



Разнообразие культурного овса по хозяйствственно ценным признакам и их связь с устойчивостью к фузариозу

И.Г. Лоскутов^{1, 2}✉, Е.В. Блинова¹, О.П. Гаврилова³, Т.Ю. Гагкаева³

¹ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение «Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова», Санкт-Петербург, Россия

² Федеральное государственное образовательное учреждение высшего профессионального образования «Санкт-Петербургский государственный университет», Санкт-Петербург, Россия

³ Федеральное государственное бюджетное учреждение «Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений», Санкт-Петербург, Пушкин, Россия

Комплексное полевое и лабораторное изучение эколого-географического и внутривидового разнообразия овса способствует определению параметров, на основании которых возможно отбирать генотипы, являющиеся генетическими источниками для селекции. Целью исследований являлся анализ взаимосвязи хозяйствственно ценных признаков генотипов овса из коллекции ВИР с устойчивостью к фузариозу зерна. В 2007–2009 гг. и 2014 г. проведено полевое и лабораторное изучение по агрономическим признакам и устойчивости к заболеваниям 340 генотипов пленчатого и голозерного овса культурных видов *Avena sativa* L., *A. byzantina* C. Koch, *A. abyssinica* Hoch. и *A. strigosa* Schreb. различного географического происхождения из коллекции ВИР. На искусственном инфекционном фоне гриба *Fusarium sporotrichioides* Sherb. генотипы овса оценили по зараженности зерна и накоплению микотоксинов. Комплексное изучение показало, что увеличение продолжительности второй половины вегетации, наличие устойчивости к полеганию и заражению патогенами, уменьшение высоты растений и увеличение длины метелки способствовали увеличению зараженности зерна грибами *Fusarium*. Было установлено, что овес песчаный (*A. strigosa*) и посевной (*A. sativa*) в меньшей степени подвержены заболеванию фузариозом, чем византийский (*A. byzantina*) и абиссинский (*A. abyssinica*). Голозерные формы овса в большей степени устойчивы к фузариозу зерна по сравнению с пленчатыми. Сопоставление результатов оценки местных и селекционных генотипов показало, что местные образцы с одногривой метелкой и темно-окрашенными цветковыми чешуями более устойчивы к фузариозу. При рассмотрении географического происхождения установлено, что селекционные сорта из России, Белоруссии и США и местные сорта из Китая обладали более высокой устойчивостью к фузариозу по сравнению с генотипами из других стран. По совокупности изученных характеристик выделены генотипы овса с высокой продуктивностью и устойчивостью к фузариозу.

Ключевые слова: *Avena* spp.; генотип; хозяйствственно ценные признаки; устойчивость; фузариоз; микотоксины; факторный анализ.

The valuable characteristics of oats genotypes and resistance to *Fusarium* disease

I.G. Loskutov^{1, 2}✉, E.V. Blinova¹, O.P. Gavrilova³, T.Yu. Gagkaeva³

¹ N.I. Vavilov Research Institute of Plant Industry, Saint-Petersburg, Russia

² Saint-Petersburg State University, Saint-Petersburg, Russia

³ All-Russian Institute of Plant Protection, Saint-Petersburg, Pushkin, Russia

A comprehensive field- and laboratory-based assessment of the eco-geographical and intraspecific diversity of oats helps determine the parameters, on the basis of which it is possible to select genotypes that may serve as genetic sources for breeding. The study aims to analyze the relationship of agronomic traits of oat genotypes from the VIR collection with resistance to *Fusarium* disease. The agronomic characters and disease resistance of 340 genotypes of hulled and naked oats belonging to the cultivated species *Avena sativa* L., *A. byzantina* C. Koch, *A. abyssinica* Hoch. and *A. strigosa* Schreb. of different geographical origin have been tested in field and laboratory conditions in 2007–2009 and in 2014. The artificial infection with *Fusarium sporotrichioides* Sherb. was used to evaluate fungal infection and mycotoxin contamination in the oat genotypes. An integral analysis has shown that the duration of the second half of the vegetation period, resistance to lodging and pathogen infection, plant height and panicle elongation facilitated grain infection. It has been found that *A. strigosa* and *A. sativa* are less susceptible to *Fusarium* than *A. byzantina* and *A. abyssinica*. Naked oats are more resistant to *Fusarium* disease if compared to the hulled ones. A comparison of evaluation results for the local and bred genotypes has shown that local accessions with the unilateral panicle and dark-colored floral glumes are more resistant to *Fusarium* disease. When considering the geographical

origin, a higher degree of resistance was discovered in local varieties from China as well as in some accessions from Russia and USA and bred cultivars from Belarus. In total, the characters studied made it possible to identify oat genotypes with high yield and resistance to *Fusarium* disease.

Key words: *Avena* spp.; genotype; valuable characters; resistance; *Fusarium* disease; mycotoxins; principal component analysis.

КАК ЦИТИРОВАТЬ ЭТУ СТАТЬЮ:

Лоскутов И.Г., Блинова Е.В., Гаврилова О.П., Гагкаева Т.Ю. Разнообразие культурного овса по хозяйственно ценным признакам и их связь с устойчивостью к фузариозу. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2016;20(3):286-294. DOI 10.18699/VJ16.151

HOW TO CITE THIS ARTICLE:

Loskutov I.G., Blinova E.V., Gavrilova O.P., Gagkaeva T.Yu. The valuable characteristics of oats genotypes and resistance to *Fusarium* disease. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2016;20(3):286-294. DOI 10.18699/VJ16.151

Главным направлением селекции зерновых культур является увеличение урожайности и улучшение качественных показателей зерна. Для формирования растениями максимального урожая необходимо создание сортов с высоким потенциалом продуктивности и качества, а также устойчивостью к биотическим и абиотическим факторам среды.

