

Тетянников Николай Валерьевич

**ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВНУТРИВИДОВОГО
РАЗНООБРАЗИЯ *HORDEUM VULGARE* L. И ЕГО ИСПОЛЬЗОВАНИЕ
ДЛЯ СОЗДАНИЯ НОВЫХ ФОРМ**

06.01.05 – Селекция и семеноводство сельскохозяйственных растений

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата сельскохозяйственных наук

Москва - 2019

Работа выполнена в федеральном государственном автономном образовательном учреждении высшего образования «Тюменский государственный университет»

- Научный руководитель:** **Боме Нина Анатольевна**
доктор сельскохозяйственных наук, профессор, заведующий кафедрой ботаники, биотехнологии и ландшафтной архитектуры, ФГАОУ ВО «Тюменский государственный университет»
- Официальные оппоненты:** **Щенникова Ирина Николаевна**
доктор сельскохозяйственных наук, доцент, заведующий лабораторией селекции и первичного семеноводства ячменя ФГБНУ «Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н.В. Рудницкого»
- Ерошенко Любовь Михайловна**
кандидат сельскохозяйственных наук, и.о. заведующего лабораторией селекции и первичного семеноводства ярового ячменя ФГБНУ «Федеральный исследовательский центр «Немчиновка»
- Ведущая организация:** **ФГБНУ Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук»**

Защита диссертации состоится «23» мая 2019 г. в 13³⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 006.035.02 на базе Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства» по адресу: 115598, г. Москва, ул. Загорьевская, 4, тел: (495) 329-51-66, факс (495) 329-31-66, e-mail: dissovet@vstisp.org.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ФГБНУ «Всероссийский селекционно-технологический институт садоводства и питомниководства» и на сайте института в интернете: <http://vstisp.org>.

Автореферат разослан « ____ » _____ 2019г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Сорокопудова О.А.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Яровой ячмень занимает одно из лидирующих мест среди зерновых культур в России. За последние годы его посевы на территории Тюменской области составили около 130 тыс. га, а урожайность в среднем – 24,0 ц/га (ЕМИСС, Государственная статистика, 2017). Зерно ячменя используется в пищевой и пивоваренной промышленности, а также на корм животным (Берзин, Сурин, 1972; Опанасюк, 2013).

Климатические условия Тюменской области отличаются резкой контрастностью. Часто, возделываемые культуры подвергаются воздействию весенних заморозков, повышенных или пониженных температур, избытка или недостатка влаги, как в раннем онтогенезе, так и в течение всего вегетационного периода, что приводит к снижению качества и количества получаемой продукции (Агроклиматические ресурсы..., 1972; Боме, 2014). Для селекции ячменя остаются актуальными вопросы создания, улучшения и подбора новых сортов, адаптированных к конкретным условиям среды и проявляющих высокие показатели по хозяйственно-ценным признакам (Заушинцена, 2009; Сурин, 2011; Сурин и др., 2018).

Степень разработанности темы. Вопросам изучения и сохранения генетических ресурсов растений, выделения источников ценных признаков посвящен ряд научных работ (Сурин, Ляхова, 1993; Ковригина, Заушинцена, 2010; Аниськов и др., 2016; Герасимов, 2018). Для северных регионов с низким биоклиматическим потенциалом необходимы методы создания и оценки форм растений, устойчивых к биотическим и абиотическим стрессам. Для решения этих задач широко и успешно применяют метод экспериментального мутагенеза (Прийлинн, Шнайдер, 1984; Шевцов и др., 1984; Володин и др., 1989; Дудин, Балахонцева, 2013; Raina et al., 2016; Лаштабова и др., 2017), но дальнейшее развитие мутационной селекции связано с поиском новых мутагенных факторов. В решение вопросов оптимального экологического размещения сортов культурных растений существенный вклад вносят работы А.А. Жученко (1988, 2004), но требуется агроэкологическое обоснование для конкретных почвенно-климатических условий.

Цель исследования – комплексная эколого-биологическая оценка коллекции ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.), выделение ценного исходного материала для адаптивной селекции Северного Зауралья и обоснование применения химического мутагена фосфемиды для создания новых форм.

Задачи исследования:

- изучить особенности роста и развития образцов различного эколого-географического происхождения из мировой коллекции ФГБНУ ФИЦ «Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР) по фенотипическому проявлению ценных селекционных признаков и биологических свойств;

- на основании комплексной оценки выделить генотипы с высоким адаптивным потенциалом;

- определить реакцию трёх коллекционных образцов ячменя на действие химического мутагена фосфемида по чувствительности, мутабельности и изменчивости количественных признаков;

- изучить влияние агроэкологических условий сельскохозяйственной территории Тюменской области на формирование адаптивных и продуктивных свойств сортов ячменя;

- сформировать коллекцию исходного материала ячменя, адаптированного к условиям северных широт для селекционного использования.

Научная новизна. Впервые в условиях Северного Зауралья оценено внутривидовое разнообразие *H. vulgare* на примере 146 коллекционных образцов, относящихся к подвидам двурядного и многорядного ячменя, 40 разновидностям. Для селекционных программ выделены новые ценные источники по показателям всхожести семян, выживаемости растений, устойчивости к полеганию и тёмно-бурой пятнистости, элементов продуктивности.

Впервые обоснована возможность применения химического мутагена фосфемида для получения новых форм с целью увеличения генетического и морфологического разнообразия ячменя. Установлены оптимальные концентрации фосфемида (0,002%; 0,01%) для обработки семян и получения мутантных популяций, различающихся по частоте и спектру мутаций.

Выявлены особенности формирования урожайности сортов ячменя, выращенных из семян разных агроэкологических зон сельскохозяйственной территории Тюменской области. Изучен адаптивный потенциал культуры в меняющихся условиях внешней среды, на примере государственных сортоиспытательных участков Тюменской области. Установлено, что реализация продуктивности сортов зависит от агроэкологического происхождения посевного материала.

Теоретическая значимость. Данная работа вносит вклад в совершенствование теоретических основ и методов изучения исходного материала *H. vulgare*, определения реакции генотипов на агроклиматические факторы среды. Изучены закономерности формирования признаков продуктивности ячменя в различных условиях выращивания. По вкладу средовой, генотипической изменчивости и их взаимодействия в общее фенотипическое варьирование получены значимые различия по изученным признакам. Выявлены наиболее информативные признаки с высокими корреляционными связями, определяющими адаптивный потенциал культуры. Предложена экспресс-диагностика содержания хлорофилла в листьях с использованием оптического счетчика SPAD 502 (Minolta Camera Co, Ltd, Токио, Япония). Показана эффективность применения мутагена фосфемида в концентрациях 0,002 и 0,01% для получения форм ячменя с улучшенными признаками. Установлены различия по изменчивости количественных признаков сортов ячменя при посеве семенами разных репродукций с шести государственных сортоиспытательных участков Тюменской области.

Практическая значимость. Выделенные из коллекции источники ценных признаков и полученные методом химического мутагенеза изменённые формы рекомендуются в качестве исходного материала и переданы для внедрения в

селекционный процесс других научно-исследовательских учреждений: ФГБОУ ВО «ГАУ Северного Зауралья» (Россия, г. Тюмень); ТОО «НПЦ ЗХ им. А.И. Бараева» (Казахстан, п. Шортанды-1); УО «БГСХА» (Беларусь, г. Горки).

Доля влияния факторов, корреляционные связи, характер изменчивости селекционных признаков растений ячменя могут быть использованы при составлении программ адаптивной селекции, разработке модели сорта для конкретных почвенно-климатических условий. Генетическое и морфологическое разнообразие *H. vulgare*, индуцированное фосфемидом, расширяет генофонд Института биологии Тюменского государственного университета (ТюмГУ). Методы полевых исследований, статистической обработки экспериментальных данных используются в учебном процессе ТюмГУ по направлениям: 06.04.01 Биология (магистерская программа «Биотехнология»), 06.03.01 Биология (бакалавриат).

Методология и методы исследований основаны на комплексном подходе и общепризнанных методиках. В работе применялись аналитические, экспериментальные (лабораторные и полевые опыты), статистические (математическая обработка полученных данных) методы исследований.

Положения, выносимые на защиту:

1. По реакции на абиотические и биотические факторы окружающей среды у коллекционных образцов ячменя наблюдается значительная генетическая гетерогенность.

2. Применение химического мутагена фосфемиды в оптимальных концентрациях водного раствора эффективно для увеличения генетической изменчивости ячменя и отбора селекционно-ценных форм.

3. Агробиологическое обоснование подбора сортов ячменя по изменчивости биологических свойств семян и зерновой продуктивности.

Степень достоверности результатов. Работа выполнена автором самостоятельно с применением современных методов, оборудования и статистической обработки экспериментального материала. Степень достоверности результатов обеспечивается постановкой необходимого количества опытов, значительным объёмом фактического материала, воспроизводимостью.

