).

Korekar G., Sharma R.K., Kumar R., Meenu, Bisht N.C., Srivastava R.B., et al. Identification and validation of sex-linked SCAR markers in dioecious *Hippophae rhamnoides* L. (Elaeagnaceae). *Biotechnology Letters*. 2012;34(5):973-978. DOI: 10.1007/s10529-012-0852-4

Krassovskaja L.S. Rubus – *Rubus* L. In: N.N. Tzvelev (ed.). *Flora of Eastern Europe*. *Vol. X* (*Flora Europae Orientalis. T. X*). St. Petersburg; 2001. p.362-393. [in Russian] (Красовская Л.С. Рубус – *Rubus* L. В кн.: *Флора Восточной Европы. Т. X.* / под ред. Н.Н. Цвелева. Санкт-Петербург; 2001. С.362-393).

Kyndt T., Van Droogenbroeck B., Romeijn-Peeters E., Romero-Motochi J.P., Scheldeman X., Goetghebeur P. et al. Molecular phylogeny and evolution of Caricaceae based on rDNA internal transcribed spacers and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2005;37(2):442-459. DOI: 10.1016/j.ympev.2005.06.017

Lee J., Dossett M., Finn C.E. *Rubus* fruit phenolic research: the good, the bad, and the confusing. *Food Chemistry*. 2012;130(4):785-796. DOI: 10.1016/j.foodchem.2011.08.022

Li Y., Tong Y., Xing F. DNA barcoding evaluation and its taxonomic implications in the recently evolved genus *Oberonia* Lindl. (Orchidaceae) in China. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:1791. DOI: 10.3389/fpls.2016.01791

Lou R.N., Jacobs A., Wilder A.P., Therkildsen N.O. A beginner's guide to low-coverage whole genome sequencing for population genomics. *Molecular Ecology*. 2021;30(23):5966-5993. DOI: 10.1111/mec.16077

Marieschi M., Torelli A., Poli F., Bianchi A., Bruni R. Quality control of commercial Mediterranean oregano: development of SCAR markers for the detection of the adulterants *Cistus incanus* L., *Rubus caesius* L. and *Rhus coriaria* L. *Food Control*. 2010;21(7):998-1003. DOI: 10.1016/j.foodcont.2009.12.018

Martini S., D'Addario C., Colacevich A., Focardi S., Borghini F., Santucci A. et al. Antimicrobial activity against *Helicobacter pylori* strains and antioxidant properties of blackberry leaves (*Rubus ulmifolius*) and isolated compounds. *International Journal of Antimicrobial Agents*. 2009;34(1):50-59. DOI: 10.1016/j.ijantimicag.2009.01.010

Marulanda M.L., López A.M., Aguilar S.B. Genetic diversity of wild and cultivated *Rubus* species in Colombia using AFLP and SSR markers. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*. 2007;7(3):242-252. DOI: 10.12702/1984-7033.v07n03a03

Matveeva T.V., Pavlova O.A., Bogomaz D.I., Lutova L.A., Demkovich A.E. Molecular markers for plant species identification and phylogenetics. *Ecological Genetics*. 2011;9(1):32-43. [in Russian] (Матвеева Т.В., Павлова О.А., Богомаз Д.И., Демкович Л.А., Лутова А.Е. Молекулярные маркеры для видоидентификации и филогенетики растений. *Экологическая генетика*. 2011;9(1):32-43).

Meier J.I., Marques D.A., Mwaiko S., Wagner C.E., Excoffier L., Seehausen O. Ancient hybridization fuels rapid cichlid fish adaptive radiations. *Nature Communications*. 2017;8(1):14363. DOI: 10.1038/ncomms14363

Miyashita T., Kunitake H., Yotsukura N., Hoshino Y. Assessment of genetic relationships among cultivated and wild *Rubus* accessions using AFLP markers. *Scientia Horticulturae*. 2015;193:165-173. DOI: 10.1016/j.scienta.2015.07.004

Mondini L., Noorani A., Pagnotta M.A. Assessing plant genetic diversity by molecular tools. *Diversity*. 2009;1(1):19-35. DOI: 10.3390/d1010019

Mueller U.G., Wolfenbarger L.L. AFLP genotyping and fingerprinting. *Trends in Ecology and Evolution*. 1999;14(10):389-394. DOI: 10.1016/S0169-5347(99)01659-6

Omelchenko D.O., Krinitsina A.A., Kasianov A.S., Speranskaya A.S., Chesnokova O.V., Polevova S.V. et al. Assessment of ITS1, ITS2, 5′-ETS, and trnL-F DNA barcodes for metabarcoding of Poaceae pollen. *Diversity*. 2022;14(3):191. DOI: 10.3390/d14030191

Parent J.G., Pagé D. Identification of raspberry cultivars by sequence characterized amplified region DNA analysis. *HortScience*. 1998;33(1):140-142.

Paudel D., Parrish S.B., Peng Z., Parajuli S., Deng Z. A chromosome-scale and haplotype-resolved genome assembly of tetraploid blackberry (*Rubus* L. subgenus *Rubus* Watson). *Horticulture Research*. [preprint] 2025. DOI: 10.1093/hr/uhaf052

Peterson G.W., Dong Y., Horbach C., Fu Y.B. Genotyping-by-sequencing for plant genetic diversity analysis: a lab guide for SNP genotyping. *Diversity*. 2014;6(4):665-680. DOI: 10.3390/d6040665

Poland J.A., Rife T.W. Genotyping-by-sequencing for plant breeding and genetics. *The Plant Genome*. 2012;5(3):92-102. DOI: 10.3835/plantgenome2012.05.0005

Pradeep Reddy M., Sarla N., Siddiq E.A. Inter simple sequence repeat (ISSR) polymorphism and its application in plant breeding. *Euphytica*. 2002;128(1):9-17. DOI: 10.1023/A:1020691618797

Ryu J., Kim W.J., Im J., Kim S.H., Lee K.S., Jo H.J. et al. Genotyping-by-sequencing based single nucleotide polymorphisms enabled Kompetitive Allele Specific PCR marker development in mutant *Rubus* genotypes. *Electronic Journal of Biotechnology*. 2018;35:57-62. DOI: 10.1016/j.ejbt.2018.08.001

Sa Y., Na D. Optimization of PCR-SSCP reaction system and reaction conditions in *Crataegus* spp. *Agricultural Science and Technology*. 2017;18(3):398-401.

Santana M.F., de Araújo E.F., de Souza J.T., Mizubuti E.S.G., de Queiroz M.V. Development of molecular markers based on retrotransposons for the analysis of genetic variability in *Moniliophthora perniciosa*. *European Journal of Plant Pathology*. 2012;134(3):497-507. DOI: 10.1007/s10658-012-0031-4

Sedighi E., Rahimmalek M. Evaluation of genetic diversity of *Rubus hyrcanus* using Inter Simple Sequence Repeat (ISSR) and morphological markers. *Biologia*. 2015;70(3):339-348. DOI: 10.1515/biolog-2015-0039

Sevindik E., Okan K., Sevindik M., Ercisli S. Genetic diversity and phylogenetic analyses of *Juglans regia* L. (Juglandaceae) populations using RAPD, ISSR markers and nrDNA ITS regions. *Erwerbs-Obstbau.* 2023;65(2):311-320. DOI: 10.1007/s10341-023-00834-7

Shahreki M., Mahdinezhad N., Fakheri B., Fahmideh L., Aran M. Evaluation of genetic diversity of Sistan native apple genotypes using IRAP and REMP markers. *Pomology Research*. 2022;7(1):19-28. DOI: 10.30466/rip.2021.53285.1155

Simla M., Ptak A., Kula A., Orzeł A. Assessment of genetic variability among raspberry accessions using molecular markers. *Acta Scientiarum Polonorum Hortorum Cultus*. 2018;17(5):61-72. DOI: 10.24326/asphc.2018.5.6

Sobolev V.V., Soboleva A.G., Andreeva G.N., Karlov G.I. Evaluation of interspecific and intervarietal polymorphism in raspberries and marking of the everbearing trait using ISSR-PCR analysis (Otsenka mezhvidovogo i mezhsortovogo polimorfizma maliny i markirovaniye priznaka remontantnosti s ispolzovaniyem ISSR-PTsR-analiza). *Izvestiya of Timiryazev Agricultural Academy*. 2009;(2):103-109. [in Russian] (Соболев В.В., Соболева А.Г., Андреева Г.Н., Карлов Г.И. Оценка межвидового и межсортового полиморфизма малины и маркирование признака ремонтантности с использованием ISSR-ПЦР-анализа. *Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии*. 2009;(2):103-109).

Sochor M., Vašut R.J., Sharbel T.F., Trávníček B. How just a few makes a lot: Speciation via reticulation and apomixis on example of European brambles (*Rubus* subgen. *Rubus*, Rosaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2015;89:13-27. DOI: 10.1016/j.ympev.2015.04.007

Stafne E.T., Clark J.R., Pelto M.C., Lindstrom J.T. Discrimination of *Rubus* cultivars using RAPD markers and pedigree analysis. *Acta Horticulturae*. 2003;626:119-124. DOI: 10.17660/ActaHortic.2003.626.16

Tautz D., Renz M. Simple sequences are ubiquitous repetitive components of eukaryotic genomes. *Nucleic Acids Research*. 1984;12(10):4127-4138. DOI: 10.1093/nar/12.10.4127

Techen N., Parveen I., Pan Z., Khan I.A. DNA barcoding of medicinal plant material for identification. *Current Opinion in Biotechnology*. 2014;25:103-110. DOI: 10.1016/j.copbio.2013.09.010

Tripodi P. The evolution of molecular genotyping in plant breeding. *Agronomy*. 2023;13(10):2569. DOI: 10.3390/agronomy13102569

Ugozzoli L., Wallace R.B. Allele-specific polymerase chain reaction. *Methods*. 1991;2(1):42-48. DOI: 10.1016/S1046-2023(05)80124-0

Uh Y.R., Jang C.S. Establishment of real-time polymerase chain reaction-based molecular markers to distinguish between *Rubus coreanus* and *Rubus occidentalis*. *Journal of Agricultural, Life and Environmental Sciences*. 2023;35(1):14-25. DOI: 10.22698/JALES.20230002

VanBuren R., Bryant D., Bushakra J.M., Vining K.J., Edger P.P., Rowley E.R. et al. The genome of black raspberry (*Rubus occidentalis*). *The Plant Journal*. 2016;87(6):535-547. DOI: 10.1111/tpj.13215

Vos P., Hogers R., Bleeker M., Reijans M., van de Lee T., Hornes M. et al. AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Research*. 1995;23(21):4407-4414. DOI: 10.1093/nar/23.21.4407

Wang L., Lei T., Han G., Yue J., Zhang X., Yang Q. et al. The chromosome-scale reference genome of *Rubus chingii* Hu pro-

vides insight into the biosynthetic pathway of hydrolyzable tannins. *The Plant Journal*. 2021;107(5):1466-1477. DOI: 10.1111/tpj.15394

Wang M., Zhao H.X., Wang L., Wang T., Yang R.W., Wang X.L. et al. Potential use of DNA barcoding for the identification of *Salvia* based on cpDNA and nrDNA sequences. *Gene*. 2013;528(2):206-215. DOI: 10.1016/j.gene.2013.07.009

Wang Y., Chen Q., Chen T., Tang H., Liu L., Wang X. Phylogenetic insights into Chinese Rubus (Rosaceae) from multiple chloroplast and nuclear DNAs. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:968. DOI: 10.3389/fpls.2016.00968

Ward J.A., Boone W.E., Moore P.P., Weber C.A. Developing molecular markers for marker-assisted selection for resistance to raspberry bushy dwarf virus (RBDV) in red raspberry. *Acta Horticulturae*. 2012;946:61-66. DOI: 10.17660/ActaHortic.2012.946.6

Weber C.A. Genetic diversity in black raspberry detected by RAPD markers. *HortScience.* 2003;38(2):269-272.

Wight H., Zhou J., Li M., Hannenhalli S., Mount S., Liu Z. Draft genome assembly and annotation of red raspberry *Rubus idaeus*. *BioRxiv.* [preprint] 2019. DOI: 10.1101/546135

Williams J.G., Kubelik A.R., Livak K.J., Rafalski J.A., Tingey S.V. DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research*. 1990;18(22):6531-6535. DOI: 10.1093/nar/18.22.6531

Wu Y., Li M., Yang Y., Jiang L., Liu M., Wang B. et al. Authentication of small berry fruit in fruit products by DNA barcoding method. *Journal of Food Science*. 2018;83(6):1494-1504. DOI: 10.1111/1750-3841.14177

Yang J.Y., Jang S.Y., Kim H.K., Park S.J. Development of a molecular marker to discriminate Korean *Rubus* species medicinal plants based on the nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer and chloroplast trnL-F intergenic region sequences. *Journal of the Korean Society for Applied Biological Chemistry*. 2012;55(2):281-289. DOI: 10.1007/s13765-012-1044-6

Yang J.Y., Pak J.H. Phylogeny of Korean *Rubus* (Rosaceae) based on ITS (nrDNA) and trnL/F intergenic region (cpDNA). *Journal of Plant Biology*. 2006;49(1):44-54. DOI: 10.1007/BF03030787

Yannic G., Baumel A., Ainouche M. Uniformity of the nuclear and chloroplast genomes of *Spartina maritima* (Poaceae), a salt-marsh species in decline along the Western European Coast. *Heredity (Edinburgh)*. 2004;93(2):182-188. DOI: 10.1038/sj.hdy.6800491

Zernov A.S. Illustrated flora of the south of the Russian Black Sea region (Illyustrirovannaya flora yuga Rossiyskogo Prichernomorya). Moscow: KMK; 2013. [in Russian] (Зернов А.С. Иллюстрированная флора юга Российского Причерноморья. Москва: КМК; 2013).