В результате возросшего в последние годы спроса на качественное зерно овса, которое стали активно использовать в пищевой промышленности, значительно повысился интерес к селекции новых устойчивых к различным заболеваниям сортов овса. Успехи в создании перспективных высококачественных сортов в значительной мере зависят от разнообразия исходного генетического материала. Хозяйственно ценные признаки (длина вегетационного периода, высота растений, устойчивость соломинки к полеганию, а также форма, длина и строение метелки, урожайность) источников и доноров, используемых в селекционном процессе, могут существенно изменять свойства нового, созданного с их участием генотипа. Однако сочетания привносимых признаков могут по-разному влиять на устойчивость растений к заболеваниям (Родионова и др., 1994; Лоскутов, 2007).

Основными вредоносными заболеваниями овса являются корончатая и стеблевая ржавчина, головневые заболевания, вирус желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ). В последнее время в России отмечено увеличение распространения листовых пятнистостей, вызываемых *Drechslera avenae* (Eidam.) Ito et Kuribay., *Septoria avenae* Frank., *Myrothecium verrucaria* Ditmar. (Loskutov, Rines, 2011). Особое значение приобрело заболевание, связанное с грибами *Fusarium*, фузариоз зерна, которое значительно уменьшает получаемый урожай и, кроме того, за счет способности некоторых видов фузариевых грибов образовывать микотоксины снижает качество получаемого зерна (Tekauz et al., 2004; Гагкаева, Гаврилова, 2011; Гагкаева и др., 2011; Martinelli et al., 2014).

Многие исследователи отмечают, что голозерные сорта овса более устойчивы к поражению зерна грибами и меньше накапливают микотоксины (Gavrilova et al., 2008; Tekauz et al., 2008; Yan et al. 2010; Gagkaeva et al., 2013). При инокуляции растений грибами *Fusarium* основные элементы урожайности – масса 1000 зерен и масса зерна с метелки – уменьшались у пленчатых европейских

сортов по сравнению с голозерными (Kiecan et al., 2002; Mielniczuk et al., 2004). При изучении пленчатых европейских сортов овса было найдено, что зараженность зерновок фузариевыми грибами хорошо коррелировала с количеством накапленных в них микотоксинов (Plăcintă et al., 2015). Кроме того, устойчивость овса к фузариозу связана с повышением содержания белка, крахмала, микроэлементов в зерне (Bjørnstad, Skinnes, 2008). Микотоксин дезоксизиниваленол (ДОН) накапливается преимущественно в пленках по сравнению с зерновками, удаление которых приводит к уменьшению содержания этого микотоксина в овсе, используемом для переработки на пищевые цели (Scudamore et al., 2007; Šliková et al., 2010). Отмечается, что накопление трихотеценовых токсинов T-2/HT-2 в зерне овса может быть значительным даже без видимых симптомов поражения растений фузариозом, что делает такое зерно невозможным в использовании на пищевые и кормовые цели (Imathi et al., 2013).

Молекулярные маркеры и QTL картирование для идентификации селекционных признаков, и в том числе устойчивости к основным заболеваниям, используются на овсе не так часто. Картирование генотипов овса по зараженности грибами *Fusarium* и накоплению микотоксина ДОН в зерне проведено впервые, установленные группы сцепления по изученным признакам могут быть в дальнейшем успешно использованы в селекционной практике (He et al., 2013).

Комплексное фитопатологическое изучение экологогеографического и внутривидового разнообразия овса способствует выделению новых источников и доноров устойчивости для расширения генетической основы создаваемых сортов. Оценка устойчивости генотипов овса к фузариозу в отличие от других заболеваний представляет определенную сложность из-за отсутствия видимых симптомов заболевания в поле. Для полной характеристики оцениваемого материала необходимо использовать трудоемкие, времязатратные и дорогостоящие лабораторные методы анализа, которые включают определение зараженности зерна, выявление количества ДНК патогенов и образуемых ими микотоксинов (Gagkaeva et al., 2013).

Установление предикторов, на основании которых возможно отбирать генотипы, предположительно характеризующиеся относительной устойчивостью к фузариозу, будет способствовать более быстрому скринингу гене-

тического разнообразия рода *Avena* L. и, следовательно, выявлению источников устойчивости к заболеванию.

Цель исследований – провести анализ взаимосвязи хозяйствственно ценных признаков генотипов овса из коллекции ВИР с устойчивостью к фузариозу зерна.

Материалы и методы

В течение трех лет (2008, 2009 гг. и 2014 г.) оценивали различные показатели 340 генотипов местных и селекционных сортов пленчатого и голозерного овса из коллекции ВИР, относящихся к гексапloidным видам *Avena sativa* L. (250 образцов), *A. byzantina* C. Koch (60 образцов), тетрапloidному *A. abyssinica* Hoch. (15 образцов) и диплоидному *A. strigosa* Schreb. (15 образцов) согласно классификации Н.А. Родионовой и др. (1994). Полевое изучение хозяйствственно ценных признаков и оценку развития листовых пятнистостей и ВЖКЯ проводили на полях Пушкинского филиала ВИР согласно Методическим указаниям (Лоскутов и др., 2012). Образцы оценивали по продолжительности периода вегетации, высоте растений, устойчивости к полеганию и болезням на естественном фоне, элементам продуктивности метелки (длина, число колосков и зерен, масса зерна с метелки), массе 1000 зерен и урожайности зерна, полученного с делянки, а также форме метелки и окраске цветковой чешуи зерновки. Сравнение образцов проводили относительно стандартов, в качестве которых были выбраны сорта Bogtus (Германия) для пленчатого овса и Пушкинский (Россия, Ленинградская обл.) для голозерных.