Апробация результатов. Основные результаты исследования апробированы на Международных научных, научно-практических конференциях и форумах: «Окружающая среда и менеджмент природных ресурсов» (Тюмень, 2014); «Актуальные и новые направления в селекции и семеноводстве сельскохозяйственных культур» (Владикавказ, 2017); «Проблемы экологии и сельское хозяйство в XXI веке» (Москва, 2017); «Селекционно-генетическая наука и образование (Парийские чтения)» (Умань, Украина, 2018); VIOTESH «Биотехнология: состояние и перспективы развития» (Москва, 2018), Всероссийских научно-практических конференциях: «Роль молодых учёных в инновационном развитии сельского хозяйства» (Москва, 2017); «Тобольск научный - 2017» (Тобольск, 2017); «Современные подходы и методы в защите растений» (Екатеринбург, 2018), Национальной научно-практической конференции «Наследие Н.И. Вавилова в современной науке» (Новосибирск, 2017), Всероссийском конкурсе

фонда содействия развитию малых форм предприятий в научно-технической сфере «УМНИК-2014» (Тюмень, 2014).

Личный вклад автора заключается в проведении лабораторных и полевых экспериментов, обобщении и анализе полученных данных, написании и оформлении отчётов, статей и текста диссертации.

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 14 печатных работ, из них 4 в рецензируемых научных изданиях, рекомендованных ВАК РФ, в том числе 1 статья в международной базе данных Web of Science, 10 – в других изданиях.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 166 страницах печатного текста с 29 приложениями, иллюстрирована 38 таблицами и 30 рисунками; состоит из введения, 5 глав, заключения, практических рекомендаций. Список литературы включает 264 источников, в том числе 33 на иностранном языке.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. Обзор литературы

Представлена народнохозяйственная ценность *H. vulgare*. Дана систематическая и морфолого-биологическая характеристика вида. Приводится обоснование значимости изучения и сохранения генетического разнообразия растений, создания исходного материала. Рассматривается эффективность использования в селекции метода индуцированного мутагенеза.

2. Объекты, методы исследования и условия проведения экспериментов

Исследование проведено в 2015-2018 гг. на кафедре ботаники, биотехнологии и ландшафтной архитектуры Института биологии ТюмГУ. Полевая часть работы выполнена на экспериментальном участке биостанции ТюмГУ «Озеро Кучак», Нижнетавдинского района Тюменской области. Почва участка окультуренная, дерново-подзолистая, супесчаная, рН почвы – 6,6, гумус – 3,67% (ГОСТ 26423-85).

Гидротермический коэффициент (ГТК) Г.Т. Селянинова (1930) рассчитан по формуле $ГТК = R/0,1 * \sum t$, где R – сумма осадков, мм, $\sum t$ – сумма среднесуточной температуры воздуха $<10^{\circ}C$.

Опыт 1. Оценка коллекционных образцов *Hordeum vulgare* L. по комплексу селекционно-ценных признаков (2015-2017 гг.). Объект исследования – 146 образцов ячменя из 20 стран мира, относящихся к двум подвидам: двурядный – *ssp. distichon* (L.) Körn. и многорядный – *ssp. vulgare* и 40 ботаническим разновидностям (двурядный – 18 разновидностей, многорядный – 22). Большая часть материала получена из мировой коллекции ВИР, 6 образцов из НПЦ зернового хозяйства им. А.И. Бараева (Казахстан). В качестве стандартов взяты районированные сорта Ача и Абалак (*var. nutans*). Полевое исследование проведено в соответствии с методическими указаниями ВИР по изучению и сохранению коллекции ячменя (2012) и методике полевого опыта (Доспехов, 1985, 2014). Описание морфологических признаков выполнено согласно международному классификатору СЭВ рода *Hordeum* L. (1983).

Опыт 2. Изучение влияния химического мутагена фосфемида на агробиологические признаки ячменя (2016-2018 гг.). Объект исследования - три образца: Зерноградский 813 (к-30453, Россия, var. *erectum*), Dz02-129 (к-22934, Эфиопия, var. *nigripallidum*), С.И. 10995 (к-30630, Перу, var. *sinicum*), различающиеся по происхождению, морфологическим признакам и биологическим свойствам. Сухие семена обрабатывали водным раствором фосфемида (диэтиленимид 2-амидопиримидилфосфорная кислота) в концентрациях 0,002% ($2 \cdot 10^{-3}M$) и 0,01% ($1 \cdot 10^{-2}M$), экспозиция 3 часа. Затем семена промывали в проточной водопроводной воде в течение 40 минут (Вайсфельд, 2010, 2016). Мутагеном обработано по 300 семян каждого образца. Контроль – семена, выдержанные в дистиллированной воде. Посев в полевых условиях для получения первого поколения (M_1) осуществляли блоками для каждого варианта по 25 семян в 4-кратной повторности. Растения M_1 убирали индивидуально. Посев второго поколения (M_2) проводили семьями (потомство колосьев с растений M_1) по 20 семян в каждой. Всего высеяно 286 семей. Путем визуальных наблюдений и описания растений M_2 в период вегетации отобраны измененные по морфологическим признакам и биологическим свойствам формы в контрольных и обработанных мутагеном популяциях. В третьем поколении (M_3) семена, собранные с растений, имеющих фенотипические отклонения от исходного образца в M_2 , высеивали семьями по 20 шт., всего – 112 семей. В M_3 учитывали процент семей, в которых наследовался измененный признак.

Опыт 3. Изучение агроэкологического эффекта формирования семян на выраженность селекционно-ценных признаков ячменя. Исследование проведено на 13 сортах ячменя (Бейсик, Татум, Чероки, Помпе, Саломе, Сольдо, Абалак, Атико, Лаурика, Фабиола, Ача, Ворсинский, Челябинский 99). Семена двух репродукций (2015, 2016 гг.) выращены на опытных полях шести государственных сортоиспытательных участков (ГСУ) Тюменской области, расположенных в четырёх агроэкологических зонах. Изучение агроэкологического эффекта на селекционно-ценные признаки ячменя выполнено в 2016-2017 гг. на экспериментальном участке биостанции «Озеро Кучак» в соответствии с методикой государственного сортоиспытания (1989). Анализ и обобщение данных ГСУ проведён по материалам сортового районирования сельскохозяйственных культур и результатов испытания по Тюменской области (Выдрин, Федорук, 2015, 2016, 2017).

Во всех опытах статистическая обработка экспериментальных данных выполнена методами дисперсионного и корреляционного анализа (Доспехов, 1985, 2014; Лакин, 1990), с использованием программного обеспечения STATGRAPHICS, STATISTICA 7 (StatSoft). Для средних величин рассчитаны стандартная ошибка (S_x), коэффициент вариации (CV, %), достоверность различий по критерию Стьюдента. Построение диаграмм «ящик с усами» выполнено по методике Джона Тьюки, изложенной в работе A. Field et al. (2012).

Метеорологические условия в годы проведения полевых опытов

Вегетационные периоды 2015-2018 гг. значительно отличались по тепло- и влагообеспеченности. Прорастание семян и появление всходов проходили при достаточном увлажнении в 2015 и 2017 гг. – 49,3 и 65,2 мм (норма 45,0 мм). Во второй год исследования отмечался дефицит влаги (5,8 мм), на фоне повышенных

среднесуточных температур воздуха (на 1,1°C выше нормы). Май 2018 г. характеризовался пониженной температурой воздуха (на 3,1°C ниже нормы) и обильным увлажнением (82,3 мм). Vegetация растений в июне сопровождалась сильным переувлажнением в первый (85,8 мм) и третий (107,0 мм) годы исследования (норма осадков – 55,0 мм). Температура воздуха была выше или на уровне нормы в первые три года исследования, и ниже нормы на 2,1°C в 2018 г. В июле во все годы сумма осадков была ниже многолетнего значения. Созревание зерна в августе проходило при недостатке осадков и повышенной температуре (на 1,2-5,4°C) в 2016 и 2017 гг.; 2015 г. отличался повышением температуры в мае, июне (на 2,1; 2,9°C) и резким снижением в июле и августе (на 2,4; 2,7°C). В целом вегетационные периоды 2015, 2017 гг. были влажными (ГТК=1,5-1,6). Избыточным переувлажнением характеризовался вегетационный период 2018 г. (ГТК=2,0), засушливыми условиями 2016 г. (ГТК=0,7).

3. Оценка коллекционных образцов *Hordeum vulgare* L. по комплексу селекционно-ценных признаков

Полевая всхожесть семян, биологическая устойчивость и выживаемость растений ячменя как показатели адаптации к меняющимся условиям среды. На способность семян к прорастанию оказывают влияние условия формирования, плотность почвы, температура воздуха и почвы, которые не всегда находятся в оптимуме (Боме, 2003; Пакуль, 2007; Лыкова, 2008; Бешкильцева, 2009; Боме, 2012; FAO, 2016). Определена возможность использования показателей полевой всхожести семян, биологической устойчивости и выживаемости растений в период вегетации в качестве информативных критериев адаптивных свойств растений в различных экологических условиях.