Zhou Z., Liu F., Xu Y., Hu W. Genetic diversity analysis and core germplasm construction of *Rubus chingii* Hu. *Plants*. 2024;13(5):618. DOI: 10.3390/plants13050618

Zhu S., Liu Q., Qiu S., Dai J., Gao X. DNA barcoding: an efficient technology to authenticate plant species of traditional Chinese medicine and recent advances. *Chinese Medicine*. 2022;17(1):112. DOI: 10.1186/s13020-022-00655-y

Zou M., Xia Z. Hyper-seq: A novel, effective, and flexible marker-assisted selection and genotyping approach. *Innovation*. 2022;3(4):100254. DOI: 10.1016/j.xinn.2022.100254

Информация об авторах

Игорь Юрьевич Журавлев, младший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, zhuravlev.iy@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0009-0005-5967-5664

Михаил Тимофеевич Меньков, младший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, menkov.mt@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0009-0005-7915-441X

Елена Николаева Маркова, младший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, markova.en@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0000-0002-9454-6594

Надежда Александровна Добаркина, лаборант-исследователь, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, dobarkina.na@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0009-0009-4283-519X

Анастасия Ярославовна Евлаш, младший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, evlash.ay@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0000-0003-0246-8929

Лилия Юрьевна Шипилина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, l.shipilina@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-7590-3173

Алексей Сергеевич Розанов, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Научно-технологический университет «Сириус», Научный центр генетики и наук о жизни, 354340 Россия, Краснодарский край, федеральная территория «Сириус», пгт. Сириус, Олимпийский пр., 1, rozanov.as@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0000-0003-1715-6530

Information about the authors

Igor Yu. Zhuravlev, Associate Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, zhuravlev.iy@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0009-0005-5967-5664

Mikhail T. Menkov, Associate Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, menkov.mt@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0009-0005-7915-441X

Elena N. Markova, Associate Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, markova.en@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0000-0002-9454-6594

Nadezhda A. Dobarkina, Research Laboratory Assistant, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, dobarkina.na@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0009-0009-4283-519X

Anastasia Ya. Evlash, Associate Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, evlash.ay@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0000-0003-0246-8929

Lilija Yu. Shipilina, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, l.shipilina@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0001-7590-3173

Aleksey S. Rozanov, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, Sirius University of Science and Technology, Research Center of Genetics and Life Sciences, 1 Olimpiysky Ave., Sirius Settlem., Sirius Federal Territory, Krasnodar Territory 354340, Russia, rozanov.as@talantiuspeh.ru, https://orcid.org/0000-0003-1715-6530

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

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

Статья поступила в редакцию 15.10.2024; одобрена после рецензирования 03.12.2024; принята к публикации 03.12.2024.
The article was submitted on 15.10.2024; approved after reviewing on 03.12.2024; accepted for publication on 03.12.2024.

ОБЗОРЫ

Обзорная статья
УДК: 575.164;633.521;633.854
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-242-256

Ген *f3'5'h (d)* розовой окраски цветка льна – представитель семейства CYP75 класса генов CYP450: от функции класса до функции гена

А. А. Слободкина, А. В. Павлов, Е. А. Пороховинова

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

Автор, ответственный за переписку: Анастасия Александровна Слободкина, a.slobodkina@vir.nw.ru

В публикации охарактеризованы флавоноиды – пигменты растений, их роль, классификация, биосинтез. Основное внимание уделено ферментам класса цитохром P450, которые помимо участия в биосинтезе флавоноидов играют большую роль во множестве других процессов, таких как биосинтез полимеров, метаболизм гормонов, защита от неблагоприятных факторов. Представлены различные сведения о гене *F3'5'H*, кодирующем флавоноид-3',5'-гидроксилазу, освещаются ключевые достижения и основные проблемы его изучения. Говорится о роли данного гена в биосинтезе антоцианов, показана принадлежность его продукта к семейству ферментов CYP75 клана CYP71 цитохромов P450, показаны активные центры фермента.

Лен обычно имеет голубой венчик и дельфинидин в качестве основного пигмента его окраски. В данной публикации охарактеризован ген *d* (*f3'5'h*), в рецессивном состоянии обуславливающий розовую окраску цветка и пеларгонидин в качестве основного пигмента. Показано, что F3'5'H льна относится к ферментам CYP75, но в отличие от большинства других принадлежит к подсемейству CYP75B. Показана возможность множественного аллелизма *F3'5'H*, приводящего к разным фенотипам, что подтверждает уже известный на формально-генетическом уровне множественный аллелизм гена *d* у льна. На данный момент лен – единственный вид, у которого проявление F3'5'H-активности шло в ущерб F3'H – возможно, потому что лен филогенетически далек от других древних культурных растений и эволюция этого гена связана с селекцией на желтосемянность.

Ключевые слова: *Linum usitatissimum* L., флавоноиды, биосинтез антоцианов, декоративный лен, *flavonoid 3',5'-hydroxylase* (*F3'5'H*), цитохром P450, CYP75

Благодарности: работа выполнена в рамках государственного задания ВИР согласно тематическому плану НИР (№ FGEM-2025-0008 «Разработка подходов ускоренной селекции для улучшения хозяйственно ценных признаков декоративных и ягодных культур»).
Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Слободкина А.А., Павлов А.В., Пороховинова Е.А. Ген *f3'5'h (d)* розовой окраски цветка льна – представитель семейства CYP75 класса генов CYP450: от функции класса до функции гена. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2025;186(1):242-256. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-242-256

SURVEYS

Review article
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-242-256

The *f3'5'h (d)* gene for pink coloring of flax flowers is a member of the CYP75 family within the CYP450 gene class: from class function to gene function

Anastasia A. Slobodkina, Andrey V. Pavlov, Elizaveta A. Porokhovinova

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

Corresponding author: Anastasia A. Slobodkina, a.slobodkina@vir.nw.ru

The publication characterizes flavonoids – plant pigments, their role, classification, and biosynthesis. Attention is mainly paid to the enzymes of the cytochrome P450 class, which, in addition to their participation in flavonoid biosynthesis, play a major role in many other processes, such as polymer biosynthesis, hormone metabolism, and defense against unfavorable factors. Various information about the *flavonoid 3',5'-hydroxylase (F3'5'H)* gene is presented, highlighting key advances and major problems in its study. The role of this gene in anthocyanin biosynthesis is discussed, its product is shown to belong to the CYP75 enzyme family from the CYP71 clan of cytochromes P450, and the active centers of the enzyme are displayed.
Flax usually has a blue corolla, and delphinidin as the main pigment in its coloration. In this publication, we characterized the *d* gene (*f3'5'h*), which in recessive condition causes pink flower coloration and pelargonidin as the main pigment. It was shown that F3'5'H in flax belongs to CYP75 enzymes, but unlike most others is attributed to the CYP75B subfamily rather than CYP75A. The possibility of multiple allelism of *F3'5'H* leading to different phenotypes was demonstrated, which confirms the multiple allelism of the *d* gene in flax, already known at the formal genetic level. At present, flax is the only species wherein the emergence of F3'5'H activity went to the detriment of F3'H, probably because flax is phylogenetically distant from other ancient cultivated plants and its evolution is associated with selection for yellow seed color.

Keywords: *Linum usitatissimum* L., flavonoids, anthocyanin biosynthesis, ornamental flax, *flavonoid 3',5'-hydroxylase* (*F3'5'H*), cytochrome P450, CYP75

Acknowledgments: the work was carried out within the framework of the state task assigned to VIR according to the theme plan of research (No. FGEM-2025-0008 "Development of accelerated breeding approaches to the improvement of valuable agronomic characters in ornamental and berry crops").
The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Slobodkina A.A., Pavlov A.V., Porokhovinova E.A. The *f3'5'h (d)* gene for pink coloring of flax flowers is a member of the CYP75 family within the CYP450 gene class: from class function to gene function. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(1):242-256. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-1-242-256

Введение

Linum usitatissimum L. – ценная прядильная и масличная культура, выращиваемая на всех континентах Земли, за исключением Антарктиды. Среди прядильных растений лен-долгунец занимает третье место в мире по площади возделывания после хлопчатника и джута, а лен масличный – десятое среди масличных после сои, рапса, арахиса, масличной пальмы, подсолнечника, кунжута, кокоса и оливы (https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL). В настоящее время интерес к культуре льна стремительно растет, и в связи с этим во многих странах непрерывно расширяются площади посева данной культуры. Общемировая площадь посевов льна-долгунца составляет 0,26 млн га, а льна масличного – 4,5 млн га (https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL). Лен масличный за 10 лет – с 2013 по 2022 г. – удвоил свои общемировые площади, тогда как лен-долгунец практически не изменил их. Несмотря на то что среди культур, производящих волокно, лен-долгунец является наиболее ценным видом, площади под ним в России катастрофически уменьшились – с 46 тыс. га в 2013 г. до 33 тыс. га в 2022 г. (https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL).

У *L. usitatissimum* выделяют пять подвидов (Elladi, 1940): евроазиатский (*eurasiaticum* Vav. et Ell.), индо-абиссинский (*indo-abyssinicum* Vav. et Ell.), средиземноморский (*mediterraneum* Vav. et Ell.), индостанский (*hindustanicum* Ell.) и промежуточный (*transitorium* Ell.). Большинство из них имеют голубую окраску венчика, в отличие от диких видов *L. bienne* Mill., *L. angustifolium* Huds., *L. crepitans* Boenn., в норме имеющих светло-сиреневую окраску. Розовая окраска цветка у культурного льна, всегда связанная с оранжевым цветом пыльников и желтым оттенком семян, была описана у всех подвидов, кроме средиземноморского. По результатам наших исследований, она может быть почти белой, белой с розовым оттенком, светло-розовой, розовой и темно-розовой. Значительную роль в проявлении окраски лепестков играют жилки, которые обычно голубовато-розовые, но бывают фиолетово-розовыми, темно-красно-фиолетовыми, розово-фиолетовыми и просто розовыми. Окраска семян у розовоцветкового льна может варьировать от светло-желтой до темно-коричневой и даже черной. Также встречаются пятнистые семена (Porokhovinova, 2002).

Розовая окраска обусловлена различными аллелями гена *pf1* (*pink flower 1*) – *pf1*, *pf-ad*, *pf-d*, впервые описанного Т. Таммес как ген *d*. Большинство розовоцветковых форм имеет желтые семена, цвет которых обуславливается взаимодействием гена *pf-ad* и ослабителя окраски семян *yspf1* (*yellow seeds after pink flower*). Селекционеры проявляют к этому фенотипу повышенный интерес, так как из желтых семян получается более вкусное и светлое масло (Porokhovinova et al., 2018). Только у одного гена – *pf-d* (по классификации Т. Таммес – *d*) известна нуклеотидная последовательность и биохимическая функция его продукта – флавоноид-3',5'-гидроксилаза (Sudarshan et al., 2017), но не ясна генетическая основа серии множественных аллелей по нему.

Мировая коллекции ВИР – самый ценный источник биологического разнообразия льна. На ее основе в ВИР создается генетическая коллекция, которая на март 2024 г. насчитывает 576 линий, из которых 30 имеют розовую окраску венчика, большинство выделены из селекционных образцов России, Франции, Нидерландов, Украины и Аргентины. В основном это межеумки (21), а также долгунцы (5) и кудряши (4) (Porokhovinova, 2019).

Лен на данный момент не имеет широкого распространения как декоративная культура, но в генетической коллекции ВИР содержится большое разнообразие линий льна, которые имеют потенциал для декоративного цветоводства (Rakhmangulov, Tikhonova, 2021; Rakhmangulov et al., 2022; Rakhmangulov, 2022). Лен максимально адаптивен к условиям России и может не только возделываться в полевых условиях, но также способен произрастать вблизи загазованных магистралей (Berková et al., 2022).

В Госреестре РФ представлены 43 сорта масличного льна, из них четыре – 'ВНИИМК630', 'Еруслан', 'Лучезарный' и 'Светлячок' – имеют светло-розовую, почти белую окраску венчика (https://gossortrf.ru), однако созданные для производства семян, они быстро проходят стадию цветения и не являются декоративными.

В настоящее время возрастает интерес к созданию желтосемянных сортов льна, так как они более остальных пригодны для хлебопечения – в желтых семенах содержится больше слизи, за счет которой тесто поднимается при выпекании. Также желтосемянность связана и с повышенным содержанием арабиноксиланов, применяемых в пищевой промышленности (Porokhovinova et al., 2019; Minevich, 2022).

Создание розовоцветкового льна двойного использования – декоративного и пищевого – это возможное новое направление в селекции льна.

В связи с этим *цель данного обзора* – обобщение сведений о формировании окраски растений, систематизация имеющихся данных о молекулярно-генетических процессах, определяющих розовую окраску цветка и желтую – семян, а также описание механизмов, лежащих в основе формирования плейотропного действия гена *pf1 (d)*. Для этого необходимо определить путь биосинтеза дельфинидина, дающего голубую окраску венчика льна, выявить ген, мутация в котором приводит к образованию пеларгонидина вместо дельфинидина и розовой окраске цветка. Также нужно охарактеризовать продукт этого гена – фермент, семейство и клан, к которым он относится, так как каждой из перечисленных групп свойственны определенные консервативные участки, участвующие в 3D-сборке фермента с целью его прикрепления к конкретной мембране. Следует прояснить его взаимодействие с другими ферментами, обеспечение связывания с субстратом (флавоноидом) и проведение непосредственно реакции гидроксилирования.

Растение – сложный организм, у которого многие функции взаимосвязаны, и поиск перекрывающихся путей биосинтеза может дать выход на контроль синтеза других веществ – вторичных метаболитов фенольной природы.