Искусственное заражение генотипов овса грибом *Fusarium sporotrichioides* Sherb. проводили в 2007–2009 гг. на экспериментальной станции ВИЗР в Тосненском районе Ленинградской области (Гаврилова и др., 2012; Гагкаева и др., 2012; Gagkaeva et al., 2013), а в 2014 г. – на полях Пушкинских лабораторий ВИР. После сбора и обмолота урожая оценивали образцы по устойчивости к фузариозу на основании суммы трех показателей: зараженность зерна грибами, содержание ДНК грибов и количество накапливаемых микотоксинов в зерне. Зараженность грибами оценивали на картофельно-сахарозной агаризованной среде после поверхностной стерилизации зерна, в том числе для пленчатых образцов анализ зерна проводили в цветковой пленке, а также после ее механического удаления. Содержание ДНК грибов *Fusarium*, производящих трихотеценовые микотоксины, и микотоксины определяли в размолотой пробе зерна. Количество ДНК грибов выявляли методом ПЦР в реальном времени с использованием видоспецифичных праймеров для *Fusarium*, содержащих ген *tri5* (Halstensen et al., 2006; Yli-Mattila et al., 2008). Анализ содержания Т-2 токсина и ДОН в зерне проводили методом твердофазного конкурентного иммуноферментного анализа (ИФА) с помощью тест-систем (Burkin et al., 2000; Кононенко, Буркин, 2009). По устойчивости к накоплению микотоксинов генотипы характеризовали на основе суммарного содержания ДОН и Т-2 токсина (трихотеценовых микотоксинов).

Статистическую обработку полученных результатов проводили в программе Statistica 7. Для выявления закономерностей изменчивости и коррелированности изученных признаков был проведен факторный анализ

методом главных компонент. Для уточнения найденных закономерностей изменчивости значения главных компонент для каждого из признаков были проанализированы при помощи однофакторного дисперсионного анализа.

Результаты и обсуждение

Оценка овса из коллекции ВИР по продолжительности вегетационного периода и его отдельных фаз выявила, что большинство анализированных образцов относились к среднеспелым (60 %), остальные были охарактеризованы как скороспелые (15 %) и позднеспелые (25 %). В селекционных программах предпочтительны генотипы, обладающие средней продолжительностью вегетационного периода и, следовательно, характеризующиеся более высоким потенциалом урожайности. Однако в случаях расширения ареала овса на север и в степные засушливые районы скороспелость этой культуры приобретает важное значение, так как позволяет не только собрать урожай в более короткие сроки, спасти его от засухи и суховеев, но и получить более качественное зерно, поскольку скороспелые сорта в таких экстремальных условиях в меньшей степени подвержены различным заболеваниям (Родионова и др., 1994; Лоскутов, 2007). В группу скороспелых вошли образцы из России: Борси и Соку (Ленинградская обл.), Кировец, Аргамак и Першерон (Кировская обл.), Скакун (Московская обл.), Тулунский 19 и Анчар (Иркутская обл.), Амурский утес (Хабаровский край), а также Левша (Кемеровская обл.). Из зарубежных образцов коротким вегетационным периодом характеризовались Gere (Норвегия), KWS Contender, Scorpion, Typhoon (Германия), Effektiv (Австрия), Ivory (Франция), Tanmi, Kurotmi и Av 21/1 (Япония), Yung 492 (Китай), Numbat и Hay (Австралия). Скороспелые местные генотипы вида *A. sativa* выявлены среди образцов из Хабаровского края и Сахалинской области России, Португалии, Испании и Монголии; вида *A. abyssinica* – из Эфиопии, вида *A. strigosa* – из Португалии и Испании. Кроме того, образцы овса с продолжительным периодом вегетации при их заражении токсинопродуцирующими видами *Fusarium* накапливают значительно больше микотоксинов по сравнению со скороспелыми образцами (Gagkaeva et al., 2011).

Видовое разнообразие овса по средней высоте растений характеризовалось большим потенциалом изменчивости от 40 до 155 см. Большинство изученных образцов были высокорослыми, с высотой растений 105–155 см (66 %); среднерослыми были генотипы с высотой 90–100 см (26 %); самой малочисленной группой были низкорослые формы (8 %). Кроме того, последние обладали рядом отрицательных признаков: позднеспелостью, компактной непродуктивной метелкой с укороченным верхним междуузлием, а также частичной или полной стерильностью цветков, приводящей к плохой выполнимости зерновок. Среди анализированных генотипов короткостебельными (до 80 см) были Av 21/1 (Япония), Denton Dwarf, OT 207 (Канада), Hay (Австралия) и доноры короткостебельности, созданные в ВИР (Соку, Ханоми, Ханоми 2, Совет) (Лоскутов, 2007). В группу генотипов, имеющих высоту соломины более 105 см, вошли российские сорта Кречет (Кировская обл.), Горизонт (Курская обл.), Сибирский

голозерный (Омская обл.), Тубинский (Красноярский край), Креол (Алтайский край), Догой и Мэргэн (Бурятия), сорт из Китая Yung 492, а также местные образцы овса *A. strigosa* из Португалии и Испании. Высокорослые растения более склонны к полеганию и при контакте с поверхностью почвы имеют большую вероятность заразиться грибами рода *Fusarium*, чем неполегающие, вследствие этого потери урожая могут быть значительными. Использование в селекционном процессе сортов, обладающих прочной укороченной соломиной, считается вполне оправданным (Лоскутов, 2007).

Окраска цветковых чешуй и форма метелки являются внутривидовыми таксономическими признаками для определения разновидностей овса. Это разнообразие можно встретить только у местных сортов овса, т. к. все селекционные сорта характеризуются более продуктивной раскидистой метелкой с зерном, имеющим белую или желтую цветковую чешую. В нашем исследовании местные сорта имели разнообразную окраску цветковых чешуй: от белой (45 %) и желтой (30 %) до серой (10 %) и коричневой (15 %); форма метелки была раскидистая (85 %) или одногривая (сжатая) (15 %).

Продуктивность сорта складывается из нескольких составляющих: элементов продуктивности метелки, массы зерна с растения, массы зерна, полученного с 1 м². Анализ параметров метелки позволил выявить образцы овса с максимальными длиной, числом колосков, зерен и массой зерна. Стандарт Botrus характеризовался средними показателями длины метелки (16,5 см) и числом зерен в ней (52). Масса полученного зерна с одной метелки этого сорта и масса 1000 зерен превышали стандартные средние показатели и составили 1,7–2,1 г и 44,0 г соответственно.