Таблица 1 - Полевая всхожесть семян, выживаемость и биологическая устойчивость образцов ячменя в различных условиях выращивания (среднее за 2015-2017 гг.), %

Показатели	ПВ	*ВР	**БУ
$X_{cp} \pm S_x$	52,0±0,79	89,0±0,68	52,6±0,82
min	37,5±11,63	54,2±11,22	20,3±2,10
max	78,7±1,27	99,3±0,33	73,7±6,05
St ₁ Ача	67,6±7,64	92,8±6,83	61,2±8,31
St ₂ Абалак	63,5±7,25	93,1±6,42	57,9±6,82
CV,%	16,29	9,31	19,03

Примечание: ПВ – полевая всхожесть, ВР – выживаемость растений, БУ – биологическая устойчивость. Отношение числа растений: * – к числу всходов; ** – к числу высеянных семян.

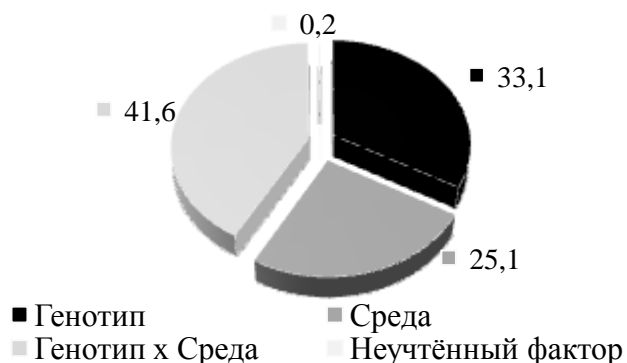
С. I 11071 (к-30711, Перу, var. *parallelum* – 78,7±1,27% (CV=2,80%). Установлены различия по силе влияния факторов на полевую всхожесть семян (рис. 1). В большей степени данный признак зависел от взаимодействия «генотип x среда» – 41,6%.

На основании усреднённых данных по 146 образцам за 2015-2017 гг. установлено, что наибольшую чувствительность к факторам окружающей среды ячмень проявлял в период прорастания семян и формирования всходов (табл. 1), что определяло количество вегетирующих растений и их зерновую продуктивность. Выделено 17 образцов, достоверно превысивших лучший стандарт по полевой всхожести семян.

За три года высокую полевую всхожесть и выживаемость показали Arni 7 (к-25783, Германия, var. *pallidum*) – 81,7±8,99% (CV=19,07%) и

Таким образом, способность образцов ячменя адаптироваться к меняющимся факторам среды определялась особенностями генотипа во взаимосвязи с метеорологическими условиями вегетационных периодов.

Результаты дисперсионного анализа по полевой всхожести семян



Источник варьирования	df	mS	F факт.
A (генотип)	145	831,08	897,79*
B (среда)	2	45712,40	49381,41*
A x B	290	523,57	565,60*
Неучтённый фактор	876	0,92	-

Примечание: df – степень свободы; mS – средний квадрат; F факт. – фактическое значение критерия Фишера; вариация достоверна при 95% уровне значимости: * – $P < 0,05$.

Рисунок 1 - Доля влияния факторов на полевую всхожесть семян ячменя, % (2015-2017 гг.).

Высота и устойчивость растений ячменя к полеганию. Одна из распространённых проблем хлебных злаков - полегание посевов, которое приводит к снижению их продуктивности. В ряде работ отмечается тесная связь полегания с высотой растений (Ковригина, Заушинцева, 2010; Сурин, Ковригина, 2010; Ерешко и др., 2012; Филиппова, Алабушева, 2014; Захаров и др., 2014).

Высота растений изученных образцов в 2015, 2016, 2017 гг. изменялась в широких пределах и составила в среднем по коллекции 64,8; 90,6; 85,5 см соответственно. Распределение на группы показало, что высота растений 51,4%



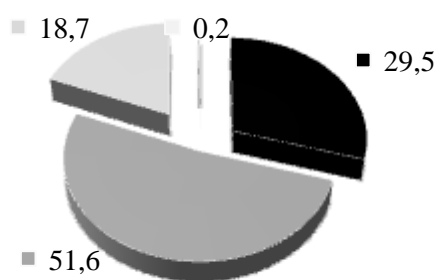
0 10 20 30 40 50 60
 ■ средневысокие (96-110 см); □ среднерослые (81-95 см);
 ■ средненизкие (71-80 см); ■ низкорослые (61-70 см);
 ■ очень низкие (41-60 см); ■ карликовые (<41 см);

Рисунок 2 - Распределение образцов ячменя в коллекции по высоте растений (фаза колошения), %, 2015-2017 гг. (Международный классификатор..., 1983).

(84,0-106,9 см), в 2017 г. Значительное полегание (у 64% образцов) отмечено в 2016 г. в периоды колошения и налива зерна, что связано с ливневыми дождями, сопровождаемыми сильным ветром. Между высотой и устойчивостью растений к полеганию за 2015-2017 гг. отмечена средняя корреляционная связь ($r = -0,38$). Стабильная устойчивость к полеганию в исследуемые вегетационные периоды отмечена у 37 образцов (9 баллов) из 13 стран и относящихся к 14 ботаническим разновидностям: *himalayense*, *coeleste*, *parallelum*, *pallidum*, *nutans*, *erectum*, *brachyatherum*, *nigripallidum*, *breviaristatum*, *glabrideficiens*, *griseinudiinermis*, *steudelii*, *rubrum*, *dupliatum*.

Выявлены значительные различия между образцами по устойчивости к полеганию. Низкой устойчивостью (3 балла) характеризовался один образец из Бразилии (к-30398; var. *nutans*) с высотой растений 44,9 см, в 2015 г. и четыре образца из АРЕ и Украины

На формирование фенотипической изменчивости высоты растений, наибольшее влияние оказывал фактор «среда» (51,6%) (рис. 3).



- Генотип
- Среда
- Генотип x Среда
- Неучтённый фактор

Рисунок 3 - Доля влияния факторов на изменчивость высоты растений ячменя, % (2015-2017 гг.).

Длина главного колоса. Одним из признаков, в той или иной степени определяющим потенциальную урожайность растений, является длина колоса (Железнов и др., 2014; Иванов, 2014; Тимошенкова, Самуилов, 2016). В среднем за 2015-2017 гг. длина колоса без учёта остей изменялась от $4,3 \pm 0,45$ см (Spartan, к-24013, Чехословакия, var. *nutans*) до $10,9 \pm 0,40$ см (L.AHOR 2553/66, к-20045, Эфиопия, var. *subinermis*). Среднее значение по коллекции – $7,4 \pm 0,09$ см (CV=16,01%). Большинство образцов (52,1%) формировали колос длиной 7,1-9,0 см (Ача и Абалак $7,3 \pm 0,05$; $7,4 \pm 0,25$ см соответственно). К генотипам, достоверно превышающим стандарты, отнесён 21 образец, из них 17 – остистые формы (к-698; к-30436; к-30683; к-15233; к-23357; к-25746; к-22728; к-24813; к-25737; к-24826; к-20227; к-26620; к-22226; к-22236; к-24979; к-23976; к-25682), 3 – фуркатные (к-30630; к-24656; к-24823) и одна безостая форма (к-20045). Более половины (54,8%) материала характеризовалась низкой изменчивостью признака, средняя изменчивость (CV=10-25%) зарегистрирована у 62 образцов, высокая (CV>25%) – у четырёх образцов.

Известно, что даже при сильном угнетении листьев растений, ости злаковых культур способны принимать активное участие в процессе фотосинтеза, обмене веществ, повышают транспирацию и газообмен (Донцова, Филиппов, 2014). Длина колоса с остями в среднем за 2015-2017 гг. составляла $20,1 \pm 0,17$ см, при варьировании от $13,5 \pm 0,23$ см (С.И. 2253, к-25666, США, var. *revelatum*) до $24,1 \pm 0,66$ см (De printermpre, к-23491, Франция, var. *nudum*); Ача – $20,7 \pm 0,32$ см; Абалак – $20,4 \pm 0,29$ см. Длина колоса 51,8% образцов изменялась от 19,1 до 22,0 см, в группе с длиной менее 19,0 см было 26,3%, более 22,0 см – 21,9%. На уровне стандарта по данному признаку были 64,2% образцов, 11,7% были достоверно выше. Наибольшая корреляция длины колоса отмечена с высотой растений ($r=0,51-0,57$). В то же время с массой 1000 зёрен ($r=0,25-0,44$), массой зерна с растения ($r=0,22-0,29$), массой зерна с 1 м^2 ($r=0,19-0,30$), сопряжённость была менее выражена. Взаимосвязь между признаками была выше у остистых форм.

Ассимиляционная поверхность листьев. Важная роль в фотосинтезе растений и формировании урожая принадлежит листовой поверхности (Физиология и биохимия..., 2005; Иеронова, 2009). Площадь листовой пластинки (S) рассчитана

Результаты дисперсионного анализа по высоте растений

Источник варьирования	df	mS	Fфакт.
A (генотип)	145	669,45	1634,05*
B (среда)	2	24936,40	207319,77*
A x B	290	212,49	518,68*
Неучтённый фактор	876	0,41	-

Примечание: см. рис. 1.