Флавоноиды – пигменты растений

Важную роль в защите живых организмов от избыточного ультрафиолетового излучения играют пигменты. У растений это хлорофиллы, флавоноиды, каротиноиды и меланины. Флавоноиды представляют разнородную группу вторичных растительных метаболитов фенольной природы. Путь биосинтеза флавоноидов приводит к образованию основных групп соединений: халконов, флавонов, изофлавонов, флаванонов, флавонолов, флаван-3-олов, антоцианов и проантоцианидинов. Флавоноиды – О-гетероциклические соединения, их структурную основу составляет трициклическая молекула флавона, которая состоит из двух бензольных колец,

обозначаемых А и В, соединенных С3-фрагментом, который вместе с кислородным атомом образует пироновое кольцо. Связующий С3-фрагмент определяет класс, к которому принадлежит тот или иной флавоноид. Антоцианидины имеют гидроксильную группу в положении С3, флавоны – оксигруппу в С4, а флавонолы – гидроксильную группу в С3 и оксигруппу в С4 (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1)[1].

Флавоноиды внутри каждого класса различают по числу и положению заместителей, обычно ОН-групп, в А и В кольцах, которые дополнительно могут быть метилированы или гликозилированы. У большинства флавоноидов кольцо А имеет ОН-группы либо в положении С7, либо – С5 и С7. Эти группы редко метилируются. Кольцо В практически всегда гидроксилировано в положении С4 и обычно также в С3 и С5, в последних двух случаях ОН-группы часто метилированы (рис. 1) (Britton, 1986). Всего известно свыше 9000 флавоноидов (Williams, Grayer, 2004). Внутри классов антоцианов и флавонолов пигменты различаются наличием заместителей в положениях С3' и С5'. Всего известно более 300 отдельных флавонов и флавонолов и около 22 антоцианидинов (Britton, 1986). Ж. Дюбуа с коллегами (Dubois, Harborne, 1975; Dubois et al., 1979) установили, что лепестки льна содержат из антоцианидинов производные дельфинидина, цианидина, пеларгонидина; флавонолы представлены производными кемферола и мирицетина, а флавоны – изоориентином, витексином, изовитексином, вицетином-1 и вицетином-2, причем вне зависимости от антоциановой окраски. Те же флавоны присутствуют и в листьях, плюс, дополнительно, ориентин, люцетин-1 и люцетин-2. Метоксилированные антоцианины у льна не синтезируются (Porokhovinova, 2019).

олетового излучения, экстремальных температур, засухи и других факторов абиотического стресса, а при биотическом стрессе – в защите от патогенных микроорганизмов и травоядных животных. Флавоноидные соединения играют ведущую роль в привлечении симбиотических организмов в ризосфере. Флавоноиды участвуют в росте и развитии растений (Pourcel et al., 2007).

Флавоноидные пигменты окрашивают растительные ткани в различные цвета: желтый, розовый, красный, синий, фиолетовый и коричневый, а также видимый только в ультрафиолете цвет. Придавая яркую окраску цветкам, плодам и семенам, в том числе в ультрафиолетовом диапазоне, они привлекают насекомых, птиц и других животных и тем самым способствуют опылению и распространению растений. Значительная доля флавоноидных соединений бесцветна в видимом спектре (Pourcel et al., 2007). Пыльца многих растений имеет желтый цвет благодаря большому количеству флавоноидов. Показано, что у кукурузы в отсутствии этих соединений понижается фертильность пыльцы. Некоторые флавоноиды (кверцетин, апигенин, кемпферол) подавляют полярный транспорт ауксина и таким образом могут влиять на его распределение в растении (Sharova, 2016).

Фенольные компоненты важны не только для растений. Растительная пища, богатая определенными флавоноидами, является источником соединений, полезных для здоровья человека и домашних животных.

Антиоксидантные функции флавоноидов остаются слабоизученными. Наиболее обоснована антиоксидантная активность флаванолов и флавонолов. Лучшим среди них считается кверцетин, который присутствует в растениях в форме рутина (кверцетин-3-рутинозида). Главный его источник в диете человека – лук, также его

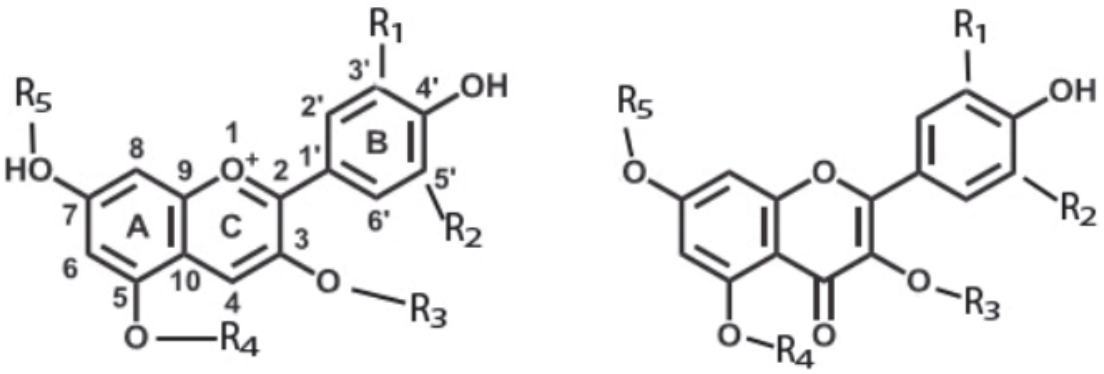


Рис. 1. Расположение заместителей в молекулах антоцианидинов (А) и флавонолов (В).
А: R1 = R2 = H – пеларгонидин, R1 = OH, R2 = H – цианидин, R1 = R2 = OH – дельфинидин.
В: R1 = R2 = H – кемпферол, R1 = OH, R2 = H – кверцетин, R1 = R2 = OH – мирицетин. R3, R4, R5 гликозидные остатки, чаще глюкозы, рамнозы и галактозы (по: Porokhovinova, 2019)

Fig. 1. Location of substituents in the molecules of anthocyanidins (A) and flavonols (B).
A: R1 = R2 = H – pelargonidin, R1 = OH, R2 = H – cyanidin, R1 = R2 = OH – delphinidin.
B: R1 = R2 = H – kaempferol, R1 = OH, R2 = H – quercetin, R1 = R2 = OH – myricetin. R3, R4 and R5 are glycoside residues, more often glucose, rhamnose, and galactose (according to Porokhovinova, 2019)

Биологические функции и механизмы действия флавоноидов разнообразны. В процессе эволюции они сначала играли роль сигнальных молекул, а затем стали участвовать в таких процессах, как защита от ультрафи-

[1] Приложение 1 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 1. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256

много в кожуре яблока, во многих ягодах, в том числе в винограде. Доказано действие рутина на укрепление стенок капилляров, что препятствует кровоизлиянию. Поэтому рутин и другие флавоноиды с доказанной терапевтической активностью часто называют витамином Р. Несколько меньшей активностью обладает кемпферол, которого много в цикории, луке-порее, брокколи, чае. Хорошо известна антиоксидантная активность катехинов,

которых очень много в чае. Флавононов (гесперидин, нарингин) очень много в цитрусовых, а флавонов (апигенин, лютеолин) – в петрушке. Лидерами по антоцианам являются черная смородина и черника. Изофлавон генистеин, которого много у бобовых и в особенности у сои, является фитоэстрогеном. Флавоноиды также обладают противовоспалительным и антибактериальным действием, ускоряют липидный обмен (Sharova, 2016).

Биосинтез флавоноидов

Флавоноидный путь биосинтеза образует сложную сеть, которая приводит к образованию отдельных групп флавоноидов, включающих антоцианидин, проантоцианидин, флобафеновые пигменты, флавонолы, флавоны и изофлавоны (Winkel et al., 2008). Шаги биосинтеза флавоноидов (рис. 2) неплохо изучены (Holton, Cornish, 1995; Winkel, 2008). Халконсинтаза катализирует конденсацию малонил-CoA и р-кумароил-CoA до тетрагидроксихалкона. Халконизомераза катализирует стереоспецифическую изомеризацию желто-окрашенного тетрагидроксихалкона в неокрашенный нарингенин, который флавон-3-гидроксилазой превращается в дигидрокемферол. Дигидрокемферол гидроксилируется флавоноид-3'-гидроксилазой с образованием дигидрокверцетина или флавоноид-3',5'-гидроксилазой до дигидромирицетина; этот же фермент может превращать дигидрокверцетин в дигидромирицетин. Дигидрофлавонолы превращаются в флаван-3,4-цисдиолы (лейкоантоцианидины) дигидрофлавонол-4-редуктазой. Далее осуществляется окисление, дегидратация и гликозидация лейкоантоцианидинов с образованием антоцианидин-3-гликозидов. Затем они модифицируются гликозидацией, метилированием и ацетилированием (Holton, Cornish, 1995).

Синтезируясь в цитозоле, антоцианидины транспортируются в вакуоли клетки. На данный момент остается окончательно неизвестно, как антоцианидины попадают в вакуоль – используя везикулы или напрямую из цитозоля. Возможно, верны обе гипотезы (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2)[2] (Kitamura, 2008).

Активация биосинтеза флавоноидов контролируется комплексом транскрипционных факторов MBW (MYB, bHLH и WD40), которые связывается с промоторами генов – ферментов биосинтеза флавоноидов (Strygina, Khlestkina, 2017). Флавоноидный путь находится под жестким контролем генов развития и многочисленных условий окружающей среды, из которых наиболее изученными являются свет и гормоны. Цвет растительных тканей зависит не только от структуры самих соединений и pH среды, но и от окружающих условий растения, так как при стрессе (биотическом и абиотическом) концентрация данных пигментов возрастает (Britton, 1986; Pourcel et al., 2007).

Часто окраска антоцианов модифицируется взаимодействием с ионами металлов и копигментацией с флавонами. В вакуолях формируется надмолекулярный самособирающийся комплекс – металлоантоцианин, состоящий из антоцианов, флавонов и ионов металлов в соотношении 6 : 6 : 2. Этот комплекс часто имеет собственное название: так, у *Commelina communis* L. это коммелин, придающий венчику голубой цвет (Yoshida et al., 2009).

[2] Приложение 2 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 2. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256

Ферменты биосинтеза флавоноидов относятся к разным классам. Одним из наиболее изученных считается класс цитохромов CYP450. К нему относятся *F3'H* и *F3'5'H*. В данной работе мы остановимся на рассмотрении гена *F3'5'H*.

Ферменты класса цитохром P450 (CYP450) у растений

Продукт гена *F3'5'H* относится к классу белков цитохромов P450 (CYP450). Эти белки поглощают свет с длиной волны 450 нм (Xu et al., 2015).

Цитохромы P450 – гемотиолатные концевые монооксигеназы, переносящие один атом молекулярного кислорода по связям X–H, где X может означать -C, -N или -S субстрата с сопутствующим восстановлением оставшегося атома кислорода до воды. Активация O_2, опосредованная CYP450 с участием NADPH, приводит к образованию кетонов, спиртов, альдегидов, эпоксидов и карбоновых кислот по схеме: $RH + O_2 + NAD(P)H + H^+ \rightarrow ROH + H_2O + NAD(P)^+$ (Minerdi et al., 2023).

Предполагается, что ферменты – цитохромы P450 – служат местами зарождения метаболонов, временных полибелковых комплексов, состоящих из различных ферментов, которые обеспечивают связывание с субстратом. Они отличаются от мультиферментных комплексов тем, что являются временными, а не постоянными и поэтому имеют значительно более низкие константы диссоциации. CYP75B1 может служить мембранным якорем для флавоноидного метаболона, но он не является критическим для их мембранной ассоциации (Bak et al., 2011).

CYP450 – это древние белки, распространенные во всех царствах организмов. Описано около 11 500 белков системы CYP у бактерий и архей, у которых эти белки находятся в цитоплазме; в эволюционном смысле это наиболее древняя форма цитохрома P450. У эукариотических организмов P450 являются мембранными белками. У человека система цитохрома P450 участвует в окислении многочисленных соединений, как эндогенных, так и экзогенных. Ферменты этой группы играют важную роль в обмене стероидов, желчных кислот, ненасыщенных жирных кислот, фенольных метаболитов, а также в нейтрализации ксенобиотиков (лекарств, ядов, наркотиков) (Minerdi et al., 2023).

CYP450 составляет около 1% от растительного протеома и является самым большим семейством ферментов, контролирующим первичный и вторичный метаболизм (Babu et al., 2013). У растений CYP450 участвуют в биосинтезе структурных полимеров, в том числе компонентов клеточной стенки, являются членами пути биосинтеза ксантофиллов, гидроксилируя бета- и гамма-кольца каротиноидов, контролируют метаболизм гормонов и гормональную передачу сигналов. CYP450 отвечают за развитие корней и цветков, рост плодов, контролируют клеточное деление, экспансию клеток, дифференцировку сосудов, участвуют во взаимодействии между растениями и микроорганизмами. Цитохромы P450 защищают растение от патогенов, обезвоживания, ультрафиолетового облучения и засухи. Более того, CYP450 играют важную роль в физиологических процессах, таких как детоксикация, адаптационные реакции к тяжелым металлам, солям и гербицидам (Minerdi et al., 2023).