Длина метелки исследованных генотипов варьировала в среднем от короткой (11 см) до очень длинной (27 см). Среднее число зерен в метелке у образцов сильно варьировало от 13 до 99 шт. Значительный интерес представляют генотипы, имеющие длинную метелку с большим числом зерен в ней. В нашем исследовании к таким относились голозерные сорта Naked и U-Maj (Китай) и Сибирский голозерный (Россия, Омская обл.), пленчатые местные образцы из России (Амурская область), Португалии, Италии, Туниса и Китая (все – *A. sativa*), а также местные образцы *A. abyssinica* из Эфиопии и *A. strigosa* из Португалии.

Масса зерна с метелки колебалась в значительном диапазоне от 0,19 г до 2,6 г. Только у некоторых образцов этот показатель был больше 2,4 г. Это образцы из России: Кречет (Кировская обл.), Льговский 72, Горизонт (Курская обл.), Аргумент (Алтайский кр.), Тубинский (Красноярский кр.), Иртыш 23 (Омская обл.), Сиг (Новосибирская обл.), Покровский (Якутия), Альтаир (Кемеровская обл.); голозерные: Сибирский голозерный (Россия, Омская обл.), а также Canyon (Германия), Gerald (Великобритания) и местные сорта из России (Амурская обл.) и Китая.

Самая продуктивная метелка по сумме показателей выявлена у сорта Покровский: длина – 20 см, число колосков – 40 шт., число зерен – 73 шт. и максимальная масса зерна с метелки – 2,6 г.

После уборки урожая проведена оценка образцов по массе 1000 зерен. Согласно Международному классификатору, крупным считается зерно, масса 1000 зерен

которого в пленках составляет 36 г и больше, без пленок – 25 г и больше. По крупности зерна образцы разных видов и подвидов существенно отличались друг от друга. Крупным зерном характеризовались селекционные сорта *A. sativa*: голозерные российские сорта Пушкинский (Ленинградская обл.), Левша (Кемеровская обл.), Сибирский голозерный (Омская обл.), а также Владыка (Белоруссия) и Numbat (Австралия); пленчатые: российские сорта Камбулинский, Песец (Ленинградская обл.), Анчар (Иркутская обл.), Кречет (Кировская обл.), Конкур, Рысак (Ульяновская обл.), Иртыш 23, Уран (Омская обл.), Альтаир (Кемеровская обл.), Аргумент (Алтайский кр.), а также Belinda, SW Betania и SW Ingeborg (Швеция), Adamo (Нидерланды), Galaxy (Германия), Effektiv (Австрия) и Furlong (Канада). Исследованные местные образцы *A. sativa* имели массу 1000 зерен от 23,4 до 34,8 г. Мелкое зерно было у тетрапloidного вида *A. abyssinica* (от 13,6 до 18,4 г) и диплоидного вида *A. strigosa* (от 14,4 до 25,6 г). Наиболее крупное зерно среди генотипов *A. strigosa* имел местный образец из Португалии, относящийся к подвиду *brevis*. Местные сорта *A. byzantina* из-за значительного поражения в 2014 г. ВЖКЯ имели щуплое зерно и низкую массу 1000 зерен от 11,1 до 33,8 г.

Основной показатель продуктивности генотипа – масса зерна с делянки. Стандарт Botrus отличался стабильной по годам изучения урожайностью зерна с делянки – 335 г/м². На уровне стандарта и выше по урожайности зерна были российские сорта Скакун, Лев и Буланый (Московская обл.), Кречет (Кировская обл.), Бегунок (Ульяновская обл.), Тогурчанин (Томская обл.), Аргумент (Алтайский кр.), Тубинский (Красноярский кр.), Сиг (Новосибирская обл.), Иртыш 22 и Иртыш 23 (Омская обл.), а также Adamo (Нидерланды), Galaxy, Canyon (Германия), Kuromi (Япония) и местный сорт из России (Амурская обл.). Среди голозерных самыми урожайными были российские сорта Пушкинский (Ленинградская обл.), Помор (Кемеровская обл.), Сибирский голозерный (Омская обл.), а также Ui-Mai (Китай) и Laurel (Канада).

Полевая оценка овса на устойчивость к основным болезням на естественном фоне выявила, что в 2008–2009 гг. у стандарта Botrus поражение корончатой ржавчиной достигло 9 баллов. Распространение корончатой и стеблевой ржавчины на изучаемых образцах было слабым. На 34 образцах коллекции (10 %) признаки корончатой ржавчины не были отмечены, стеблевая ржавчина была выявлена единично. Красно-бурая пятнистость появлялась на листьях овса начиная с фазы выхода в трубку и до начала созревания, но развитие этого заболевания было незначительным. На низком инфекционном фоне были отмечены генотипы, долгое время вегетирующие без симптомов данных заболеваний: Галоп (Россия, Ульяновская обл.), Аргамак (Россия, Кировская обл.), Писаревский (Россия, Томская обл.), Креол (Россия, Алтайский кр.) и местные сорта из России (Приморский край, Якутия) и Китая.

В 2014 году наблюдали значительное распространение ВЖКЯ из-за большой численности на посевах овса переносчика этой инфекции – черемуховой тли. Поражение отдельных делянок с местными образцами *A. byzantina* из Италии, Испании и Португалии было максимальным (до 9 баллов). Селекционные сорта (Кречет, Креол, Юбиляр

Таблица 1. Характеристика генотипов овса по устойчивости к фузариозу (искусственный фон гриба *F. sporotrichioides*)

Градация	Зараженность зерна, %		Кол-во ДНК грибов <i>Fusarium</i> , г/100 мг муки	Сумма трихотеценовых микотоксинов, мкг/кг
	очищенное	в пленке		
Устойчивый (1 балл)	0	0–5	0–0,1	0–50
Среднеустойчивый (2 балла)	1–4	5–15	0,11–0,5	51–500
Восприимчивый (3 балла)	5–15	16–25	0,51–1,5	501–1000
Высоко восприимчивый (4 балла)	16–100	26–100	1,51–4,0	1001–15000

и др.) в меньшей степени, чем местные генотипы, поражались ВЖКЯ. Исключение составил голозерный сорт Гаврош из Кемеровской области, восприимчивый к ВЖКЯ. Среди изученных образцов за все годы только один сорт, Писаревский (Россия, Томская обл.), не имел симптомов грибных болезней и в слабой степени поражался ВЖКЯ.