по формуле: $S = L \times D \times 0,67$, где L - длина, см; D - ширина, см; 0,67 – коэффициент пересчета (Аникеев, Кутузов, 1961). Средние значения площади флагового листа по коллекции существенно отличались по годам (см²): 2015 – $6,1 \pm 0,22$; 2016 – $9,9 \pm 0,31$; 2017 – $8,2 \pm 0,27$; 2015-2017 – $8,1 \pm 0,22$; Ача – $6,0 \pm 0,42$; Абалак – $5,9 \pm 0,60$ ($CV=0,79-69,24\%$). Наибольшая площадь зарегистрирована у 15 образцов, из них 10 относятся к подвиду многорядного ячменя, 5 – подвиду двурядного. Наиболее типовыми для растения принято считать признаки вторых сверху листьев на побеге (Культурная флора СССР: Т2, 1990). Площадь второго листа за 2015-2017 гг. составила $17,9 \pm 0,35$ см² (Ача – $14,3 \pm 0,86$ см², Абалак – $15,5 \pm 0,75$ см²). Достоверное превышение над лучшим стандартом обнаружено у 15 образцов, из них 11 выделились и по площади флагового листа. Максимальная площадь листа (30,6 см²) отмечена у Nepal b14-7 (к-24656, var. *trifurcatum*). В формировании площади флагового и второго листьев равнозначная роль принадлежит их длине ($r=0,79; 0,79$) и ширине ($r=0,86; 0,82$).

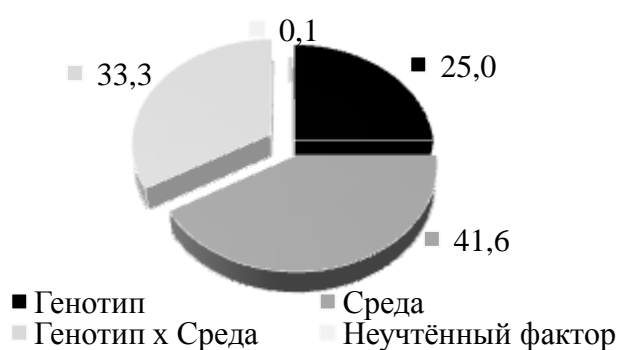
Одним из критериев отбора форм растений устойчивых к стрессам является содержание хлорофилла в листьях. Экспресс-диагностику в полевых условиях без изъятия растений из фитоценоза проводят с помощью оптического счетчика хлорофилла SPAD 502 (Minolta Camera Co, Ltd, Токио, Япония) (Buschmann et al., 2013; Zhu et. al., 2013; Kendal, 2015). Количество хлорофилла в листьях в фазу выхода в трубку (2017 г.) варьировало от 26,3 (Comfort f8, к-24678, США, var. *breviaristatum*) до 54,8 (С.І. 11086, к-30666, Перу, var. *pyramidatum*), (среднее по коллекции – $38,9 \pm 0,41$; Ача – $46,0 \pm 1,00$; Абалак – $41,0 \pm 1,09$) ед. SPAD. Образцы распределены на четыре группы по индексу хлорофилла (отношение ед. SPAD к площади флаг-листа): $>3,0$ низкий (19 образцов); 3,1-7,0 средний (91); 7,1-10,0 высокий (29); $10,1 <$ очень высокий (7). Корреляция между площадью флагового листа с индексом хлорофилла обратная сильная ($r=-0,82$), Выявлена средней силы связь содержания хлорофилла с числом продуктивных стеблей ($r=0,32$) и урожайностью ($r=0,30$). О связи между содержанием хлорофилла по показаниям SPAD и признаками продуктивности для некоторых видов растений сообщает J. Udding et. al. (2007).

Оценка устойчивости ячменя к грибным болезням. Одной из причин, ограничивающей эффективность возделывания ячменя, является его подверженность воздействию более 40 известных возбудителей болезней (Афанасенко, 2013; Шешегова и др., 2016; Астапчук, 2017). В годы исследования растения ячменя поражались тёмно-бурой пятнистостью (возбудитель *Helminthosporium sativum* Pammel., Kinget Bakke. syn.: *Bipolaris sorokiniana* (Saac) Shoem) (Пересыпкин, 1974; Тырышкин, 2016). При оценке образцов по степени поражённости листьев и устойчивости к болезни использовали шкалу Э.Э. Гешеле (1978) и международного классификатора СЭВ (1984). В относительно засушливых условиях 2016 г. большая часть образцов (82,4%), включая стандарты, характеризовалась высокой восприимчивостью к поражению тёмно-бурой пятнистостью. Среднюю устойчивость к болезни проявили 23 образца; высокоустойчивых генотипов не обнаружено. В 2017 г. у 55,8% (81 шт.) наблюдалась средняя устойчивость к болезни, изменился характер распределения по группам. Сократилась доля восприимчивых образцов до 18,5%, появилась группа

(37 образцов или 25,3%) с высокой устойчивостью. У стандартов высокую устойчивость продемонстрировал Ача, среднюю – Абалак. Степень поражения и распространённость фитопатогенных грибов, а также устойчивость генотипов к болезни в большей степени определялась метеорологическими условиями. Например, С.І.11074 (к-30664, Перу, var. *trifurcatum*) в 2017 г. был без признаков поражения, а в 2016 г. устойчивость к болезни была низкая. Стабильную устойчивость к фитопатогенным грибам проявили образцы из Перу (к-30666, к-30656), Казахстана (к-0,01), Сирии (к-30367) и Украины (к-22050).

Число продуктивных стеблей. Продуктивность ячменя складывается из ряда наследуемых признаков, один из них число продуктивных стеблей на единице площади перед уборкой (Кондрашова, 2011). В соответствии с классификацией СЭВ, 62,3% образцов вошли в группу с малым числом продуктивных стеблей на 1 м² (301-500), 33,6% – в группу с очень малым числом. От 501 до 700 шт./м² формировали шесть образцов. Среднее значение по коллекции составило 346,5±7,61шт./м² (CV=26,55%), Ача – 511, Абалак – 468 шт./м². Высокой долей (более 90%) продуктивных стеблей от их общего числа характеризовались образцы из Перу (С.І. 11086, var. *pyramidatum*), Венгрии (Knezsza 65, var. *pallidum*), Польши (В 26/72; L-2048/63/2Lageiewnik; Cosmos 34, var. *nutans*), Казахстана (Арна, var. *nutans*). О значительном вкладе признака в урожайность зерна свидетельствуют сильные корреляции в 2015 и 2017 гг. (r=0,78; 0,68), в 2016 г., при недостатке осадков, связь ослабевала (r=0,61).

Масса зерна с растения. Признак в комплексе с другими элементами структуры урожая вносит значительный вклад в общую продуктивность (Железнов, и др., 2014). Масса зерна с растения составила в среднем за три года 0,83±0,024 г, (Ача 1,02±0,327 г, Абалак 1,02±0,294 г) (CV=35,65%). Связь признака с урожайностью была положительная сильная в 2015 и 2017 гг. (r=0,84; 0,90), ослабевала в 2016 г. (r=0,52), в среднем за три года r=0,72. Изменчивость массы зерна с растения определялась «средой» – 41,6%, взаимодействием «генотип x среда» – 33,3% и «генотипом» – 25% (рис. 4).



Результаты дисперсионного анализа по массе зерна с растения

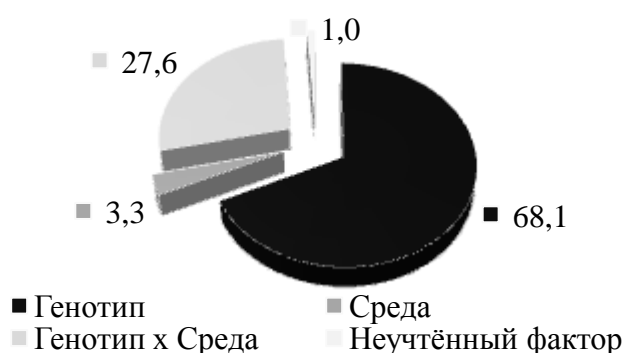
Источник варьирования	df	mS	Fфакт.
А (генотип)	145	0,81	1185,33*
В (среда)	2	97,53	142977,54*
А x В	290	0,53	789,09*
Неучтённый фактор	876	0,00	-

Примечание: см. рис.1.

Рисунок 4 - Влияние факторов на изменчивость массы зерна с растения ячменя, % (2015-2017 гг.).