Выделяют четыре класса CYP450 (Rupasinghe et al., 2003):

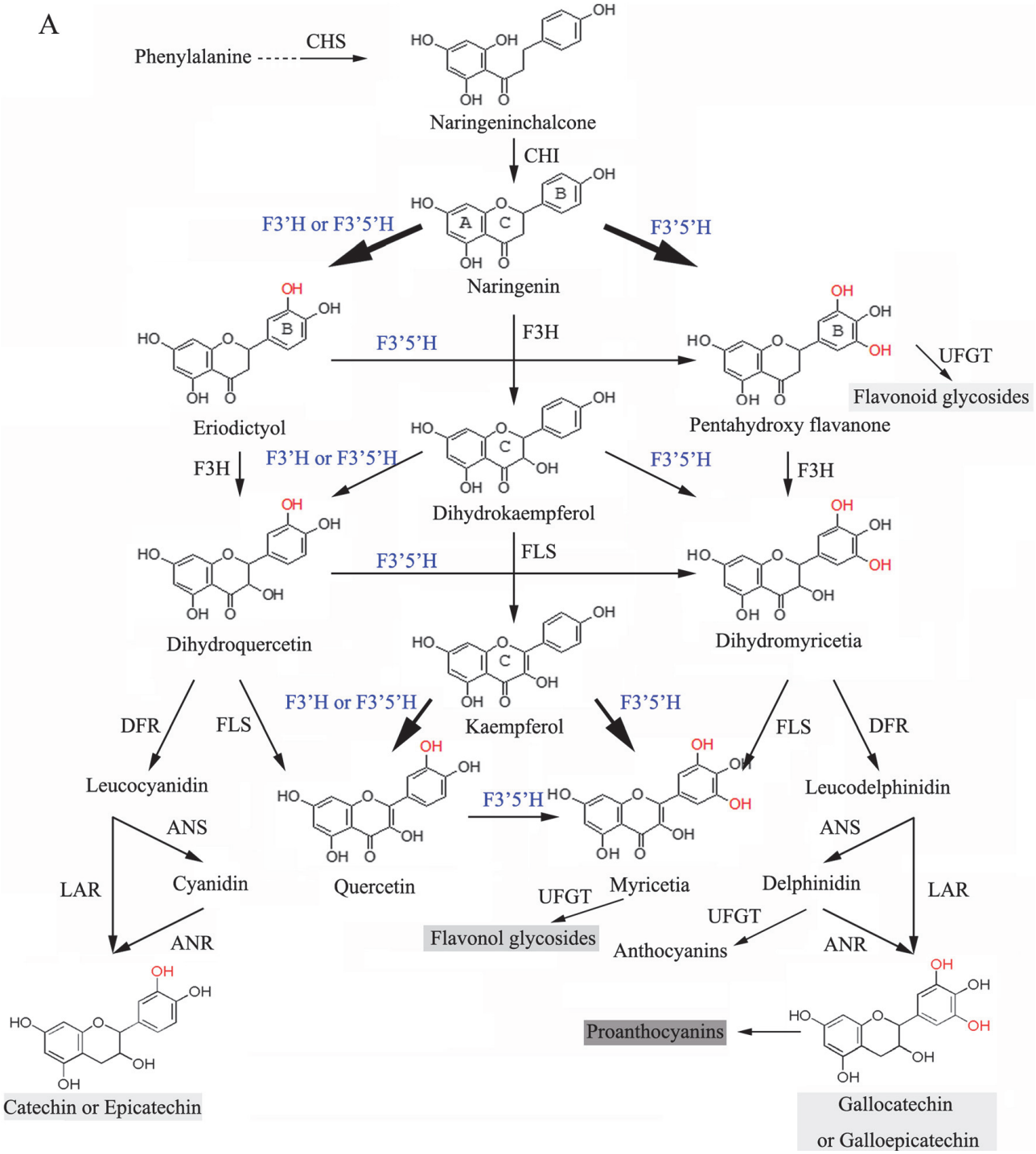


Рис. 2. Биосинтез флавоноидов у чая (*Camellia sinensis* (L.) Kuntze): CHS – халконсинтаза; **CHI** – халкон-изомераза; **F3H** – флаванон-3-гидроксилаза; ***F3'H*** – флавоноид-3'-гидроксилаза; **F3'5'H** – флавоноид-3',5'-гидроксилаза; **DFR** – дигидрофлавонол-4-редуктаза; **FLS** – флавонол-синтаза; **LAR** – лейкоантоцианидин-редуктаза; **ANS** – антоцианидин-синтаза; **ANR** – антоцианидин-редуктаза; **UFGT** – UDP-гликозид-флавоноид-гликозилтрансфераза; **UGGT** – UDP-глюкоза-галлоил-1-O-β-D-глюкозилтрансфераза; **ECGT** – эпикатехин: 1-O-галлоил-β-D-глюкоза-O-галлоилтрансфераза (по: Wang et al., 2014)

Fig. 2. Biosynthesis pathway of flavonoids in tea (*Camellia sinensis*(L.) Kuntze): CHS – chalcone synthase; **CHI** – chalcone isomerase; **F3H** – flavanone 3-hydroxylase; **F3'H** – flavonoid 3'-hydroxylase; **F3'5'H** – flavonoid 3',5'-hydroxylase; **DFR** – dihydroflavonol 4-reductase; **FLS** – flavonol synthase; **LAR** – leucoanthocyanidin reductase; ANS – anthocyanidin synthase; ANR – anthocyanidin reductase; **UFGT** – UDP-glycose flavonoid glycosyltransferase; UGGT – UDP-glucose galloyl-1-O-β-D-glucosyltransferase; **ECGT** – epicatechins: 1-O-galloyl-β-D-glucose O-galloyltransferase (according to Wang et al., 2014)

• I класс. Цитоплазматические CYP450 найдены у бактерий, во внутренней мембране митохондрий позвоночных, насекомых и нематод, используют редуктазу, содержащую FAD и белок, включающий железо и серу.

• II класс найден у про- и эукариот. У бактерий это цитоплазматический белок, использующий редуктазу, содержащую FAD/FMN, присоединенную к каталитическому CYP450. У эукариот CYP450 II класса известны для многих типов клеток, где находятся в эндоплазматическом ретикулуме (ЭР), используют NADPH-зависимую P450-редуктазу и, иногда, NAD-зависимую редуктазу цитохрома *b5* в сочетании с цитохромом *b5*.

• Класс III описан для различных субклеточных локализаций у животных и растений, где CYP450 являются самодостаточными ферментами, способными принимать электроны непосредственно из NADPH (тот есть им не требуется партнер для переноса электронов), и/или они используют альтернативные доноры кислорода в своих реакциях.

• Класс IV найден у грибов, где CYP450 принимает электроны непосредственно из NADH.

У растений для CYP450 принято выделять 10 групп – кланов (clan) семейств CYP, названных по первому описанному семейству, например CYP71, где CYP – принадлежность к классу цитохрома CYP450, а 71 – номер семейства (Nelson, 2018). Эти кланы сгруппированы в две основные клады – тип A, к которому относится клан CYP71, ответственный за биосинтез вторичных метаболитов, и не тип A, куда входят остальные 9 кланов с другими функциями (Bak et al., 2011). Большинство растительных CYP ассоциировано с мембраной ЭР и нуждается в NADPH-зависимой P450-редуктазе (Seitz et al., 2015). Продукт гена *F3'5'H*, рассматриваемый в данной статье, относится к клану CYP71.

У льна найдено 334 гена, предположительно кодирующих CYP450, среди которых есть представители всех 10 кланов (таблица) (Babu et al., 2013).

Таблица. Классификация семейств генов CYP450 растений (по: Babu et al., 2013; Xu et al., 2015; Nelson, 2018)

Table. Classification of the CYP450 plant gene families (according to Babu et al., 2013; Xu et al., 2015; Nelson, 2018)

Клан / Clan	Число семейств / Number of families	Название семейств / Family name	Основные функции белков / Major functions of proteins
CYP51	1	CYP51	регуляция синтеза стеролов
CYP71	26	CYP71 **CYP73*** **CYP75** **CYP76** **CYP77** CYP78 CYP79 *CYP80* CYP81 CYP82 *CYP83* **CYP84** CYP89 *CYP92* CYP93 CYP98 CYP99 CYP701 CYP703 *CYP705* CYP706 CYP712 CYP719 CYP723 CYP726 *CYP736*	модификация продуктов шикиматного пути и их производных
CYP72	8	CYP72 **CYP709** CYP714 CYP715 CYP721 CYP734 CYP735 CYP749	катаболизм изопреноидных гормонов
CYP74	1	CYP74	синтез производных оксилипина и оксида аллена октадеканоидным и жасмонатным путями
CYP85	15	CYP85 CYP87 CYP88 CYP90 *CYP702* CYP707 *CYP708* CYP716 CYP718 CYP720 CYP724 CYP725 *CYP728 CYP729 CYP733*	модификация циклических терпенов и стеринов в процессе синтеза брассиностероидов, абсцизовой кислоты и гиббереллина
CYP86	7	CYP86 CYP94 CYP96 CYP704 CYP730 CYP731 CYP732	гидроксилирование жирных кислот
CYP97	1	CYP97	гидроксилирование каротиноидов
CYP710	1	CYP710	контроль синтеза стерол-C22-десатуразы
CYP711	1	CYP711	функция неизвестна
CYP727	1	CYP727	функция неизвестна

Примечание: * – курсивом отмечены семейства генов, не найденные у льна; жирным шрифтом – семейства генов, имеющие повышенный уровень амплификации по результатам транскриптомного анализа у льна (Babu et al., 2013)

Note: * – gene families not found in flax are italicized; gene families with increased amplification levels according to the transcriptome analysis results for flax are boldfaced (Babu et al., 2013)

Ферменты клана CYP71

Клан CYP71 самый крупный из 10 имеющихся у растений и составляет более 60% от всех известных у них цитохромов (см. таблицу) (Nelson, 2018).

Ферменты клана CYP71 участвуют в модификации продуктов шикиматного пути биосинтеза вторичных метаболитов и их производных, таких как терпеноиды (CYP82G1, CYP701A8, CYP706B1, CYP706M1), флавоноиды (CYP75, CYP82D, CYP93), фенилпропаноиды (CYP73A15, CYP98), глюкозинолаты (CYP79F1, CYP81F, CYP83A1, CYP83B1) и цианогенные глюкозиды (CYP71, CYP79), а также гормонов – ауксина (CYP79B2/B3 и CYP83) и гиббереллина (CYP701A8). CYP82D – флавон-6-гидроксилаза и 7-деметилаза – участвуют в флавоноидном биосинтезе у базилика, CYP93 – флавон-синтаза II – участвует в флавоноидном биосинтезе у риса. Гены семейства CYP75 кодируют флавоноид-3'-гидроксилазу и флавоноид-3',5'-гидроксилазу, которые участвуют в биосинтезе большинства антоцианов винограда и других культур (Xu et al., 2015).

Клан CYP71, по результатам филогенетического анализа, наиболее близок к кланам CYP727, 97, 86 и 72 (Nelson, 2018).

Большинство (190) из 334 генов CYP450 у льна относятся к 17 семействам, принадлежащим к клану CYP71. Только 6 из них относятся к семейству CYP75. У льна это семейство неоднородно, так как филогенетический анализ клана CYP71 показал, что продукты первых трех генов семейства CYP75 группируются с CYP76 и 706, а вторых – с CYP84, 71, 81, 2, 93 и 712. Для льна помимо CYP75 большой интерес представляют ферменты, участвующие в биосинтезе ауксинов и гиббереллинов – как регуляторов роста, а также контролирующие (CYP73A15) биосинтез лигнина – вещества, снижающего качество волокна у льна. Для льна пищевого использования представляют интерес цитохромы, участвующие в биосинтезе цианогенных глюкозидов (CYP71, CYP79) – антипитательных веществ в семенах (Babu et al., 2013).

Наличие большего числа генов, относящихся к клану CYP71, по сравнению с генами других кланов CYP450, указывает на быстрое эволюционное распространение генов CYP71 у льна. Более ранние исследования предполагали, что гены, не относящиеся клану CYP71, являются более древними, чем CYP71, и их строение требует больше времени для дупликации и перегруппировки генов, что способствует их медленной эволюции (Babu et al., 2013).

Семейство CYP75 играет важную роль в биосинтезе флавоноидов и антоцианов. Количество гидроксильных групп в B-кольце антоцианидинов, хромофоров и предшественников антоцианов влияет на цвет антоцианов – чем их больше, тем цвет более синий. Характер гидроксилирования определяется белками CYP75: флавоноид-3'-гидроксилазой (*F3'H*, EC 1.14.14.82) и флавоноид-3',5'-гидроксилазой (*F3'5'H*, EC 1.14.14.81), которые относятся к подсемействам CYP75B и CYP75A соответственно. Оба фермента обладают широкой субстратной специфичностью и катализируют гидроксилирование флаванонов, дигидрофлавонолов, флавонолсодержащих соединений и флавоновых кислот. *F3'H* катализирует 3'-гидроксилирование B-кольца флавоноида до 3',4'-гидроксилированного состояния. Катализ *F3'H* приводит к образованию 3',4',5'-гидроксилированных антоцианов на основе дельфинидина, которые, как правило, имеют фиолетовую/синюю окраску. Сходство последовательностей этих двух подсемейств составляет около 50%, что указывает либо на то, что их расхождение восходит к ранней эволюции растений, либо на то, что в последнее время произошла быстрая эволюция генов (Koolman, Roehm, 2004; Seitz et al., 2015). В то время как *F3'H* присутствует практически у всех высших растений, *F3'5'H* распределен неравномерно. *F3'5'H* по меньшей мере шесть раз независимо эволюционировал из предшественников *F3'H* у двудольных растений, в дополнение к «обычному» *F3'5'H*, который сформировался на ранней стадии эволюции растений (Lam et al., 2015; Seitz et al., 2015; Sudarshan et al., 2017; Irmisch et al., 2019).

Флавоноид 3',5'-гидроксилаза (F3′5′H)

Фермент F3'5'H считается одним из главных участников биосинтеза пигментов окраски цветка. Его основная функция у большинства растений – превращение дигидрокемпферола в дигидромирицетин. Затем другие ферменты, например DFR, ANS, FGT, превращают его в дельфинидин.

Ген *F3'5'H* выполняет и другие функции в растениях. Так, с помощью гетерологичной экспрессии в трансгенных растениях и дрожжах было показано, что F3'5'Hs гидроксилируют широкий спектр флавоноидных субстратов, включая нарингенин, эриодиктиол, дигидрокемферол, кемпферол, кверцетин и апигенин (Tanaka et al., 1996; Olsen et al., 2010; Wang et al., 2014).