Устойчивость к фузариозу каждого генотипа характеризовали по трем показателям с использованием определенной градации в зависимости от выявленных диапазонов варьирования (табл. 1). Интегральную характеристику устойчивости образца к фузариозу определяли на основании совокупности всех показателей. Многолетняя оценка стандарта, сорта *Borghus*, позволила отнести его в группу среднеустойчивых сортов, поскольку зараженность очищенного зерна фузариевыми грибами не превышала 4 %, зерна в пленке – 18 %, количество ДНК *Fusarium* в зерне составляло 0,22–0,68 нг/мкл, а суммарное содержание трихотеценовых микотоксинов – 47–466 мкг/кг. Из анализированных образцов к устойчивым и среднеустойчивым генотипам относились 5,0 и 49,0 % соответственно, остальные были охарактеризованы как восприимчивые (42,7 %) и высоко восприимчивые к заболеванию (3,3 %). Показано, что в результате искусственной инокуляции зараженность образцов зерна овса голозерной формы была до 5 раз меньше, чем пленчатых форм, а накопление микотоксинов – до 2,6 раз меньше.

Наиболее перспективными, с высокой комплексной устойчивостью к фузариозу зерна и накоплению микотоксинов являются староместные сорта овса дальневосточного и азиатского происхождения из Амурской области России, Монголии, Японии, Китая и селекционные сорта Аргамак (Россия, Кировская обл.) и *Kiromi* (Япония). Кроме того, как устойчивые к фузариозной инфекции можно выделить продуктивные голозерные сорта из России: Тюменский голозерный (Тюменская обл.), Левша и Гоша (Кемеровская обл.), Вятский голозерный (Кировская обл.), Сибирский голозерный (Омская обл.), а также пленчатые: Кировец (Кировская обл.), Дерби, Пируэт (Ульяновская обл.) и Анчар (Иркутская обл.).

Следует отметить, что короткостебельный (вероятно, несущий доминантную аллель гена короткостебельности *Dw6*) голозерный сорт *Numbat* из Австралии (Лоскутов, 2007), толерантный к фузариозу при благоприятных условиях его воздействия, обладал такими ценными признаками, как скороспелость, повышенная масса 1000 зерен, повышенное содержание белка, масла и олеиновой жирной кислоты (Конарев и др., 2015).

Статистическая обработка данных оценки образцов за три года методом главных компонент была использована для изучения взаимовлияния изученных характеристик. Этот метод позволяет перейти от множества исходных данных к существенно меньшему числу новых суммарных показателей – факторов, сформированных из наиболее коррелированных переменных. В результате взаимосвязь выявленных характеристик может быть описана количественной оценкой роли отдельных переменных в формировании результативного показателя. Выявленные нами переменные объединены в три фактора по уровню дисперсии, рассчитаны факторные нагрузки, показывающие степень взаимосвязи соответствующих переменных и факторов. Чем больше абсолютная величина факторной нагрузки, тем сильнее связь переменной с фактором, тем больше данная характеристика обусловлена действием соответствующего фактора.

Фактор 1 (F1 – 43,7 % дисперсии) включает в себя видовую принадлежность изученных образцов; изменчивость полевой устойчивости к корончатой ржавчине, гельминтоспориозу, полеганию; толерантность к ВЖКЯ; продолжительность периода «выметывание – созревание», а также изменчивость длины метелки и массы зерна с метелки. Зараженность грибами *Fusarium* зерна в пленке и после ее удаления со всеми отмеченными признаками плеяды находится в прямой сильной зависимости, что подтверждается данными корреляционного анализа. Следовательно, увеличение продолжительности второй половины вегетации, удлинение метелки, увеличение массы зерна с метелки, уменьшение устойчивости к полеганию и патогенам – все это будет способствовать увеличению зараженности зерновки грибами *Fusarium* (табл. 2).

Фактор 2 (F2 – 14,7 % дисперсии) включает изменчивость продолжительности периодов «всходы – выметывание» и «всходы – созревание», в меньшей степени он связан с изменчивостью высоты растения и числом зерен в метелке. Зараженность очищенного зерна и зерна в пленке со всеми отмеченными признаками плеяды находится в обратной зависимости. Кроме того, продолжительность периода «всходы – выметывание» является трансгрессивным признаком, который связан с первым и вторым факторами. Таким образом, в большинстве случаев при увеличении продолжительности вегетационного периода и его первой половины, при увеличении высоты растений и числа зерен в метелке происходит уменьшение зараженности зерновок фузариевыми грибами.