Масса 1000 зёрен – показатель технологических свойств зерна, характеризующий крупность и обеспеченность зародыша питательными веществами (Цильке, Москаленко, 2006; Опанасюк, 2013). В условиях исследуемых вегетационных периодов масса 1000 зёрен у большинства образцов не превышала 34,10 г, среднее по коллекции – 35,49±0,402 г (CV=13,69%). Среди стандартов был

лучшим Абалак ($42,07 \pm 0,802$ г). Доля образцов с массой 1000 зёрен 40,1-50,0 г и выше составила 15%. Выделились образцы из Эфиопии (к-20024, var. *macrolepis*; к-26620; к-22961, var. *steudelii*), Германии (к-25752, var. *erectum*), Польши (к-25977, var. *nutans*) и Венгрии (к-22807, var. *nutans*) ($CV=2,59-9,18\%$). Сила связи признака с урожайностью была средней за весь период исследования ($r=0,37$), и по годам ($r=0,57$; $0,30$; $0,43$ соответственно). Изменчивость признака в большей степени обусловлена «генотипом» (68,1%). Взаимодействие «генотип x среда» составляет 27,6%, зависимость от среды незначительная (3,3%) (рис. 5).



Результаты дисперсионного анализа по массе 1000 зёрен

Источник варьирования	df	mS	Fфакт.
A (генотип)	145	212,64	426,34*
B (среда)	2	752,79	1509,36*
A x B	290	43,12	84,46*
Неучтённый фактор	876	0,49	-

Примечание: см. рис.1.

Рисунок 5 - Доля влияния факторов на изменчивость массы 1000 зёрен ячменя, % (2015-2017 гг.).

Урожайность – результат сложного взаимодействия генотипа с условиями среды (Коновалов, 1981; Филатов и др., 2004; Герасимов, Ляхова, 2015; Ресю, Wach, 2015). В среднем по коллекции за 2015-2017 гг. урожайность составила $183,8 \pm 5,47$ г/м², при варьировании по годам: $91,9 \pm 5,25$ г/м² – 2015 г.; $235,6 \pm 6,85$ г/м² – 2016 г.; $223,2 \pm 10,21$ г/м² – 2017 г. (Ача – 268,8, Абалак – 257,6 г/м²). Вариабельность продуктивности была выше в более влажные 2015 и 2017 гг. ($CV=67,90$ и $55,16\%$), чем при недостатке осадков в 2016 г. ($CV=37,15\%$). Выделено 13 образцов со стабильной и относительно высокой урожайностью ($281,7-371,3$ г/м²) (*pallidum*, *harlani*, *nutans*, *parallelum*, *steudelii*).

Доля влияния факторов на изменчивость урожайности практически в равной степени определяется «генотипом», «средой», а также взаимодействием данных факторов (рис. 6).

Результаты дисперсионного анализа по урожайности ячменя

Источник варьирования	df	mS	Fфакт.
A (генотип)	145	39638,6	8197,95*
B (среда)	2	2678313,1	553920,75*
A x B	290	19428,1	4018,07*
Неучтённый фактор	876	4,8	-

Примечание: см. рис. 1

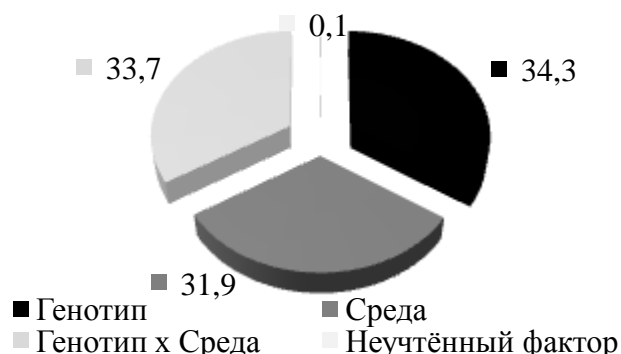


Рисунок 6 - Доля влияния факторов на изменчивость урожайности ячменя, % (2015-2017 гг.).

По результатам оценки 146 образцов ячменя, выделены источники ценных признаков: полевая всхожесть семян, устойчивость к полеганию, устойчивость к тёмно-бурой пятнистости, число продуктивных стеблей, масса зерна с растения,

масса 1000 зёрен, урожайность, которые можно рекомендовать для селекционно-генетических программ.

4. Биологические эффекты химического мутагена фосфемиды на ячмене

Химический мутагенез является эффективным методом, с помощью которого удаётся расширить генетическое разнообразие, получить новые или улучшенные формы растений (Рапопорт, 1984; Зимина, 1984; Шевцов и др., 1993; Эйгес, 2013; Кузнецова и др., 2014; Кротова, 2015).

4.1. Изменчивость количественных признаков ячменя под влиянием фосфемиды

Полевая всхожесть семян, рост и развитие растений. В первом (M_1) и втором (M_2) поколениях исходные образцы Зерноградский 813 (к-30453, Россия, var. *erectum*), Dz02-129 (к-22934, Эфиопия, var. *nigripallidum*), С.И. 10995 (к-30630, Перу, var. *sinicum*) на увеличение концентрации химического мутагена отвечали снижением полевой всхожести семян. Выявлены различия между генотипами по чувствительности к мутагенному фактору. У сорта Зерноградский 813 в M_1 снижение полевой всхожести по сравнению с контролем при концентрации 0,01% составило 42,0%, Dz02-129 – 24,0%, С.И. 10995 – 9,0%. В M_2 достоверные различия с контролем отмечены у образцов: С.И. 10995, при двух концентрациях, и Зерноградский 813 при 0,002%, что может указывать на сохранение эффекта после мутагенной обработки (табл. 2). В период вегетации растения ячменя в вариантах с фосфемидом проявили высокую устойчивость к воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды, что нашло отражение в показателях выживаемости.

Таблица 2 - Полевая всхожесть семян и выживаемость растений ячменя при различных концентрациях фосфемиды в первом (M_1) и втором (M_2) поколениях

Образец	Первое поколение (M_1), 2016 г.			Второе поколение (M_2), 2017 г.		
	Контроль	0,002%	0,01%	Контроль	0,002%	0,01%
Полевая всхожесть семян, %						
Зерноградский 813	68,0±1,63	43,0±5,00*	26,0±1,15*	72,5±4,78	46,7±1,96*	69,7±1,93
Dz02-129	63,0±3,78	57,0±6,60	39,0±4,43*	57,5±10,5	43,4±3,34	59,9±1,42
С.И. 10995	76,0±4,89	74,0±6,00	67,0±6,60	67,5±3,22	46,7±5,22*	53,0±4,18*
Выживаемость растений, %						
Зерноградский 813	94,3±2,26	98,2±1,80	100,0±0,00*	77,8±8,01	85,8±1,16	86,8±2,81
Dz02-129	84,5±2,60	89,9±4,40	93,3±4,32	76,4±9,14	80,1±1,47	80,9±6,85
С.И. 10995	83,3±9,09	92,6±3,01	93,4±6,57	78,7±3,92	77,8±2,08	73,5±5,37

Примечание: *- различия статистически достоверны при сравнении с контролем при $P < 0,05$.

В M_3 (2018 г.) прорастание семян и формирование всходов проходило в крайне неблагоприятных условиях. Среднесуточная температура воздуха в мае была на 3,1 °С ниже среднего многолетнего значения, количество осадков по отношению к норме составило 182%. При прорастании семян отмечался недостаток влаги, дальнейший онтогенез растений сопровождался переувлажнением. Отмечены низкие показатели полевой всхожести семян, особенно в контроле от 36,3% (Dz02-129) до 46,3% (С.И. 10995). Под влиянием фосфемиды наблюдалось статистически

достоверное увеличение полевой всхожести семян по сравнению с контролем у Dz02-129 и С.И. 10995 на 18,7-22,9%. У сорта Зерноградский 813 положительный эффект по всхожести семян получен при слабой концентрации (на 20,9% выше контроля). Закономерности, выявленные в М₁ и М₂, не подтвердились в М₃, что позволяет предположить о повышении адаптивных свойств в мутантных популяциях.

Высота растений, длина колоса, устойчивость к полеганию. Ответная реакция по высоте растений изученных генотипов на воздействие мутагена была неоднозначной. Эффект стимуляции в М₁ и М₂ отмечен у сорта Зерноградский 813 при концентрациях мутагена 0,002% и 0,01%. Растения в вариантах с фосфемидом были выше контрольных на 7,4-11,7 см, при этом устойчивость к полеганию оставалась высокой (9 баллов), несмотря на ливневые дожди в фазе колошения, сопровождаемые сильным ветром (табл. 3). Dz02-129 характеризовался снижением высоты растений на 4,5 см в варианте 0,002% в М₁ и увеличением показателя при концентрациях 0,002 и 0,01% на 17,8 и 6,2 см соответственно в М₂. Достоверные различия с контролем у С.И. 10995 обнаружены в М₂, проявившиеся в стимуляции роста при слабой концентрации мутагена и угнетении при более высокой.

Существенным недостатком этих образцов является слабая устойчивость растений к полеганию (4-5 баллов). Растения в варианте со слабой концентрацией характеризовались повышением устойчивости к полеганию до 6 баллов в М₁ (С.И. 10995) и до 6,2 баллов в М₂ (Dz02-129).