У растений чая продемонстрирована ведущая роль *F3'5'H,* связанная не с биосинтезом антоцианов, а с 3',4',5'-тригидроксилированными флаван-3-олами (катехинами), наиболее распространенными флавоноидами чайных листьев в отличие от имеющихся в более низких концентрациях 3'4'-дигидроксилированных катехинов. Содержание большинства флавоноидов, таких как галлоилированные катехины, проантоцианидины (также называемые конденсированными танинами) и антоцианидинов, самое высокое в верхушечной почке и первом листе, постепенно уменьшается по мере развития листьев. Показано, что экспрессия *CsF3'5'H* тканеспецифична и тесно связана с накоплением конечных продуктов – флавоноидов в чайных листьях. Ген *CsF3'5'H* высоко экспрессируется в листьях и стебле, максимально – в верхушечной почке и на очень низком уровне – в корне (Wang et al., 2014).

В процессе развития плоды хурмы накапливают большое количество проантоцианидина (PA), или конденсированных танинов. Хурма способна образовывать партенокарпические плоды. Плоды сортов не вяжущего типа, у которых при опылении не меняется цвет мякоти плода (pollination-constant and non-astringent – PCNA), теряют способность продуцировать PA на ранней стадии развития плодов, в то время как плоды нормального (не PCNA) типа сохраняют высокое содержание PA до полного созревания. Выявлено, что за отсутствие вяжущих свойств отвечает ген *ast*, но продукт этого гена еще не известен (Fujiwara et al., 2022). PCNA-гены, кодирующие F3'5'H и антоцианидинредуктазу для биосинтеза эпигаллокатехина, показали заметную down-регуляцию. Таким образом, показано, что F3'5'H участвует в биосинтезе танинов чая и хурмы, но в отличие от чая у хурмы это нежелательный для селекции признак.

Окраска цветка горечавки трехцветной (*Gentiana triflora* Pall.) определяется антоцианом – гентиодельфином [дельфинидин 3-O-β-D-глюкозид-5-0-(6-0-кофеоил-β-D-глюкозид)-3'-(6-0-кофеоил-β-D-глюкозид)]. За нее

также отвечает ген *F3'5'H*. При изучении его экспрессии в дрожжевой гибридной системе показано, что он имеет широкую субстратную специфичность и в дополнение гидроксилирует флавоны, флаваноны и дигидрофлавонолы (Tanaka et al., 1996).

У риса (*Oryza sativa* L.) и других злаковых *F3'5'H* участвует в биосинтезе флавона трицина (tricin) из хризоэриола (Lam et al., 2015).

У монтбреции гибридной (*Crocosmia × crocosmiiflora* (Lemoine) N.E. Br.) *F3'5'H* необходим для одного из этапов биосинтеза монтбретина А (MbA) [MbA; мирицетин *3-O*-(6'-*O*-кофеоил)-β-d-гликозил 1,2-β-d-глюкозил 1,2-α-l-рамнозид 4'-O-α-l-рамнозил 1,4-β-d-ксилозид] и его предшественника мини-MbA, которые являются потенциальными новыми лекарственными средствами для лечения сахарного диабета 2-го типа (Irmisch et al., 2019).

Таким образом, на примере фермента F3'5'H показана различная субстратная специфичность фермента, которая в первую очередь определяется его консервативными доменами и субстрат-узнающими сайтами, которые часто находятся в самих консервативных доменах.

Консервативные домены CYP450

Только несколько доменов в первичной аминокислотной последовательности CYP450 являются высококонсервативными (рис. 3):

• аргинин консенсусной последовательности "PE**R**F".

Считается, что триада E-R-R участвует в фиксации гемовых карманов в нужном положении и обеспечении стабилизации сохраненной коровой структуры. Из этих консервативных доменов только E-R-R-триада и цистеин в гем-связывающем домене являются консервативными во всех последовательностях P450 растений (Bak et al., 2011).

Субстрат узнающие сайты F3'5'H

Специфика работы фермента определяется его способностью узнавать субстрат и менять его строение в нужной позиции. Показано, что у F3'5'H существует 6 субстрат-узнающих сайтов (substrate recognition site – SRC) около гемовой группы. Считается, что мутация в них может влиять на функцию фермента. При изучении фермента PhF3'5'H пурпурно-окрашенного *Phalenopsis*, неспособного синтезировать дельфинидин и DgF3'5'H, сине-окрашенного *Delphinium grandiflorum* L., способного образовывать данный пигмент, подтверждено наличие трех консервативных участков, включая AGTDTS-участок CYP450, EXXR-мотив, связывающий кислород, и FGAGR RICAG, гем-связывающий домен. Были показаны аминокислотные последовательности доменов SRS1 (100–122 ак от начала белка), SRS2 (210–218 ак), SRS4 (296–311 ак), SRS5 (365–374 ак) и SRS6 (479–497 ак) в PhF3'5'H

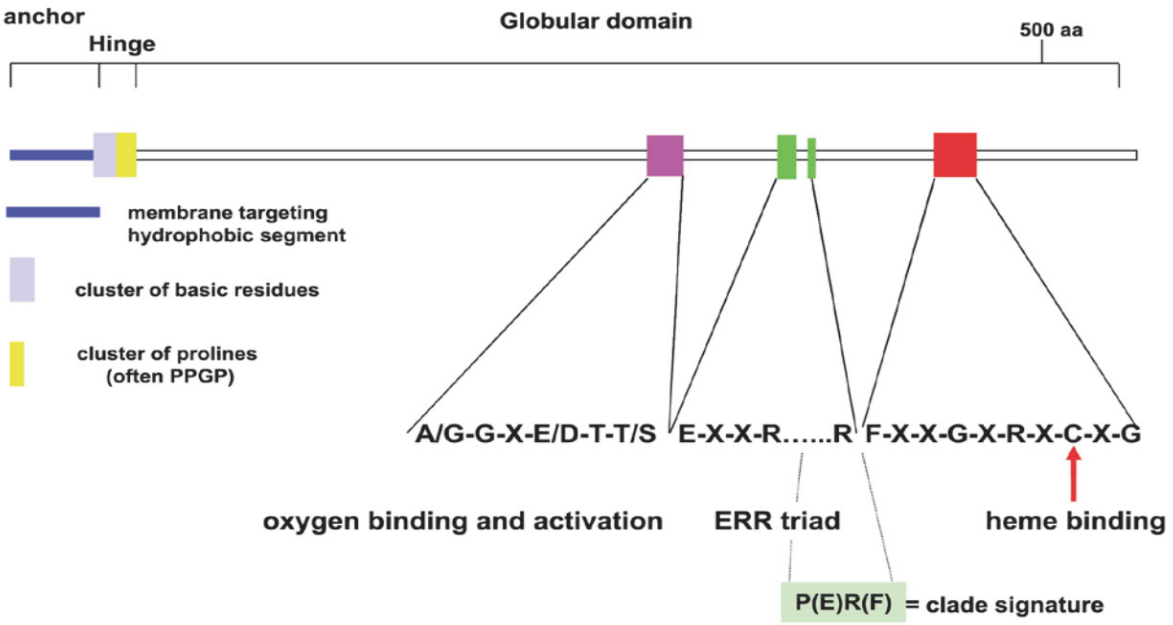


Рис. 3. Сигнатурные мотивы белков CYP450. Glu- и Arg-согласованная последовательность K-спирали (KETLR) и Arg-согласованная последовательность "PERF" из триады E-R-R (Bak et al., 2011)

Fig. 3. Signature motifs of CYP450 proteins. Glu and Arg consensus sequence of the K-helix (KETLR), and Arg consensus sequence "PERF" of the E-R-R triad (Bak et al., 2011)

• мембранная петля (membrane hinge), богатая пролином последовательность, окружающая цистеин, который является аксиальным лигандом гемовой группы;

• I-спираль (A**G**xD/E**T**), участвующая в связывании кислорода;

• E-R-R-триада, состоящая из глутаминовой кислоты и аргинина;

• консенсусная последовательность K-спирали (K**E**TL**R**);

и DgF3'5'H (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 3)[3] (Liang et al., 2020).

Для SRS6 показана консервативная область M [D/E] E x [F/Y] G x [T/S/A] x Q (где x – это любая аминокислота), а позиция 8 SRS6 – это ключевая аминокислота, которая определяет функциональное расхождение меж-

[3] Приложение 3 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 3. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256

ду F3'H и F3'5'H. Оба проанализированных PeF3'Hs-фермента имеют остаток треонина (T) в положении 8 в SRS6, а все F3'5'H из 6 видов фаленопсиса и 5 из других родов орхидных – валина (V). Одна аллель F3'5'H у *Vanilla planifolia* содержит аланин (A) в этой позиции 8 SRS6. Кроме того, F3'5'Hs имеют два пролина (P) в позициях 5 и 10 SRS6 у орхидных и, напротив, фенилаланин (F) и глютамин (Q) находятся в позициях 5 и 10 SRS6 у *Delphinium grandiflorum*. Результаты прогнозирования сайтов связывания субстрата для нарингенина, дигидрокверцитина и эриодиктиола на PhF3'5'H и DgF3'5'H показали, что ароматические кольца (B-кольцо) субстратов были ориентированы в направлении к N-концам SRS4 и SRS1 PhF3'5'H, и, напротив, к C-концам SRS4, SRS5 и SRS6 DgF3'5'H (см. Electronic Supplementary Materials, Suppl. 3) (Liang et al., 2020).

У астровых SRS4, SRS5 и SRS6 демонстрируют высокую степень сохранения последовательности: 15, 8 и 7 высококонсервативных аминокислот из 16, 10 и 10 соответственно, а SRC1, SRC2 и SRC3 имеют около 50% и меньше консервативных аминокислот (Seitz et al., 2007).

При изучении гетерологичной экспрессии химерных генов, полученных от слияния *F3'5'H* чая и винограда в дрожжевой системе, показано, что N-конец фермента, содержащий сигнальный и лидерный район белка, отвечает за перенос его в ЭР и количество его в клетке, тогда как за образование конечного продукта – оставшаяся часть белка. C-конец фермента отвечает за его энзиматическую активность и субстратную специфику, что подтверждается работами К. Сейтс с соавторами (Seitz et al., 2006, цит. по Wang et al., 2014), где показано, что функциональные различия между F3'H и F3'5'H определяются C-концом. Пока точно не ясно, как именно F3'5'H распознает и предпочитает один из возможных субстратов: так, у *Catharanthus rosea* L. и петунии это нарингенин и апигенин, у *Osteospermum hybrid* L. – нарингенин и дигидрокемпферол, тогда как у томата – нарингенин (Wang et al., 2014).

Гомологическое моделирование и сайт-направленный мутагенез подтвердили, что позиция 8 SRS6 является ключевой в определении функциональных различий между F3'H и F3'5'H. Все известные до сих пор F3'H имеют в этом положении остаток треонина, в то время как F3'5'H имеют либо остаток серина, либо остаток аланина. Эксперименты по мутагенезу показали, что замена треонина на серин или аланин в положении 8 SRS6 позволяет F3'H осуществлять 3',5'-гидроксилирование *in vitro* без снижения активности фермента. Эти замены, по-видимому, не являются вредными *in vivo*, так же как дополнительные мутации, усиливающие активность F3'5'H и синтез 3',4',5'-гидроксилированных флавоноидов, поэтому будут накапливаться. То есть эволюцию F3'5H обуславливает небольшое число мутаций, необходимых для инициации и усиления активности 3',5'-гидроксилирования в исходном ферменте F3'H (Seitz et al., 2015).

Особую ценность представляют последовательности F3'5'H, у которых аннотированы домены и SRS. Они наглядно показывают позицию этих сайтов относительно друг друга. Наиболее информативными, на наш взгляд, являются последовательности фасоли PvF3'5'H (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 4)[4] (McClean et al., 2022).

[4] Приложение 4 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 4. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256

В семействе Астровые показана многоэтапная эволюция F3'5'H, которая, вероятно, способствовала успешной диверсификации видов, поскольку наличие активности F3'5'H позволяет синтезировать антоцианы на основе дельфинидина, что обеспечивает более широкий спектр окраски цветков. Показано, что цветы, опыляемые насекомыми, часто содержат производные дельфинидина, в то время как опыляемые птицами преимущественно накапливают производные пеларгонидина, поэтому в умеренном климате, где основными опылителями являются насекомые, появление дельфинидина в цветках особенно важно (Seitz et al. 2015).

Получение синих оттенков на основе производных дельфинидина, а не цианидина, вероятно, более эффективно из-за меньшего количества необходимого копигмента. Эволюционное расширение 3',4'- до 3',4',5'- гидроксилирования представляет собой мутации, связанные с приобретением новой функции в структурном гене, и создает ветвь синтеза антоцианов на основе дельфинидина. Сопутствующие изменения в других ферментах, обслуживающих биосинтез антоцианов, могут не потребоваться, поскольку они обычно способны производить антоцианы на основе дельфинидина даже у видов, которые в природе производят только антоцианы на основе цианидина (Seitz et al., 2015).

Насколько нам известно, не существует вида с уникальной F3'5'H- и отсутствующей F3'H-активностью. Даже цветы, синтезирующие в основном антоцианы на основе Dp, редко накапливают 3',4',5'-гидроксилированные флавоны или флавонолы. Вероятно, это связано с тем, что флавоноиды выполняют множество функций и синтезируются не только в цветках, но и в большинстве других органов. В то время как ген *F3'H* сохраняется у большинства видов растений, *F3'5'H* многократно эволюционировал и неоднократно терялся, что привело к его неравномерному распространению. Примером потери активности фермента F3'5'H является род *Antirrhinum* (Seitz et al., 2015).

Ф. МакКлейн с соавторами (McClean et al., 2022) оценили распределение, структурную изменчивость и филогению F3'5'H наземных растений с секвенированными геномами. Белковые последовательности были выбраны на основе функциональных особенностей, которые необходимы для ферментативной реакции F3'5'H. Этот подход основан на анализе доменов, имеющих решающее значение для функционирования фермента, и предпочтительнее простого поиска гомологии последовательностей ДНК.