Таблица 2. Взаимосвязь исследованных характеристик генотипов овса и факторных нагрузок главных компонент

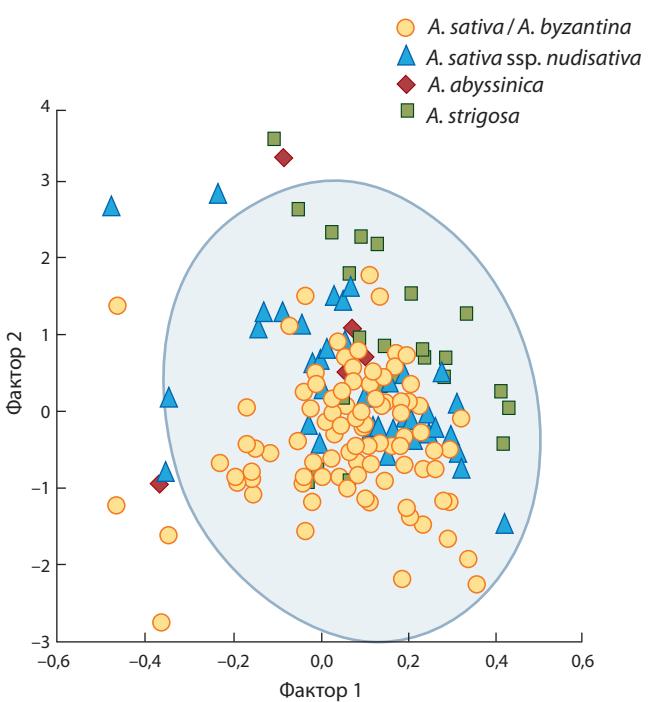
Переменные показатели	Факторные нагрузки главных компонент, $p < 0,05$		
	F 1	F 2	F 3
Видовая принадлежность	-0,98	-0,09	0,04
Продолжительность периода «всходы – выметывания»	-0,51	0,72	-0,21
Продолжительность периода «выметывание – созревание»	-0,81	0,17	-0,04
Продолжительность периода «всходы – созревание»	-0,13	0,84	-0,25
Высота растений	0,06	0,64	0,37
Устойчивость к полеганию	-0,93	-0,19	0,01
Длина метелки	-0,88	0,25	0,07
Число колосков в метелке	-0,21	0,32	0,08
Число зерен в метелке	-0,16	0,61	0,38
Масса зерен в метелке	-0,94	-0,05	-0,05
Масса 1 000 зерен	-0,17	-0,21	-0,34
Урожай 1 м ²	-0,10	-0,38	0,72
Устойчивость к корончатой ржавчине	-0,95	0,02	0,20
Устойчивость к гельминтоспориозу	-0,98	-0,08	0,06
Толерантность к ВЖКЯ	-0,97	-0,07	0,02
Зараженность <i>Fusarium</i> зерна очищенного	-0,77	-0,36	0,04
Зараженность <i>Fusarium</i> зерна в пленке	-0,61	-0,40	0,06
Количество Т-2 токсина	0,28	-0,12	-0,07
Количество ДОН	0,05	-0,17	-0,57
Общая дисперсия	8,310	2,801	1,386
Доля общей дисперсии	0,437	0,147	0,072

ВЖКЯ – вирус желтой карликовости ячменя; ДОН – дезоксиниваленол.

Фактор 3 ($F_3 - 7,2\%$ дисперсии) включает изменчивость урожайности зерна с делянки, которая находится в обратной зависимости от накопления в зерне микотоксина ДОН. Следовательно, чем выше урожайность зерна с делянки, тем ниже накопление в зерне микотоксина ДОН.

Выявлено, что зараженность зерна грибами *Fusarium* являлась существенной факторной нагрузкой первой, а контаминация зерна ДОН – третьей компоненты. Известно, что взаимодействие зерновых культур и фузариевых грибов описывается несколькими типами физиологической устойчивости, такими как устойчивость к проникновению и распространению патогенов по колосу (метелке), устойчивость зерен к заражению, толерантность, способность к аккумуляции микотоксинов (Boutigny et al., 2008). Связь между этими типами устойчивости может не наблюдаться, поскольку они часто наследуются независимо. Поэтому для характеристики устойчивости генотипа используют интегральный показатель, основанный на сумме количественных характеристик, полученных аналитическими методами (Гаврилова и др., 2012; Gagkaeva et al., 2013).

На рисунке показано распределение образцов культурных видов овса по устойчивости к фузариозу в пространствах первого и второго факторов. Наиболее устойчивые генотипы всех изученных видов находятся в верхней правой части выделенной области, где сосредоточено



Распределение образцов культурных видов овса в пространстве факторов 1 и 2.

Таблица 3. Устойчивость генотипов овса различного происхождения к фузариозу (Пушкин, 2008-2009 гг. и 2014 г.)

Группа	Происхождение	Число образцов, шт.	Устойчивость к фузариозу, балл	Вариабельность признака
1	Белоруссия	14	2,0	низкая
	Европейская часть России	80		
	Азиатская часть России	109		
	США	10		
1а	Испания	12	2,0	высокая
	Нидерланды	3		
	Турция	1		
2	Китай	19	2,5	низкая
2а	Великобритания	6	2,5	высокая
	Германия	10		
	Эфиопия	16		
3	Австралия	3	3,0	низкая
	Канада	7		
	Кыргызстан	1		
	Монголия	11		
	Япония	16		
3а	Дания	2	3,0	высокая
	Корея	2		
	Португалия	15		
	Таджикистан	1		
	Туркменистан	1		
4	Новая Зеландия	1	4,0	высокая

большинство местных сортов *A. strigosa* и голозерных образцов *A. sativa* ssp. *nudisativa*. Пленчатые образцы видов *A. sativa/A. byzantina* и *A. abyssinica*, занимая промежуточное положение, оказались более восприимчивыми. Следует отметить, что в результате изучения были выделены устойчивые местные сорта *A. strigosa* из России (Псковская обл., Новгородская обл.), Испании и Великобритании. Наиболее устойчивыми были голозерные местные и селекционные сорта посевного овса из России (Кировская обл., Кемеровская обл., Омская обл., Пермская обл.), Белоруссии, Монголии, Китая и США.

При рассмотрении географического происхождения установлено, что наиболее устойчивыми были генотипы, имеющие минимальные средние показатели по региону, с наименьшим разбросом данных. К таким относятся образцы из Белоруссии, России, США и Китая (табл. 3). Наиболее устойчивыми образцами из этих регионов были пленчатые: из России – Анчар (Иркутская обл.), Уран (Омская обл.), местные сорта к-6868 (Якутия), к-7219, к-7362, (Бурятия), к-8431, к-8479 (Амурская обл.), к-5072 (Сахалинская обл.), к-3379, к-3518, к-6944 (Приморский край) и голозерные: из России – Першерон (Кировская обл.), Гаврош (Кемеровская обл.), Белоруссии – Бег 1, Витус, Крепыш, а также местные сорта к-5321 (Россия, Пермская обл.), к-1930, к-11012, к-14616, к-14955 (Китай), к-1768, к-1984, к-1998 (США).