Таблица 3 - Высота растений, длина колоса и устойчивость растений к полеганию в контроле и после обработки фосфемидом в первом (М₁) и втором (М₂) поколениях

Образец	Первое поколение (М ₁), 2016 г.			Второе поколение (М ₂), 2017 г.		
	Контроль	0,002%	0,01%	Контроль	0,002%	0,01%
Высота растений, см						
Зерноградский 813	75,2±0,46	86,9±0,31*	86,2±1,30*	75,3±1,45	82,7±1,18*	86,0±1,22*
Dz02-129	89,1±0,53	84,6±0,90*	88,6±1,74	77,7±1,47	95,5±1,34*	83,9±1,85*
С.И. 10995	85,9±0,93	87,9±1,60	82,8±1,78	82,6±0,72	85,8±0,74*	77,5±1,33*
Длина колоса (с остями), см						
Зерноградский 813	19,6±0,36	21,0±0,71	22,3±0,19*	21,6±0,38	22,2±0,22	19,5±0,37*
Dz02-129	20,7±0,06	19,4±0,60*	19,5±1,06	20,2±0,42	20,9±0,34	17,5±0,55*
С.И. 10995	10,3±0,10	10,4±0,08	10,4±0,28	9,4±0,12	10,9±0,37*	8,4±0,25*
Устойчивость к полеганию, балл						
Зерноградский 813	9,0	9,0	9,0	9,0	9,0	9,0
Dz02-129	4,3	4,0	4,0	4,5	6,2	4,3
С.И. 10995	4,0	6,0	5,0	5,0	5,2	4,7

Примечание: *- различия статистически достоверны при сравнении с контролем при P<0,05.

Аналогичная изменчивость под влиянием мутагена отмечена по длине колоса (с остями). В М₁ достоверное изменение признака по сравнению с контролем наблюдалось только у сорта Зерноградский 813 (концентрация 0,01%) и образца Dz02-129 (концентрация 0,002%). В М₂ у всех образцов отмечалось снижение длины колоса при более высокой концентрации мутагена, при этом стимуляция признака была только у С.И. 10995 при концентрации 0,002% (см. табл. 3).

Элементы зерновой продуктивности. В поколении M_1 Зерноградский 813 и С.І. 10995 на увеличение концентрации фосфемиды отвечали снижением массы зерна с одного растения. Наиболее чувствительный образец С.І. 10995 при сравнении с контролем снизил показатель на 20,7% (концентрация 0,002%) и на 27,4% (концентрация 0,01%). У сорта Зерноградский 813 снижение признака менее выражено и составило при этих же концентрациях 12,5-19,9%. У Dz02-129 падение продуктивности одного растения было незначительным (5,9%) при концентрации 0,01% по сравнению с концентрацией 0,002% (27,0%) (табл. 4). Ингибирующий эффект мутагена в M_2 проявился у всех образцов по массе зерна с растения (на 21,3-50,0% ниже контроля), и только у сорта Зерноградский 813 при концентрации 0,002% отмечено увеличение на 48,9%.

Таблица 4 - Влияние химического мутагена на некоторые показатели зерновой продуктивности ячменя в первом (M_1) и втором (M_2) поколениях

Образец	Первое поколение (M_1), 2016 г.			Второе поколение (M_2), 2017 г.		
	Контроль	0,002%	0,01%	Контроль	0,002%	0,01%
	Масса зерна с растения, г					
Зерноградский 813	5,43±0,19	4,75±0,27*	4,37±0,42*	9,2±0,29	13,7±0,83*	6,0±0,79*
Dz02-129	2,56±0,33	1,87±0,09*	2,41±0,18	11,2±2,38	8,6±0,83	5,6±0,75*
С.І. 10995	2,41±0,34	1,91±0,37	1,75±0,13*	7,6±0,45	8,9±0,78	5,2±0,43*
	Масса 1000 зёрен, г					
Зерноградский 813	47,6±1,87	44,7±0,74	43,8±1,56	44,5±0,54	41,7±1,29*	44,3±0,96
Dz02-129	23,9±0,44	24,2±0,42	27,5±1,36*	32,0±0,71	32,5±2,13	29,1±1,16*
С.І. 10995	23,1±1,26	24,7±1,95	27,8±0,54*	28,8±1,00	32,0±0,91*	36,3±1,16*

Примечание: *- различия статистически достоверны при сравнении с контролем при $P < 0,05$.

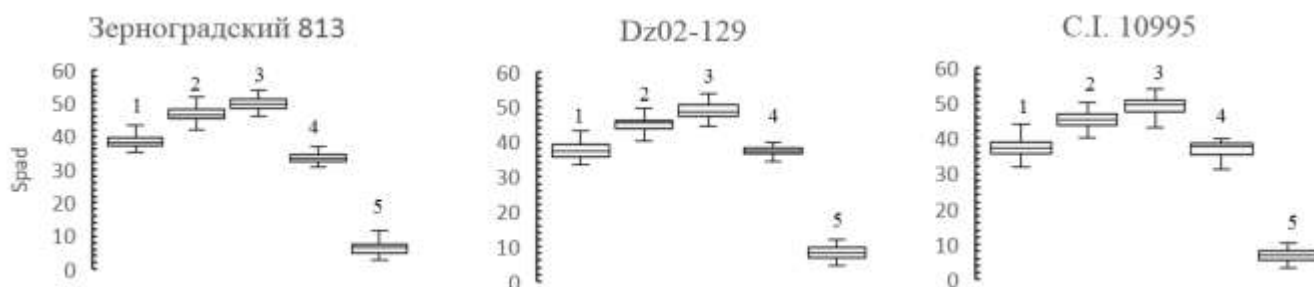
Анализ массы 1000 зерен не выявил достоверных различий с контролем в M_1 у сорта Зерноградский 813. У двух других образцов отмечен стимулирующий эффект по данному признаку, при этом максимальное увеличение показателя получено при высокой концентрации (на 15,1% – Dz02-129 и 20,3% – С.І. 10995). В M_2 стимулирующее действие фосфемиды, как и в M_1 , отмечено по массе 1000 зерен у С.І. 10995 (до 26,0% при концентрации 0,01%). У сорта Зерноградский 813 значение признака достоверно ниже контроля в варианте с мутагеном (0,002%) (см. табл. 4).

Содержание крахмала в зерне ячменя. Стресс-факторы могут нарушить нормальный уровень крахмала в тканях растений, являющегося основным запасным полисахаридом, резервным питательным материалом при развитии зародыша семени, определяющим экстрактивность сусла в пивоварении (Меледина и др., 2017, Thalmann, Santelia, 2017). Описана потеря крахмала в листьях *H. vulgare* в ответ на абиотический стресс (Villadsen et. al., 2005; Damour et. al., 2008). Обработка фосфемидом не привела к потере массовой доли крахмала на сухое вещество (ГОСТ 10845-98) в зерне M_2 образцов Зерноградский 813 и Dz02-129. Снижение показателя отмечено у С.І. 10995 (концентрация 0,002%), как следствие увеличения связанного крахмала в мезге при переработке зерна. Фосфемид (0,002%) у образцов Dz02-129 и Зерноградский 813 привел к снижению массовой доли амилозы в крахмале на 5,2-6,0%, у С.І. 10995 отрицательного эффекта от воздействия мутагена не обнаружено. Ремобилизация крахмала под влиянием стресса является альтернативным

источником энергии и углерода, что способствует получению высококачественных семян даже в неблагоприятных условиях (Talmann, Santelia, 2017).

Содержание и динамика накопления хлорофилла в листьях ячменя. В качестве критерия состояния растений в различные периоды роста и развития, для управления продукционным процессом, а также отбора генотипов, толерантных к биотическим и абиотическим факторам используют содержание хлорофилла в листьях (Wiesler et. al., 2002; Wang et. al., 2004; Uddling et. al., 2007). В полевых условиях сбор данных осуществляли с помощью оптического счетчика хлорофилла SPAD 502 в контрольных и обработанных фосфемидом популяциях ячменя.

Ответная реакция сорта Зерноградский 813 на воздействие мутагена проявилась в достоверном снижении содержания хлорофилла в фазы кущения и молочной спелости зерна. Образец DZ02-129 оказался более чувствительным, так как достоверное уменьшение количества хлорофилла зарегистрировано при трех промерах, включая молочную и полную спелость зерна в варианте 0,002% (рис. 7).



Фенологические фазы: 1 – кущение; 2 – выход в трубку; 3 – молочная спелость; 4 – восковая спелость; 5 – полная спелость. Обозначения: «—» – средняя арифметическая; «□» – стандартная ошибка, ±; «J» – минимальное значение признака (min); «l» – максимальное значение признака (max).

Рисунок 7 - Результаты измерения содержания хлорофилла в листьях трёх образцов ячменя при помощи счётчика SPAD 502, М₃, 2018 г.

У образца С.І. 10995 показания SPAD в вариантах с фосфемидом существенно не отличались от контроля в фазе кущения растений. Снижение хлорофилла отмечено в фазы выхода в трубку, молочной, восковой и полной спелости зерна. Таким образом, накопление хлорофилла в листьях контрольных и опытных растений в большинстве случаев носило сходный характер, в то время как деградация ускорялась в вариантах с фосфемидом.