Было идентифицировано 177 последовательностей, кодирующих белок F3'5'H 129 видов наземных растений. У этих белков после выравнивания были визуализированы четыре высококонсервативных мотива CYP450 и шесть SRSs (рис. 4). SRS1 – наиболее вариабельная область с 86 уникальными последовательностями. Аминокислоты 245H в SRS3 и 302N в SRS4, которые, как было показано ранее, подвергаются положительному отбору, были почти неизменны среди всех видов. SRS4, который включает в себя I-спираль, является важным компонентом функционального кармана CYP450, участвует в связывании кислорода и высококонсервативен. Среди всех видов мотив I-спирали SRS4 был инвариантным. Обнаружили только 10 последовательностей SRS5 и 21 вариант мотива K-спирали, так как варианты аминокислот в этих двух смежных элементах могут изменять гидроксилирование P450 и стереоселективность у человека, а также ориентацию связывания субстрата у растений. Одна за-

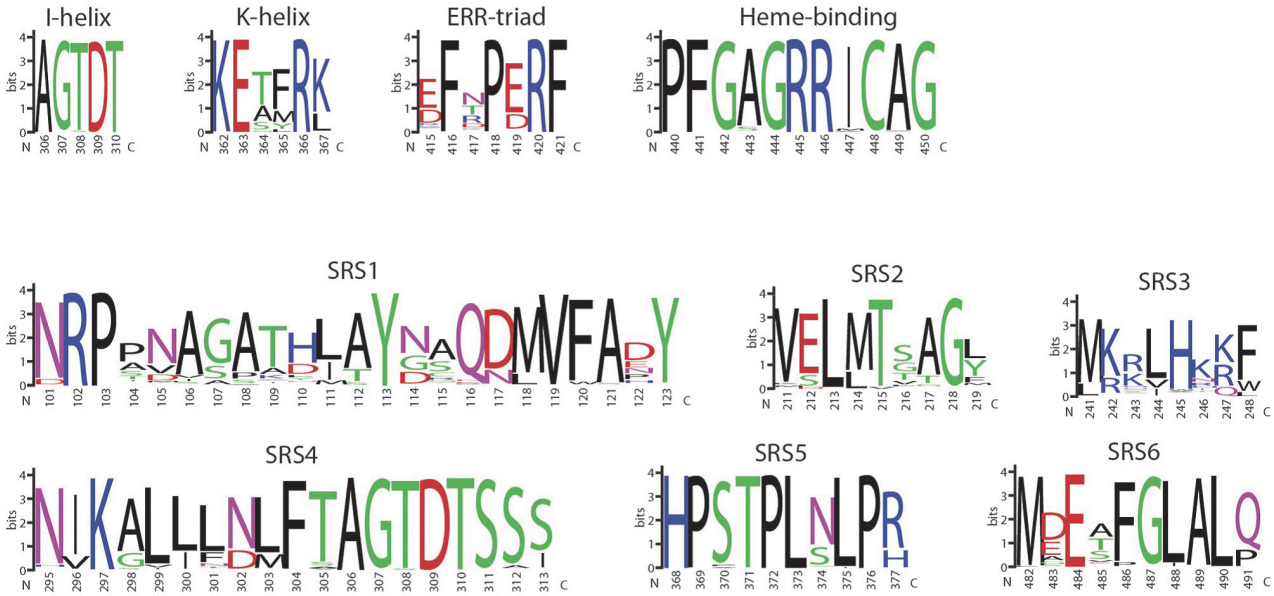


Рис. 4. **WebLogo-отображение (A) четырех основных мотивов CYP450 и (B) шести последовательностей распознавания (SRS) F3'5'H белков наземных растений. Логотипы основаны на множественном выравнивании последовательностей с использованием выравнивания последовательностей белка MUSCLE 177 наземных растений из баз данных по Phytozome и NCBI (https://phytozome-next.jgi.doe.gov; https://www.ncbi.nlm.nih.gov). Аминокислотные позиции основаны на последовательности образца 5-593 из *Phaseolus vulgaris* (по: McClean et al., 2022)**

Fig. 4. **WebLogo display of the (A) four core CYP450 motifs and (B) six sequence-recognition sequences (SRS) of land plant flavonoid 3',5'-hydroxylase proteins. The logos are based on the multiple sequence alignment using MUSCLE of F3'5'H protein sequences from 177 land plants, identified from an exhaustive search in the Phytozome and NCBI protein databases (https://phytozome-next.jgi.doe.gov; https://www.ncbi.nlm.nih.gov). The amino acid positions are based on the sequence of 5-593 of *Phaseolus vulgaris* (according to McClean et al., 2022)**

мена, Ala/Ser на Thr, находящаяся в положении 8 у SRS6, определяет 3'5'- и 3'-гидроксилирование дигидрокемпферола соответственно (McClean et al., 2022). Таким образом, биоинформатические данные подтвердили большую часть экспериментально полученной информации и собрали статистику по изменчивости консервативных участков *F3'5'H*.

Вероятно, внутри клана CYP71 идет уже тонкая настройка активного центра ферментов. При изучении моделей 4 белков арабидопсиса, относящихся к клану CYP71 (CYP73A5, CYP84A1, CYP75B1, CYP98A3), участвующих в биохимических реакциях фенилпропаноидного пути, таких как синтез лигнинов, флавоноидов и антоцианов, было показано, что несмотря на то, что идентичность первичной последовательности составляет всего 13%, структурные ядра и несколько участков петель этих цитохромов отличаются высокой степенью идентичности. Доккинг субстратов показал, что все четыре фермента используют общую стратегию идентификации своих субстратов, заключающуюся в том, что их субстраты, производные коричной кислоты, выстраиваются вдоль спирали I, причем ароматическое кольцо расположено по направлению к C-концу этой спирали, а алифатические хвосты – по направлению к N-концу. В дальнейшем было обнаружено сходство в том, как субстраты контактируют с консенсусными сайтами распознавания субстратов цитохрома P450 (SRS). Остатки, которые, как предполагается, контактируют с ароматическим кольцом, находятся в SRS5, SRS6 и C-концевой части SRS4, а остатки, контактирующие с дистальным концом каждого субстрата, находятся в SRS1, SRS2 и N-концевой части SRS4. Расположение областей, контактирующих с ароматическим кольцом, указывает на то, что SRS4, SRS5 и SRS6 обладают большей уникальностью, чем SRS1, SRS2 или полноразмерный белок (Rupasinghe et al., 2003).

Таким образом, при анализе мутаций необходимо особое внимание обращать на участки генов, участвующих во взаимодействии с субстратом, так как от них зависит принципиальная возможность взаимодействия с целевым веществом.

Множественный аллелизм генов *F3'5'H*

У сои есть серия аллелей гена *W1* (*W1*>*w1-lp*>*w1*), контролирующего синтез F3'5'H. Дикий тип сои имеет фиолетовые цветки, тогда как гомозигота по *w1* – белые, а по *w1-lp* – светло-фиолетовые (Takahashi et al., 2010). Доминантная аллель *W1* имеет длину 4657 пн, содержит два интрона – 754 и 2102 пн соответственно. Этот ген кодирует F3'5'H длиной 509 ак. Мутантная аллель *w1* 'Williams' обуславливает белую окраску венчика и представляет собой вставку длиной 65 пн (53 – вставка и 12 – замена) в третьем экзоне, которая привела к прямым повторам длиной 37 пн, разделенных последовательностью в 10 пн, что выразилось в увеличении размера аллели *w1* на 53 пн. Эта вставка обеспечила сдвиг рамки считывания (10 ак замен и стоп-кодон) и, как следствие, укорочение продукта на 42 ак. Примечательно, что начало первого повтора находится в районе мотива, определяющего отличие цитохромов от других гем-содержащих ферментов (Zabala, Vodkin, 2007).

Мутантная аллель *w1-lp* 'B09121' определяет светло-фиолетовую окраску цветка. По отношению к дико-

му типу эта аллель имеет однонуклеотидную замену в положении 653, что приводит к замене валина 210 на метионин у его продукта. Мутация *w1* снижает общее содержание антоцианов за счет уменьшения количества 3'5'-гидроксил-замещенных продуктов и не приводит к появлению новых 3'-продуктов. Аллель *w1-lp* помимо снижения количества 3'5'-гидроксил-замещенных продуктов приводит к появлению производных цианидина (имеющих гидроксилирование в 3'-положении). У гомозиготы по аллели *w1* снижено содержание флавонолов (кемпферола и кверцетина) и дигидрофлаванола (дигидрокемпферола), тогда как у гомозиготы по *w1-lp* их столько же, сколько у дикого типа. Мутация *w1-lp*, возможно, привела к снижению F3'5'H- и увеличению F3'H-активности фермента (Takahashi et al., 2010). Таким образом, на одной аллельной серии показаны различия фенотипов при мутации в разных областях гена.

Ген *V* (*violet, purple*) фасоли кодирует F3'5'H. Доминантная аллель *V* дикого типа обуславливает фиолетовую окраску венчика. Рецессивная гомозигота по *v* имеет белый цветок, а по v^{lae} – розовый. У рецессивных гомозигот отсутствуют производные дельфинидина и дигидромирицетина в цветках и семенах. Выявлена серия из 9 аллелей, имеющих центрально-американское или южноамериканское происхождение и отличающихся SNPs и инделями. Найдена аллель, являющаяся результатом внутригенного кроссинговера двух аллелей – центрально- и южноамериканского происхождения (McClean et al., 2022).

Регуляторные области генов *CYP*

У сенполии (*Saintpaulia* H. Wendl), имеющей розовые лепестки с голубыми вкраплениями, при размножении в культуре ткани был выявлен высокий процент стабильных мутантов с ярко-синими, ярко-розовыми, фиолетовыми и темно-фиолетовыми лепестками, которые не возникали при вегетативном размножении. Анализ последовательности гена *F3'5'H* не выявил различий в кодирующей области между мутантами и пестрыми особями. В промоторной области ~50 пн выше по течению у пестроцветных растений была обнаружена вставка транспозона, принадлежащего к суперсемейству hAT (ДНК LTR-транспозоны класса II). Наличие связанных с транспозоном вставок или делеций коррелировало с наблюдаемыми фенотипами окраски цветка. Мутанты с цветками сплошного синего цвета содержали вставки 8 пн (следы вырезания транспозона), в то время как мутанты с ярко-розовым цветом имели вставки длиной от 58 до 70 пн, а мутанты с фиолетовым и темно-фиолетовым венчиком имели делеции длиной от 21 до 24 пн соответственно. Выявлено, что уровни экспрессии гена *F3'5'H* коррелируют со вставками и делециями, вызванными удалением транспозона, что приводит к различиям в окраске цветка (Sato et al., 2011). Таким образом, показано, что на цвет может влиять промоторная область гена, а на «пестроту» – вырезание транспозона, находящегося в ней.

У чая уровни экспрессии *CsF3'5'H* в проростках, подвергнутых воздействию света, были в 22,7 раза выше по отношению к контролю. Выявлено, что промотор гена *CsF3'5'H* содержит несколько светочувствительных элементов; это указывает на то, что свет может быть ключевым фактором в контроле транскрипции *CsF3'5'H* (Wang et al., 2014).

Гены *F3'5'H* – представители подсемейства CYP75B

Ген *F3'5'H* возникал в эволюции неоднократно. В первый раз, вероятнее всего, он эволюционировал от общего предка генов *F3'5'H* и *F3'H*, а в остальных случаях – от *F3'H*. Большинство генов *F3'5'H* относятся к подсемейству CYP75A, то есть эволюционно более древние. Генов, произошедших в результате мутации гена *F3'H* и, соответственно, относящиеся к подсемейству CYP75B, значительно меньше. Они найдены у Linaceae – льна (*L. usitatissimum*), у Asteraceae – мордовника банатского (*Echinops binnaticus* Rochel ex Schrad.), остеоспермума (*Osteospermum hybrida*), цинерарии (*Pericallis cuneate* Webb & Berthel), у Pittosporaceae – биллардиеры длинноцветковой (*Billardiera heterophylla* (Lindl.) L.W. Cayzer & Crisp), у Poaceae – риса (*Oryza sativa*) и у Iridaceae – монтбреции гибридной (*Crocosmia* × *crocosmiiflora*). Принадлежность первых 5 генов к подсемейству CYP75B подтверждается и филогенетическим анализом их продуктов (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 5)[5], (Lam et al., 2015; Seitz et al., 2015; Sudarshan et al., 2017; Irmisch et al., 2019).

У льна гидроксилирование флавонолов в кольце B контролируется геном *D*, в лепестках и семенах гомозигот по рецессивной аллели *d* нет дельфинидина, но есть пеларгонидин (Dubois et al., 1979). Этот ген длиной 1969 пн, имеющий 3 экзона и 2 интрона, был идентифицирован как *F3'5'H*, относящийся к подсемейству CYP75B, но без F3'H-активности. То есть, в отличие от других видов растений, у льна практически не встречается цианидин (с гидрокси-группой в 3'- и 4'-позициях). Других *F3'H* или *F3'H*-подобных генов в геноме льна нет. Эта новая функция фермента F3'H связана с заменой Thr498 → Ser498 в положении 8 SRC6. На других объектах показано, что не только замена Thr на Ser, но и на Ala приводит к изменению функции с F3'H на F3'5'H (Sudarshan et al., 2017).

Биохимический дефект, наблюдаемый *in vivo* и заключающийся в потере активности F3'5'H, а не F3'H, был установлен на основе анализа последовательности F3'5'H льна (521 ак), которая на 61,7% совпадает по всей длине с белком F3'H, кодируемом геном *Transparent Testa 7 (TT7)* у арабидопсиса (Sudarshan et al., 2017).

Мутантная аллель *d* имеет однонуктеотидную делецию во втором экзоне, что приводит к образованию стоп-кодона и белка в 278 ак вместо 528 ак у дикого типа. Растение дикого типа по гену *F3'5'H* имеет синий венчик и коричневые семена, а мутантное – розовый венчик и желтые семена (Sudarshan et al., 2017).