В табл. 4 показаны результаты анализа устойчивости генотипов, относящихся к пленчатым и голозерным формам, местным и селекционным сортам. Факторный анализ выбранных характеристик образцов показал, что изменчивость изученных признаков связана с двумя главными компонентами.

Фактор 1 ($F_1 = 31,4\%$ дисперсии) включает в себя видовую принадлежность, форму (голозерная и пленчатая), географическое происхождение изученных образцов. При этом устойчивость генотипа к фузариозу, выраженная через интегральный показатель, находится с формой и происхождением в прямой слабой зависимости, а с видовой принадлежностью генотипа – в обратной. Таким образом, овес песчаный и посевной в меньшей степени поражаются грибами *Fusarium*, чем византийский и абиссинский, а голозерные формы посевного овса в большей степени устойчивы к фузариозу по сравнению с пленчатыми (табл. 4).

Фактор 2 ($F_2 = 21,4\%$ дисперсии) включает в себя характеристику генотипа по зараженности грибами *Fusarium*, сортовую (местные и селекционные сорта) принадлежность и в меньшей степени связан с географическим происхождением, причем устойчивость к фузариозу была в обратной сильной зависимости со всеми отмеченными признаками плеяды. В большинстве случаев местные сорта из России, Китая, Монголии были устойчивее, чем изученные селекционные. Наиболее устойчивыми

Таблица 4. Взаимосвязь выбранных характеристик пленчатых и голозерных генотипов овса и факторных нагрузок главных компонент

Переменные показатели	Факторные нагрузки главных компонент, $p < 0,05$	
	Фактор 1	Фактор 2
Видовая принадлежность	0,55	0,01
Форма овса (голозерная/пленчатая)	-0,78	-0,01
Сорт (местный/селекционный)	0,12	0,68
Устойчивость к фузариозу	-0,23	-0,70
Происхождение	-0,77	0,33
Общая дисперсия	1,574	1,072
Доля общей дисперсии	0,314	0,214

Таблица 5. Взаимосвязь выбранных характеристик пленчатых местных генотипов овса и факторных нагрузок главных компонент

Переменные показатели	Факторные нагрузки главных компонент, $p < 0,05$	
	Фактор 1	Фактор 2
Форма метелки	-0,69	0,08
Окраска цветковой чешуи (белая/желтая/серая/коричневая)	0,19	-0,77
Устойчивость к фузариозу	0,34	0,70
Происхождение	0,79	-0,05
Общая дисперсия	1,251	1,090
Доля общей дисперсии	0,312	0,272

местными сортами из этих регионов были пленчатые из России: к-6868 (Якутия), к-7219, к-7362, (Бурятия), к-8431, к-8479 (Амурская обл.), к-5072 (Сахалинская обл.), к-3379, к-3518, к-6944 (Приморский край) и голозерные: к-5321 (Россия, Пермская обл.), к-1930, к-11012, к-14616, к-14955 (Китай), к-2513, к-4076 (Монголия).

В табл. 5 были проанализированы местные генотипы с разной формой метелки и окраской цветковой чешуи. Фактор 1 ($F_1 = 31,2\%$ дисперсии) включает в себя форму метелки, географическое происхождение образцов и в меньшей степени – устойчивость к фузариозу. Первые два показателя находятся в обратной сильной зависимости друг от друга. Таким образом, зерно местных сортов, имеющих одногривую метелку, в меньшей степени было заражено грибами *Fusarium* по сравнению с сортами с раскидистой метелкой.

Фактор 2 ($F_2 = 27,2\%$ дисперсии) включает в себя окраску цветковой чешуи и степень устойчивость к фузариозу. В данном случае зараженность зерна грибами *Fusarium* была в обратной сильной зависимости с признаком окраски цветковой чешуи. Следовательно, зерно пленчатых местных сортов с окрашенной цветковой чешуйей в меньшей степени подвержено заболеванию.

На основе статистического анализа биометрических показателей, характеризующих генотипы овса широкого ботанического и географического разнообразия из коллекции ВИР, выявлена взаимосвязь между отдельными

хозяйственно ценными признаками и устойчивостью к фузариозу зерна.

Комплексное изучение характеристик генотипов овса показало, что увеличение продолжительности вегетации, длины метелки, уменьшение высоты растений, устойчивости к полеганию и патогенам способствует увеличению зараженности зерновки грибами *Fusarium*.

Среди проанализированных культурных видов генотипы *A. strigosa* и *A. sativa* были подвержены заражению фузариозом в меньшей степени, чем *A. byzantina* и *A. abyssinica*. Голозерные формы *A. sativa* spp. *nudisativa* в большей степени устойчивы к фузариозу зерна по сравнению с пленчатыми формами посевного овса.

Сопоставление результатов оценки местных и селекционных генотипов выявило большую устойчивость к фузариозу местных образцов с одногривой метелкой и темноокрашенными цветковыми чешуями.

При рассмотрении географического происхождения установлено, что относительно устойчивыми были местные образцы из России, Китая и США, а также селекционные сорта из Белоруссии. Наиболее устойчивыми образцами были пленчатые: местные сорта из России – к-6868 (Якутия), к-7219, к-7362 (Бурятия), к-8431, к-8479 (Амурская обл.), к-5072 (Сахалинская обл.), к-3379, к-3518, к-6944 (Приморский край); голозерные: сорта из России – Першерон (Кировская обл.), Гаврош (Кемеровская обл.), Белоруссии – Бег 1, Витус, Крепыш, а также

местные сорта к-5321 (Россия, Пермская обл.), к-1930, к-11012, к-14616, к-14955 (Китай), к-1768, к-1984, к-1998 (США).