4.2. Действие химического мутагена на частоту и разнообразие измененных форм растений ячменя

Генетическая активность мутагенов зависит от целого ряда факторов, основным показателем, определяющим её эффективность, является частота мутаций. В вариантах с фосфемидом проанализировано 286 семей трёх образцов М₂. Каждая семья представляет собой потомство отдельного растения поколения М₁. Число семей с измененными растениями составило 112 (39,2%), из них 21,0% при концентрации фосфемиды 0,002% и 18,2% при концентрации 0,01%. Изучено 3031 растений, из них 2870 – в вариантах с мутагеном. Доля растений с изменёнными признаками составила при слабой концентрации 6,9%, при более высокой – 8,2%.

Максимальное число изменений, как по семьям, так и по отдельным растениям, зарегистрировано у резистентного к мутагену С.І. 10995. Суммарно у него обнаружено 44,6% семей и 48,9% растений с мутационными изменениями, в то время как на долю образцов зерноградский 813 и Dz02-129 приходится 34,8 и 21,4% семей и 31,6 и 19,5% растений соответственно.

В поколении M_3 изучено 112 семей, отобранных в поколении M_2 в вариантах с концентрациями раствора фосфемиды 0,002% и 0,01%. Изменения, выявленные в M_2 , полностью подтвердились в 52 семьях, составивших 46,4%. В 54 семьях обнаружены растения, уклоняющиеся от контроля по новым признакам; суммарная доля семей с изменениями составила 84,8%. Наиболее высокая частота мутаций, проверенных в M_3 , наблюдалась после обработки семян 0,01% раствором мутагена.

Мутационные изменения, возникающие под действием фосфемиды, разнообразны по характеру проявления и представлены 10 типами, которые



Рисунок 8 - Мутации колоса, индуцированные химическим мутагеном фосфемидом:

(к-30453), var. *erectum*: 1 – контроль, 2 – крупный колос, 3 – изменение в строении, 4 – ветвистость колоса; (к-22934), var. *nigripallidum*: 5 – контроль, 6 – крупный колос, 7 – изменение окраски колоса; (к-30630), var. *sinicum*: 8 – контроль; 9 – увеличение длины фурок («курчавый»); 10 – крупный колос; 11 – изменение разновидности (двурядный, остистый); 12 – изменение разновидности (многорядный, остистый).

затрагивали стебель, листья, колос, физиологические показатели роста и развития, встречались системные мутации. Спектр изменений, отклоняющихся от контроля, был достаточно широким: раннеспелые и позднеспелые, низкорослые, устойчивые к полеганию формы, растения с восковым налётом на солоmine, крупноколосые, с изменением разновидности, строения колоса, окраски остей и колоса (рис. 8).

Наиболее часто отмечались индукции растений с ранним созреванием зерна и крупным колосом. Отмечалась специфичность в индуцировании типов мутаций. Только у образца С.І. 10995 мутагенная обработка привела к появлению другой

разновидности на 26 растениях в 13 семьях. Применение фосфемиды в концентрации 0,01% позволило получить низкорослые формы с очень высокой устойчивостью к полеганию (9 баллов). Формы, выделенные в M_2 по крупности колоса, в условиях вегетационного периода 2018 г. (M_3) уступали по длине колоса контрольным растениям, но имели преимущество по прочности стебля (9 баллов). Образование интенсивного воскового налета на солоmine и изменение окраски колоса отмечено в 5 семьях образца Dz 02-129. Получены формы, сочетающие относительно высокие показатели полевой всхожести семян, выживаемости растений в период вегетации с повышенной устойчивостью к полеганию (7 баллов). Изменениями в строении колоса (ветвистость, булабовидность, многорядность) характеризовались 12 растений из 10 семей сорта зерноградский 813. Выделенные мутации представляют

интерес для практической селекции, оригинальные формы в дальнейшем могут быть использованы для обогащения генетического разнообразия ячменя.

5. Роль агроэкологических условий в формировании селекционно-ценных признаков ячменя

Сельскохозяйственная территория Тюменской области, где посевные площади составляют около 1 млн. га, контрастна по метеорологическим характеристикам и разделена на четыре агроэкологические зоны: таёжная, подтаёжная, северная лесостепная и южная лесостепная. Для северных агроценозов существует необходимость подбора сортов и размещения их с учётом почвенно-климатических условий. В поиске новых сортов с высоким адаптивным и продуктивным потенциалом большая роль принадлежит государственным сортоиспытательным участкам (ГСУ) (Волощенко, 2014). Статистическая обработка и анализ данных, полученных при испытании сортов ячменя на шести ГСУ за 2015-2017 гг., выявил зональные различия по урожайности. Высокая урожайность зерна (40-50 ц/га) получена в подтаёжной зоне, средняя (32-39 ц/га) – в северной лесостепной зоне, низкая (21-29 ц/га) – в южной лесостепной и северной лесостепной зонах.

В полевом испытании сортов ячменя на биостанции «Озеро Кучак» максимальные показатели полевой всхожести семян в 2016 и 2017 гг. обеспечили семена Нижнетавдинского ГСУ (подтаёжная зона) – 59,7 и 75,3% соответственно. Высокой выживаемостью характеризовались растения, выращенные из семян северной лесостепной зоны (Омутинский ГСУ – 94,1%) в 2016 г. и подтаёжной зоны (Нижнетавдинский ГСУ – 93,4%) в 2017 г.

Относительно высокую и стабильную по годам урожайность показали репродукции Ялуторовского ГСУ (177,0-381,7 г/м²), Нижнетавдинского ГСУ (168,4-365,3 г/м²) и Омутинского ГСУ (147,7-385,7 г/м²). Сорта с Омутинского ГСУ проявляли устойчивость к пыльной головне (*Ustilago nuda* Kell. Et Swing.), по сравнению с другими ГСУ поражение растений было минимальным (1,57%) в 2016 г. и отсутствовало в 2017 г, высокую восприимчивость к заболеванию продемонстрировали растения Ишимского ГСУ. Среди сортов высокую и стабильную устойчивость показал Чероки независимо от репродукции. Выраженность изученных признаков зависела от условий формирования семян (тепло- и влагообеспеченность), особенностей генотипа. Полученные данные позволяют заключить, что в условиях дефицита термических ресурсов надежным гарантом устойчивого северного растениеводства можно считать конструирование агроландшафтов с учётом средоулучшающего потенциала культивируемых видов и сортов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. На основании комплексного изучения 146 образцов ячменя из мировой коллекции ФГБНУ ФИЦ «Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР) для условий Северного Зауралья выделен исходный материал для селекции по следующим признакам:

- полевая всхожесть семян – к-30711; к-30666 (Перу); к-14965; к-14950 (Таджикистан); к-16026 (Казахстан); к-23493 (США); к-25783; к-24857; к-24820; к-

25788 (Германия); к-22942; к-22934; к-23454 (Эфиопия); к-21967 (Франция); к-24799 (Нидерланды); к-33813; к-22816 (Венгрия);

- устойчивость к полеганию – к-30663; к-30624; к-30711 (Перу); к-14965 (Таджикистан); к-28119; к-30820; к-30448; к-30449; к-30453 (Россия); к-10986 (Япония); к-30367 (Сирия); к-30370 (Ирак); к-22733; к-24678 (США); к-22728; к-25752; к-25170; к-23339 (Германия); к-23052; к-22308; к-22961; к-23450; к-23454; к-25008; к-22955 (Эфиопия); к-24913; к-22226; к-24860; к-24013 (Чехословакия); к-23891; к-23978; к-23491 (Франция); к-24740 (Украина); к-22176; к-25478; к-25977 (Польша); к-22315 (Нидерланды);

- устойчивость к тёмно-бурой пятнистости – к-30666; к-30656 (Перу); к-001 (Казахстан); к-30367 (Сирия); к-22050 (Украина);

- количество продуктивных стеблей – к-30666 (Перу); к-738 (Казахстан); к-25478; к-22176; к-25977 (Польша); к-22809 (Венгрия);

- масса 1000 зёрен – к-25752 (Германия); к-20024; к-26620; к-22961 (Эфиопия); к-25977 (Польша); к-22807 (Венгрия);

- зерновая продуктивность – к-30711 (Перу); к-23504; к-24799 (Нидерланды); к-24820; к-22728 (Германия); к-22176; к-25977 (Польша); к-23683; к-24741 (Украина); к-22809 (Венгрия); к-22942; к-26620; к-22199 (Чехословакия).

2. Выявлены различия по силе влияния отдельных факторов на проявление признаков в общей фенотипической изменчивости. Максимальное действие фактора «генотип» обнаружено на признак массы 1000 зёрен (68,1%), фактора «среда» – на высоту растений (51,6%) и массу зерна с растения (41,6%), взаимодействия факторов «генотип x среда» – на полевую всхожесть семян (41,6%). По вкладу в формирование урожайности ячменя, изученные факторы существенно не различались («генотип» – 34,1%, «среда» – 31,9%, «генотип x среда» – 33,7%).