Таким образом, лен оказался в малочисленной группе растений с «новоприобретенными» генами, продукты которых к тому же не имеют отдельную F3'H-активность, поэтому нас в первую очередь будут интересовать 6 видов, у которых *F3'5'H*, как и у льна, относится к подсемейству CYP75B. У всех них, в отличие ото льна, имеются оба гена – *F3'H* и *F3'5'H*.

У Астровых из трех видов с геном *F3'5'H* подсемейства CYP75B (Electronic Supplementary Materials, Suppl. 6)[6] два вида относятся к подсемейству Asteroideae – последовательности *F3'5'H* у *Osteospermum hybrida*, *Pericallis cruenta*

[5] Приложение 5 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 5. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256

[6] Приложение 6 представлено в онлайн-формате. Электронная версия статьи: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256 / Electronic Supplementary Materials, Suppl. 6. The online version of this article: https://doi.org/10.30901/2227-8834-2025-1-242-256

и китайской астры (*Callistephus chinensis* (L.) Nees) образуют кластер, а последовательности *F3'H* у этих видов филогенетически отделены от «гелиантоидных» *F3'H* георгина изменчивого (*Dahlia variabilis* (Willd.) Desf.), бархатцев прямостоячих (*Tagetes erecta* L.), топинамбура (*Helianthus tuberosum* L.) и рудбекии волосистой (*Rudbeckia hirta* L.), что указывает на то, что ген *F3'5'H* является специфичным для Asteroideae и его эволюция произошла после расхождения с «гелиантоидами» (Seitz et al., 2015). Остается неясным, почему ген *F3'5'H* китайской астры, относящийся к их кластеру по результатам группировки, не был отнесен к CYP75B. Третий вид – *Echinops bannaticus* – относится к подсемейству Carduoideae. Поскольку последовательности *F3'H* василька синего (*Centaurea cyanus* L.) и артишока испанского (*Cynara cardunculus* L.) являются базальными для кластера последовательностей генов *F3'H* и *F3'5'H Echinops bannaticus*, то *F3'5'H*, по-видимому, специфичен для рода *Echinops* (Seitz et al., 2015).

Характеристика *F3'5'H* из *Billardiera heterophylla* (Pittosporaceae) показала, что независимая эволюция *F3'5'H* по крайней мере однажды имела место и в другом семействе двудольных (Seitz et al., 2015).

Однодольные также имеют примеры такой эволюции. У риса показано, что для синтеза флавона трицина из хризоэриола необходима F3'5'H-гидроксилаза, относящаяся к классу CYP75B4. Показано, что CYP75B4-гомологичные последовательности высококонсервативны в Poaceae и филогенетически отличаются от канонического флавоноида CYP75B последовательности 3'-гидроксилазы (Lam et al., 2015).

У монтбреции гибридной (*Crocosmia × crocosmiiflora*) для биосинтеза монтбретина A, производного мирицетина и его предшественника мини-MbA, необходимо две флавононгидроксилазы – F3'H и F3'5'H. Показано, что обе они относятся к подсемейству CYP75B (Irmisch et al., 2019).

Таким образом, выявлена неоднократная эволюция *F3'5'H* из *F3'H*, и можно предположить, что она была регулярным событием в эволюции растений (Seitz et al., 2015), но, кроме льна, не найдено видов, у которых появление *F3'5'H*-активности шло в ущерб *F3'H*-активности. Возможно, это связано с тем, что лен стоит особняком от других древнейших культурных растений и его эволюция напрямую связана с отбором на желтосемянность, проведенным человеком.

Заключение

У *Linum usitatissimum* фермент F3'5'H превращает дигидрокемпферол в дигидромирицетин, затем другие ферменты превращают последний в дельфинидин. Этот, казалось бы, типичный пример работы флавоноид-3',5'-гидроксилазы ставит больше вопросов, чем дает ответов. Почему этот белок эволюционировал от F3'H и относится к подсемейству CYP75B, а не CYP75A? Почему у льна дикого типа в лепестках практически нет цианидина, но при мутации в гене *F3'5'H* с нарушением рамки считывания его становится столько же, сколько пеларгонидина? Почему мутации по гену *F3'5'H* не найдены у средиземноморских льнов? Как это может быть связано с отбором на желтосемянность человеком? Почему у диких видов льна (*L. angustifolium*, *L. bienne*, *L. crepitans*) цветок светло-сиреневый, а не голубой и не связано ли это с наличием цианидина и гена *F3'H*? Что сближает лен с рисом и другими злаками, у которых также F3'5'H относится к подсемейству CYP75B, кроме того что они – первые окультуренные растения? Показана возможность множественного аллелизма *F3'5'H* только для генов подсемейства CYP75A, а не CYP75B. Эти аллели определяют разные фенотипы у относящихся также к первым культурным растениям сое и фасоли. Интересно, что у фасоли этот ген, как и у льна, имеет плейотропное действие на цветок и семена. Все это подтверждает уже известный на формально-генетическом уровне множественный аллелизм гена *d* у льна. На эти и другие вопросы могут быть даны ответы в процессе изучения линий генетической коллекции ВИР с использованием обобщенных результатов изучения гена *F3'5'H* передовых лабораторий, представленных в данной публикации.

References / Литература

Babu P.R., Rao K.V., Reddy V.D. Structural organization and classification of cytochrome P450 genes in flax (*Linum usitatissimum* L.). *Gene*. 2013;513(1):156-162. DOI: 10.1016/j.gene.2012.10.040

Bak S., Beisson F., Bishop G., Hamberger B., Höfer R., Paquette S. et al. Cytochromes P450. *The Arabidopsis Book*. 2011;9:e0144. DOI: 10.1199/tab.0144

Berková V., Berka M., Griga M., Kopecká R., Prokopová M., Luklová M. et al. Molecular mechanisms underlying flax (*Linum usitatissimum* L.) tolerance to cadmium: a case study of proteome and metabolome of four different flax genotypes. *Plants*. 2022;11(21):2931. DOI: 10.3390/plants11212931

Britton G. The biochemistry of natural pigments. Moscow: Mir; 1986. [in Russian] (Бриттон Г. Биохимия природных пигментов. Москва: Мир; 1986).

Dubois J., Harborne J., Bablom B., Plonka F. The inheritance of flower colors and anthocyanins in flax (*Linum usitatissimum* L.). *Annales de l'amélioration de plantes*. 1979;29(3):267-276.

Dubois J.A., Harborne J.B. Anthocyanin inheritance in petals of flax, *Linum usitatissimum*. *Phytochemistry*. 1975;14:2491-2494.

Elladi E.V. *Linum usitatissimum* L. Vav. consp. nov. – Flax (Len). In: E.V. Vulf (ed.). *Flora of Cultivated Plants. Vol. 6. Fiber Crops (Pryadilnye).* Moscow; Leningrad; 1940. p.109-208. [in Russian] (Эллади Е.В. *Linum usitatissimum* L. Vav. consp. nov. – Лён. В кн.: *Культурная Флора СССР. Т. 6. Прядильные* / под ред. Е.В. Вульфа. Москва; Ленинград; 1940. С.109-208).

FAOSTAT. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Food and Agriculture Data: [website]. Available from: https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL [accessed Oct. 23, 2024].

Fujiwara Y., Nishiyama S., Onoue N., Matsuzaki R., Yonemori K., Tao R. Candidate gene analysis for *ASTRINGENCY* controlling fruit astringency in *Diospyros kaki* based on mRNA- and small RNA-sequencing analyses. *Acta Horticulturae*. 2022;1338:269-276. DOI: 10.17660/ActaHortic.2022.1338.39

Holton T.A., Cornish E.C. Genetics and biochemistry of anthocyanin biosynthesis. *The Plant Cell.* 1995;7(7):1071-1083. DOI: 10.1105/tpc.7.7.1071

Irmisch S., Ruebsam H., Jancsik S., Man Saint Yuen M., Madilao L.L., Bohlmann J. Flavonol biosynthesis genes and their use in engineering the plant antidiabetic metabolite montbretin A. *Plant Physiology*. 2019;180(3):1277-1290. DOI: 10.1104/pp.19.00254

Kitamura S. Transport of flavonoids: from cytosolic synthesis to vacuolar accumulation. In: E. Grotewold (ed.). *The Science of Flavonoids*. New York, NY: Springer; 2008. p.123-146.

Koolman J., Roehm K.H. Cytochrome P450 system. In: J. Koolman, K.H. Roehm. *Taschenatlas der Biochemie*. Moscow: Mir; 2004. p.310-311. [in Russian] (Кольман Я., Рём К.Г. Система цитохрома P450. В кн.: Я. Кольман, К.Г. Рём. *Наглядная биохимия*. Москва: Мир; 2004. С.310-311). URL: https://www.chem.msu.ru/rus/teaching/kolman/310.htm [дата обращения: 01.09.2024].

Lam P.Y., Liu H., Lo C. Completion of tricin biosynthesis pathway in rice: cytochrome P450 75b4 is a unique chrysoeriol 5'-hydroxylase. *Plant Physiology*. 2015;168(4):1527-1536. DOI: 10.1104/pp.15.00566

Liang C.Y., Rengasamy K.P., Huang L.M., Hsu C.C., Jeng M.F., Chen W.H. et al. Assessment of violet-blue color formation in *Phalaenopsis* orchids. *BMC Plant Biology*. 2020;20(1):212. DOI: 10.1186/s12870-020-02402-7

McClean P., Lee R., Howe K., Osborne C., Grimwood J., Levy S. et al. The common bean *V* gene encodes Flavonoid 3'5' Hydroxylase: a major mutational target for flavonoid diversity in angiosperm. *Frontiers in Plant Science*. 2022;13:869582. DOI: 10.3389/fpls.2022.869582

Minerdi D., Savoi S., Sabbatini P. Role of cytochrome P450 enzyme in plant microorganisms' communication: a focus on grapevine. *International Journal of Molecular Sciences*. 2023;24(5):4695. DOI: 10.3390/ijms24054695

Minevich I.E. Scientific substantiation and development of scientific and practical bases for flax seed deep processing technologies with obtaining ingredients for healthy food production (Nauchnoye obosnovaniye i razrabotka nauchno-prakticheskikh osnov tekhnologiy glubokoy pererabotki semyan lna s polucheniyem ingrediyentov dlya sozdaniya produktov zdorovogo pitaniya) [dissertation]. Tver: FRC of Bast Crops; 2022. [in Russian] (Миневич И.Э. Научное обоснование и разработка научно-практических основ технологий глубокой переработки семян льна с получением ингредиентов для создания продуктов здорового питания: дис. ... докт. техн. наук. Тверь: ФНЦ лубяных культур; 2022).

NCBI. National Center for Biotechnology Information: [website]. Available from: https://www.ncbi.nlm.nih.gov [accessed June 20, 2024].

Nelson D.R. Cytochrome P450 diversity in the tree of life. *Biochimica et Biophysica Acta. Proteins and Proteomics*. 2018;1866(1):141-154. DOI: 10.1016/j.bbapap.2017.05.003

Olsen K.M., Hehn A., Jugdé H., Slimestad R., Larbat R., Bourgaud F. et al. Identification and characterisation of CYP75A31, a new flavonoid 3'5'-hydroxylase, isolated from *Solanum lycopersicum*. *BMC Plant Biology*. 2010;10:21. DOI: 10.1186/1471-2229-10-21

Phytozome 13. The Plant Genomics Resource: [website]. Available from: https://phytozome-next.jgi.doe.gov [accessed June 20, 2024].

Porokhovinova E.A. Building up and studying the genetic collection of flax: *Linum usitatissimum* L. (Sozdaniye i izucheniye geneticheskoy kollektsii lna: *Linum usitatissimum* L.) [dissertation]. St. Petersburg: VIR; 2002. [in Russian] (Пороховинова Е.А. Создание и изучение генетической коллекции льна: *Linum usitatissimum* L.: дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2002).

Porokhovinova E.A. Genetic collection of flax (*Linum usitatissimum* L.): establishment, analysis, and prospects of utilization (Geneticheskaya kollektsiya lna (*Linum usitatissimum* L.): sozdaniye, analiz i perspectivy ispolzovanya) [dissertation]. St. Petersburg: VIR; 2019. [in Russian] (Пороховинова Е.А. Генетическая коллекция льна (*Linum usitatissimum* L.): создание, анализ и перспективы использования дис. ... докт. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИР; 2019).

Porokhovinova E.A., Kutuzova S.N., Pavlov A.V., Buzovkina I.S., Brutch N.B. Diversity of flax morphological characters in VIR genetic collection as a result of crop domestication. *Ecological Genetics*. 2018;16(4):33-50. [in Russian] (Пороховинова Е.А., Кутузова С.Н., Павлов А.В., Бузовкина И.С., Брач Н.Б. Разнообразие морфологических признаков льна в генетической коллекции ВИР как результат его доместикации. *Экологическая генетика*. 2018;16(4):33-50). DOI: 10.17816/ecogen16433-50

Porokhovinova E.A., Shelenga T.V., Matveeva T.V., Pavlov A.V., Grigorieva E.A., Brutch N.B. Polymorphism of genes controlling low level of linolenic acid in lines from VIR flax genetic collection. *Ecological Genetics*. 2019;17(2):5-19. [in Russian] (Пороховинова Е.А., Шеленга Т.В., Матвеева Т.В., Павлов А.В., Григорьева Е.А., Брач Н.Б. Полиморфизм генов, контролирующих низкое содержание линоленовой кислоты, у линий генетической коллекции льна ВИР. *Экологическая генетика*. 2019;17(2):5-19). DOI: 10.17816/ecogen1725-19

Pourcel L., Routaboul J.M., Cheynier V., Lepiniec L., Debeaujon I. Flavonoid oxidation in plants: from biochemical properties to physiological functions. *Trends in Plant Science.* 2007;12(1):29-36. DOI: 10.1016/j.tplants.2006.11.006

Rakhmangulov R.S. Application of the CRISPR/Cas system for gene editing in ornamental crops. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(3):33-41. [in Russian]. (Рахмангулов Р.С. Применение системы CRISPR/Cas для редактирования генов декоративных культур. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(3):33-41). DOI: 10.30901/2658-6266-2022-3-o1

Rakhmangulov R.S., Barabanov I.V., Erastenkova M.V., Ivanov A.A., Kovalenko T.V., Mezhina K.M. et al. The new directions in genetics, breeding and biotechnology of ornamental and berry crops in the N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources (VIR). *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(4):65-78. [in Russian]. (Рахмангулов Р.С., Барабанов И.В., Ерастенкова М.В., Иванов А.А., Коваленко Т.В., Межина К.М. и др. Новые направления в генетике, селекции, биотехнологии декоративных и ягодных культур в ВИР им. Н.И. Вавилова. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(4):65-78). DOI: 10.30901/2658-6266-2022-4-o3

Rakhmangulov R.S., Tikhonova N.G. Breeding of ornamental plants in Russia. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2021;4(4):40-54. [in Russian] (Рахмангулов Р.С., Тихонова Н.Г. Селекция декоративных растений в России. *Биотехнология и селекция растений*. 2021;4(4):40-54). DOI: 10.30901/2658-6266-2021-4-o4

Rupasinghe S., Baudry J., Schuler M.A. Common active site architecture and binding strategy of four phenylpropanoid P450s from *Arabidopsis thaliana* as revealed by molecular modeling. *Protein Engineering*. 2003;16(10):721-731. DOI: 10.1093/protein/gzg094

Sato M., Kawabe T., Hosokawa M., Tatsuzawa F., Doi M. Tissue culture-induced flower-color changes in saintpaulia caused by excision of the transposon inserted in the *flavonoid 3', 5' hydroxylase* (*F3'5'H*) promoter. *Plant Cell Reports*. 2011;30(5):929-939. DOI: 10.1007/s00299-011-1016-z

Seitz C., Ameres S., Forkmann G. Identification of the molecular basis for the functional difference between flavonoid 3'-hydroxylase and flavonoid 3'5'-hydroxylase. *FEBS Letters*. 2007;581(18):3429-3434. DOI: 10.1016/j.febslet.2007.06.045

Seitz C., Ameres S., Schlangen K., Forkmann G., Halbwirth H. Multiple evolution of flavonoid 3',5'-hydroxylase. *Planta*. 2015;242(3):561-573. DOI: 10.1007/s00425-015-2293-5

Sharova E.I. Plant antioxidants. St. Petersburg: St. Petersburg State University; 2016. [in Russian] (Шарова Е.И. Антиоксиданты растений. Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный университет; 2016).

State Commission of the Russian Federation for Testing and Protecting Selection Achievements: [website]. [in Russian] (Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений: [сайт]). URL: https://gossortrf.ru [дата обращения: 07.08.2024].

Strygina K.V., Khlestkina E.K. Anthocyanins synthesis in potato (*Solanum tuberosum* L.): genetic markers for smart breeding (review). *Agricultural Biology*. 2017;52(1):37-49. [in Russian] (Стрыгина К.В., Хлесткина Е.К. Синтез антоцианов у картофеля (*Solanum tuberosum* L.): генетические маркеры для направленного отбора (обзор). *Сельскохозяйственная биология*. 2017;52(1):37-49). DOI: 10.15389/agrobiology.2017.1.37rus

Sudarshan G. P., Kulkarni M., Akhov L., Ashe P., Shaterian H., Cloutier S. et al. QTL mapping and molecular characterization of the classical *D* locus controlling seed and flower color in *Linum usitatissimum* (flax). *Scientific Reports*. 2017;7(1):15751. DOI: 10.1038/s41598-017-11565-7

Takahashi R., Dubouzet J.G., Matsumura H., Yasuda K., Iwashina T. A new allele of flower color gene *W1* encoding flavonoid 3'5'-hydroxylase is responsible for light purple flowers in wild soybean *Glycine soja*. *BMC Plant Biology*. 2010;10:155. DOI: 10.1186/1471-2229-10-155

Tanaka Y., Yonekura K., Fukuchi-Mizutani M., Fukui Y., Fujiwara H., Ashikari T. et al. Molecular and biochemical characterization of three anthocyanin synthetic enzymes from *Gentiana triflora*. *Plant and Cell Physiology*. 1996;37(5):711-716. DOI: 10.1093/oxfordjournals.pcp.a029004

Wang Y.S., Xu Y.J., Gao L.P., Yu O., Wang X.Z., He X.J. et al. Functional analysis of flavonoid 3',5'-hydroxylase from tea plant (*Camellia sinensis*): critical role in the accumulation of catechins. *BMC Plant Biology*. 2014;14:347. DOI: 10.1186/s12870-014-0347-7

Williams C.A., Grayer R.J. Anthocyanins and other flavonoids. *Natural Product Reports*. 2004;21(4):539-573. DOI: 10.1039/B311404J

Winkel B.S.J. The biosynthesis of flavonoids. In: E. Grotewold (ed.). *The Science of Flavonoids*. New York, NY: Springer; 2008. p.71-95. DOI: 10.1007/978-0-387-28822-2_3

Xu J., Wang X., Guo W. The cytochrome P450 superfamily: key players in plant development and defense. *Journal of Integrative Agriculture*. 2015;14(9):1673-1686. DOI: 10.1016/S2095-3119(14)60980-1

Yoshida K., Mori M., Kondo T. Blue flower color development by anthocyanins: from chemical structure to cell physiology. *Natural Product Reports*. 2009;26(7):884-915. DOI: 10.1039/B800165K

Zabala G., Vodkin L.O. A rearrangement resulting in small tandem repeats in the *F3'5'H* gene of white flower genotypes is associated with the soybean *W1* locus. *Crop Science*. 2007;47(S2):113-124. DOI: 10.2135/cropsci2006.12.0838tpg

Информация об авторах

Анастасия Александровна Слободкина, младший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, a.slobodkina@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-2333-1980

Андрей Валерьевич Павлов, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, avpavlov77@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-5098-4904

Елизавета Александровна Пороховинова, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, e.porohovinova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8328-9684

Information about the authors

Anastasia A. Slobodkina, Associate Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, a.slobodkina@vir.nw.ru, https://orcid.org/0000-0003-2333-1980

Andrey V. Pavlov, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, avpavlov77@yandex.ru, https://orcid.org/0000-0002-5098-4904

Elizaveta A. Porokhovinova, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, e.porohovinova@mail.ru, https://orcid.org/0000-0002-8328-9684

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

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

Статья поступила в редакцию 17.10.2024; одобрена после рецензирования 03.02.2025; принята к публикации 24.02.2025.
The article was submitted on 17.10.2024; approved after reviewing on 03.02.2025; accepted for publication on 24.02.2025.

Издания ВИР: Методические указания. 2024 г.

Новикова, Л. Ю. Методы статистической обработки фенотипических данных коллекций генетических ресурсов растений / Л. Ю. Новикова ; под научной редакцией И. Г. Лоскутова ; рецензенты: Л. Л. Малышев, М. О. Бурляева ; Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Национальный центр генетических ресурсов растений. – Санкт-Петербург : ВИР, 2024. – 52 с. – (Методики сбора, хранения, комплексной оценки и использования образцов генетических ресурсов растений). – ISBN 978-5-907780-08-8

В методическом пособии представлены наиболее известные статистические методы, используемые при анализе данных по изучению фенотипического разнообразия коллекций генетических ресурсов растений (ГРР). Подробно описана последовательность действий по разностороннему статистическому анализу результатов наблюдений, полученных при оценке образцов, хранящихся в коллекциях ГРР: постановка типовых задач, выбор метода статистического анализа, решение в пакете прикладных программ Statistica 13.3, интерпретация полученных результатов. Представлены методы: визуализации данных, оценки основных статистических характеристик выборки, подбора закона распределения; дисперсионный, корреляционный, регрессионный, кластерный анализ, анализ главных компонент и непараметрические статистические подходы.

Методические указания по менеджменту и поддержанию мировых коллекций овощных и бахчевых культур ВИР / А. М. Артемьева, Т. М. Пискунова, Т. В. Хмелинская, Д. В. Соколова, И. В. Гашкова, А. Б. Курина, О. А. Зверева, Д. Л. Корнюхин, Д. А. Фатеев, В. В. Шумилина, М. М. Игумнова ; под научной редакцией А. М. Артемьевой ; рецензенты: Э. Б. Хатефов, О. Н. Пышная ; Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Национальный центр генетических ресурсов растений. – Санкт-Петербург : ВИР, 2024. – 104 с. – (Методики сбора, хранения, комплексной оценки и использования образцов генетических ресурсов растений). – ISBN 978-5-907780-11-8

Методические указания, подготовленные коллективом сотрудников отдела генетических ресурсов овощных и бахчевых культур, включают состав коллекции овощных и бахчевых культур ВИР (52,5 тысячи образцов, 610 видов 32 семейств), ботаническое описание, классификации, агробиологические и агротехнические особенности культур с учетом зональности в связи с организацией семеноводства для поддержания и размножения. В разделе «Менеджмент» показана работа с образцами с момента поступления их в ВИР до углубленной оценки, включения в базовый каталог и закладки на низкотемпературное хранение.

Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя, овса и ржи / И. Г. Лоскутов, О. Н. Ковалева, Е. В. Блинова, И. В. Сафонова ; под научной редакцией И. Г. Лоскутова ; рецензенты: М. А. Вишнякова, Е. В. Зуев ; Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Национальный центр генетических ресурсов растений. – 5-е изд., доп. и перераб. – Санкт-Петербург : ВИР, 2024. – 104 с. – (Методики сбора, хранения, комплексной оценки и использования образцов генетических ресурсов растений). – ISBN 978-5-907780-09-5

В настоящих методических указаниях определены принципы привлечения нового материала в коллекцию отдела, рассмотрена последовательность работ по каталогизации, уделено внимание ведению баз данных для формирования разных типов коллекций. Впервые описана процедура размножения диких родичей ячменя, овса и ржи, а также представлена методика гибридизации этих культур. Наиболее подробно изложена методика первичного изучения новых образцов, включая проведение фенологических наблюдений, оценку основных биологических и хозяйственно ценных признаков, устойчивости к болезням и вредителям. Расширены подходы по математической обработке результатов изучения образцов коллекции с применением программ по статистике. Представлены приложения по классификациям ячменя, овса и ржи, по характеристикам основных заболеваний и по структуре обязательных полей паспортной базы данных.

Малышев, Л. Л. Методические указания по работе с коллекцией кормовых культур / Л. Л. Малышев, Е. А. Дзюбенко, Н. Ю. Малышева ; под научной редакцией М. А. Вишняковой, И. Г. Лоскутова ; рецензенты: Е. В. Зуев, А. В. Павлов; Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Национальный центр генетических ресурсов растений. – Санкт-Петербург : ВИР, 2024. – 52 с. – (Методики сбора, хранения, комплексной оценки и использования образцов генетических ресурсов растений). – ISBN 978-5-907780-10-1

Представлены особенности работы с коллекцией многолетних кормовых культур, приводится схема работы с образцами коллекции, методы поддержания образцов, методика первичного агробиологического изучения, сопутствующие учеты и наблюдения, основные болезни и вредители кормовых культур.

Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции /
Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding

Научный рецензируемый журнал /
Scientific Peer-Reviewed Journal

ISSN 2227-8834 (Print); ISSN 2619-0982 (Online)
4 выпуска в год (ежеквартально) / Publication frequency: quarterly
https://elpub.vir.nw.ru; e-mail: **trudyVIR@vir.nw.ru**

Языки: русский, английский / Languages: Russian, English
Индексируется в РИНЦ (НЭБ), Scopus, RSCI, DOAJ, AGRIS, входит в перечень изданий, публикации которых учитываются Высшей аттестационной комиссией России (ВАК РФ) при защите диссертаций на соискание ученых степеней кандидата и доктора наук / Indexed/abstracted by the Russian Science Citation Index on eLIBRARY.RU platform, Scopus, Russian Science Citation Index (RSCI) on the Web of Science platform, DOAJ, AGRIS, included in the list of publications recognized by the Russian Higher Attestation Commission (VAK RF) when candidate and doctoral dissertations are defended.

Открытый доступ к полным текстам / Open access to full texts
https://elpub.vir.nw.ru
http://www.vir.nw.ru/trudy
https://www.elibrary.ru/contents.asp?titleid=27909

Требования к статьям и правила рецензирования, электронный архив в открытом доступе и иная дополнительная информация размещены на сайте журнала **https://elpub.vir.nw.ru** / Full information for authors, reviewers, and readers (open access to electronic versions and subscription to print editions) can be found at **https://elpub.vir.nw.ru**

Прием статей через электронную редакцию на сайте журнала **https://elpub.vir.nw.ru**.
Предварительно необходимо зарегистрироваться как автору, затем в правом верхнем углу страницы выбрать «Отправить рукопись». После завершения загрузки материалов обязательно выбрать опцию «Отправить письмо», в этом случае редакция автоматически будет уведомлена о получении новой рукописи / Manuscripts are accepted via the online editing resource at the Journal's website **https://elpub.vir.nw.ru**. The sender needs to register as the author and select in the upper righthand corner "Send a manuscript". After the loading of the materials, the option "Send a letter" is to be chosen, so that the editors would be automatically informed that a new manuscript has been received.

Научный редактор: *Е.А. Соколова*
Корректура: *А.Г. Крылов*
Компьютерная верстка: *А.В. Иванов*

Адрес редакции:
Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42
Тел.: (812) 314-49-14; e-mail: trudyVIR@vir.nw.ru; i.kotielkina@vir.nw.ru

Почтовый адрес редакции
Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42, 44

Подписано в печать 28.03.2025. Формат 70×100 1/8.
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Печ. л. 36,25. Тираж 100 экз. Заказ № 385/1.

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Федеральный исследовательский центр
Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова» (ВИР),
редакционно-издательский сектор ВИР

Россия, 190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, д. 42

ООО «Р-КОПИ»
190000, Санкт-Петербург, пер. Гривцова, д. 6, литер Б