3. На основании корреляционного анализа установлено, что зерновая продуктивность ячменя в большей степени определяется следующими признаками: полевой всхожестью семян ($r=0,24-0,48$), количеством продуктивных стеблей на единице площади ($r=0,61-0,78$), массой зерна с растения ($r=0,52-0,90$), массой 1000 зёрен ($r=0,29-0,57$).

4. Анализ полевой всхожести семян и выживаемости растений ячменя поколения M_1 позволил определить концентрации фосфемида 0,002% и 0,01% как оптимальные для роста и развития растений образца С.І. 10995 (к-30630). Концентрация 0,01% отнесена к полулетальной для образцов Dz02-129 (к-22934) и Зерноградский 813 (к-30453), так как всхожесть семян при ее использовании была ниже 50%.

5. Эффект стимуляции зафиксирован по высоте растений в вариантах обработки семян фосфемидом в концентрациях 0,002% и 0,01% у сорта Зерноградский 813 в поколениях M_1 и M_2 . Применение мутагена способствовало повышению устойчивости растений к полеганию в M_1 (С.І. 10995, 6,0 баллов) и M_2 (Dz02-129, 6,2 баллов).

6. Структурный анализ элементов продуктивности растений ячменя в поколении M_1 позволил установить, что наибольшую чувствительность к воздействию мутагенного фактора по массе зерна с колоса и растения проявил

Зерноградский 813 (к-30453) при двух концентрациях и Dz02-129 (к-22934) в варианте с концентрацией (0,002%). Эффект стимуляции отмечен по массе 1000 зёрен у Dz02-129 (к-22934) и С.І. 10995 (к-30630) (концентрация 0,01%).

7. Мутантные популяции ячменя различаются по частоте и спектру мутаций. Максимальное число мутантных растений, выявленных в M_2 (48,9%), подтвержденных (59,6%) и обнаруженных с новыми признаками в M_3 (60,8%), зарегистрировано у образца С.І. 10995 (к-30630). Низкой мутабельностью характеризовался Зерноградский 813 (к-30453). Суммарно по образцам больший выход измененных форм получен в вариантах с более высокой концентрацией мутагена 0,01%.

8. На основании анализа данных (2015-2017 гг.) государственных сортоиспытательных участков (ГСУ) установлено, что уровень урожайности зерна ячменя на юге Тюменской области зависит от агроэкологических условий. Высокие показатели урожайности получены в подтаёжной зоне (40,1-53,1 ц/га), средние – северной лесостепной зоне (32,7-39,1 ц/га), низкие – южной лесостепной и северной лесостепной зонах (21,8-29,8 ц/га).

9. Сравнительная оценка 13 сортов ячменя на экспериментальном участке биостанции ТюмГУ «Озеро Кучак» выявила преимущество семян репродукций 2015, 2016 гг. Нижнетавдинского и Ялуторовского ГСУ по показателям полевой всхожести семян, выживаемости растений в период вегетации, урожайности и массе 1000 зёрен. Сорты с Омутинского ГСУ характеризовались устойчивостью к пыльной головне в 2016-2017 гг. (поражение 1,57-0%).

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

Для селекционной работы предлагается использовать коллекционные образцы ячменя с комплексом адаптивных и продуктивных свойств: С.І. 11071, к-30711, Перу; Mansholts Fletument D, к-24799, Нидерланды; Ботаническая форма, к-24820, Galina, к-22728, Германия; Cosmos 34, к-25977, L-2048/63/2Lageiewnik, к-22176, Польша; Харьковский 70, к-23683, Украина; Knezsa 65, к-22809, Венгрия; M-702/70, к-22199, Чехословакия.

Рекомендуется использовать для увеличения генетического разнообразия химический мутаген фосфемид (обработка семян в 0,002 и 0,01% водных растворах, экспозиция 3 часа). Созданные мутантные формы предлагаются для включения в селекционно-генетические программы.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. Боме, Н.А. Полевая всхожесть семян и выживаемость растений ячменя как показатели адаптации к меняющимся условиям среды // Н.А. Боме, А.Я. Боме, **Н.В. Тетяников** // Аграрный вестник Урала. – 2015. – №4 (134). – С. 15-18.

2. **Тетяников, Н.В.** Подбор исходного материала для селекции ярового ячменя по признакам короткостебельности и устойчивости к полеганию / Н.В. Тетяников, Н.А. Боме // Международный научно-исследовательский журнал. – 2017. – №1 (55). – С. 123-126.

3. **Тетяников, Н.В.** Роль агроэкологических условий в формировании селекционно-ценных признаков ярового ячменя на юге Тюменской области / Н.В. Тетяников, Н.А. Боме // Плодоводство и ягодоводство России: Сборник научных работ. – 2017. – Т. 50. – С. 278-282.

Публикации в международной базе данных Web of Science

4. Bome, N.A. Ecological and Biological Studies of Collection of the Genus *Hordeum* L. / N.A. Bome, **N.V. Tetyannikov**, A.Ya. Bome, O.N. Kovalyova // Temperate Crop Science and Breeding. Ecological and Genetic Studies: Apple Academic Press. – 2016. – P. 305-322.

Публикации в других изданиях

5. Боме, Н.А. Изучение биоразнообразия рода *Hordeum* L. по селекционно-ценным признакам в условиях юга Тюменской области / Н.А. Боме, **Н.В. Тетяников**, А.Я. Боме, Ковалёва О.Н. / Окружающая среда и менеджмент природных ресурсов. Тезисы докладов V международной конференции (Тюмень, 1–3 окт. 2014 г.): Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2014. – С. 41-43.

6. **Тетяников, Н.В.** Эколого-биологическое изучение коллекционного фонда *Hordeum* L. / Н.В. Тетяников, Н.А. Боме // Лучшие выпускные квалификационные работы 2014 года: сборник статей в 3 ч. Ч.1. – 2015. – С. 239-255.

7. **Тетяников, Н.В.** Изменчивость морфометрических параметров флагового листа коллекционных образцов ячменя во взаимосвязи с урожайностью / Н.В. Тетяников, Н.А. Боме // Успехи современной науки. – 2017. – Т. 2, №10. – С. 104-109.

8. Боме, Н.А. Реакция различных видов растений M_1 на воздействие химического мутагена фосфемиды / Н.А. Боме, Л.И. Вайсфельд, К.П. Королёв, **Н.В. Тетяников** // Успехи современной науки. – 2017. – Т. 1, № 9. – С. 121-124.

9. **Тетяников, Н.В.** Изучение коллекции ярового ячменя (*Hordeum vulgare* L.) по селекционно-ценным признакам в условиях юга Тюменской области // Актуальные и новые направления в селекции и семеноводстве сельскохозяйственных культур: Материалы международной научно-практической конференции (Владикавказ, 18 февр. 2017 г.): Изд-во Горского госагроуниверситета, 2017. – С. 45-46.

10. **Тетяников, Н.В.** Формирование полевой всхожести семян у коллекционных образцов ячменя (*Hordeum vulgare* L.) и овса (*Avena sativa* L.) в условиях Тюменской области / Н.В. Тетяников, Г.А. Аббасов // Тобольск научный – 2017: Материалы XIV Всероссийской (с международным участием) научно-практической конференции, посвященной Году экологии в России (Тобольск, 16-17 нояб. 2017 г.): Изд-во ООО Аксиома, 2017. – С. 59-62.

11. **Тетяников, Н.В.** Изменчивость высоты растений ячменя (*Hordeum vulgare* L.) под действием химического мутагена фосфемиды / Н.В. Тетяников, Н.А. Боме, Л.И. Вайсфельд // Селекційно-генетична наука і освіта (Парієві читання): Материалы VII международной научной конференции (Умань, 19-21 марта, 2018 г.): Изд-во Видавничо-поліграфічний центр Візаві. 2018, С. 269-273.

12. Боме, Н.А. Генетически активные вещества как фактор индуцирования мутаций у сельскохозяйственных растений / Н.А. Боме, К.П. Королёв, **Н.В. Тетяников**, Л.И. Вайсфельд, А.Я. Боме // Материалы международного форума ВІОТЕСН «Биотехнология: состояние и перспективы развития» (Москва, 23-25 мая, 2018 г.). – 2018 – С. 807-809.

13. Боме, Н.А. Современные технологии изучения и сохранения генетических ресурсов. ч. II: Полевые методы исследования культурных растений: учебно-методическое пособие для студентов направления подготовки 06.04.01 Биология (уровень магистратуры), магистерская программа «Биотехнология» / Н.А. Боме, К.П. Королёв, **Н.В. Тетяников**, А.Я. Боме - Тюмень: Изд-во Тюменского государственного университета, 2018. – 36 с.

14. Боме Н.А. Исследование толерантности культурных растений в экстремальных условиях Северного Зауралья / Н.А. Боме, К.П. Королёв, **Н.В. Тетяников**, Н.Н. Колоколова, А.Я. Боме, Л.И. Вайсфельд, Л.А. Вассерман, В.Г. Гольштейн // Материалы всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Современные подходы и методы в защите растений» (Екатеринбург, 12-14 нояб. 2018 г.): Изд-во: УрФУ, 2018. – С. 105-107.