В результате многолетнего полевого и лабораторного изучения генетического разнообразия культурных видов *Avena* из коллекции ВИР выделены генотипы, представляющие особую селекционную ценность, которые должны быть вовлечены в процесс создания будущих сортов овса.

Благодарности

Данное исследование выполнено в 2008–2009 гг. при поддержке проекта РФФИ № 08-04-13668 и в 2014 г. за счет гранта Российского научного фонда (проект № 14-16-00072).

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Список литературы

- Гаврилова О.П., Гагкаева Т.Ю., Лоскутов И.Г. Выделение исходного материала для селекции сортов овса, устойчивых к фузариозу и накоплению микотоксинов в зерне. Доклады РАСХН. 2012;1:21-23.
- Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П. Особенности поражения овса фузариозом. С.-х. биология. 2011;6:3-10.
- Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Левитин М.М., Новожилов К.В. Фузариоз зерновых культур. Защита и карантин растений. 2011; 5:62-120.
- Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Лоскутов И.Г., Блинова Е.В., Аникина Л.В. Характеристика образцов овса по устойчивости к фузариозу. Каталог мировой коллекции ВИР. СПб: ВИР, 2012.
- Конарев А.В., Шеленга Т.В., Перчук И.Н., Блинова Е.В., Лоскутов И.Г. Характеристика разнообразия овса (*Avena L.*) из коллекции ВИР – исходного материала для селекции на устойчивость к фузариозу. Аграрная Россия. 2015;5:2-10.
- Кононенко Г.П., Буркин А.А. Опыт разработки и применения иммунореагентов для анализа 12,13-эпокситрихотеци-9-ен-8-онов. Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2009;2:16.
- Лоскутов И.Г. Овес (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб: ГНЦ РФ ВИР, 2007.
- Лоскутов И.Г., Ковалева О.Н., Блинова Е.В. Методические указания по изучению и сохранению мировой коллекции ячменя и овса. СПб: ВИР, 2012.
- Родионова Н.А., Солдатов В.Н., Мережко В.Е., Ярош Н.П., Кобыльянский В.Д. Овес. Культурная флора. М. Колос. 1994;2(3).
- Бjørnstad Å, Skinnes H. Resistance to *Fusarium* infection in oats (*Avena sativa L.*). Cereal Res. Comm. 2008;36:57-62.
- Boutigny A.-L., Richard-Forget F., Barreau C. Natural mechanisms for cereal resistance to the accumulation of *Fusarium* trichothecenes. Eur. J. Plant Pathology. 2008;121:411-423.
- Burkin A.A., Zorjan V.G., Soboleva N.A., Kononenko G.P. T-2 toxin and roridin A in blood, tissues and excreta of rats after oral administration. Baltic J. Lab. Anim. Sci. 2000;10:26-32.
- Gagkaeva T., Gavrilova O., Yli-Mattila T., Loskutov I. Evaluation of oat germplasm for resistance to *Fusarium* head blight. Plant Breeding and Seed Sci. 2011;64:15-22.
- Gagkaeva T.Yu., Gavrilova O.P., Loskutov I.G., Yli-Mattila T. Sources of resistance to *Fusarium* head blight in VIR oat collection. Euphytica. 2013;191:355-364.
- Gavrilova O., Gagkaeva T., Burkin A., Kononenko G., Loskutov I. Susceptibility of oat germplasm to *Fusarium* infection and mycotoxin accumulation in grains. Abstracts of 8th International oat conference. Minneapolis, USA. Session V – Effective Pest, 28 june–2 july, 2008.
- Halstensen A.S., Nordby K.C., Eduard W., Klemsdal S.S. Real-time PCR detection of toxicogenic *Fusarium* in airborne and settled grain dust and associations with trichothecene mycotoxins. J. Environ. Monitoring. 2006;8:1235-1241.
- He X., Skinnes H., Oliver R., Jackson E., Bjørnstad Å. Linkage mapping and identification of QTL affecting deoxynivalenol (DON) content (*Fusarium* resistance) in oats (*Avena sativa L.*). Theor. Appl. Genet. 2013;126:2655-2670.
- Imathiu S.M., Ray R.V., Back M.I., Hare M.C., Edwards S.G. A survey investigating the infection of *Fusarium langsethiae* and production of HT-2 and T-2 mycotoxins in UK oat fields. J. Phytopathol. 2013; 161:553-561.
- Kiecana I., Mielniczuk E., Kaczmarek Z., Kostecki M., Golinski P. Scab response and moniliformin accumulation in kernels of oat genotypes inoculated with *Fusarium avenaceum* in Poland. Europ. J. Plant Pathol. 2002;108:245-251.
- Loskutov I.G., Rines H.W. *Avena L.* Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources. Cereals. Ed. C. Kole. Springer, Heidelberg, Berlin, New York. 2011;1:109-184.
- Martinelli J.A., Chaves M.S., Graichen F.A.S., Federizzi L.C., Dresch L.F. Impact of *Fusarium* head blight in reducing the weight of oat grains. J. Agric. Sci. 2014;6:188-198.
- Mielniczuk E., Kiecana I., Perkowski J. Susceptibility of oat genotypes to *Fusarium crookwellense* Burgess, Nelson and Toussoun infection and mycotoxin accumulation in kernels. Biologia, Bratislava. 2004;59(6):809-816.
- Pălcintă D.D., Murariu D., Herrmann M. Incidence of *Fusarium* mycotoxins on different oat cultivars under natural and artificial infection conditions. Romanian Agric. Res. 2015;32:63-68.
- Scudamore K., Baillie H., Patel S., Edwards S.G. The occurrence and fate of *Fusarium* mycotoxins during the industrial processing of oats in the UK. Food Add. Cont. 2007;24:1374-1385.
- Šliková S., Šrobárová A., Šudyová V., Polišenská I., Gregová E., Mihálik D. Response of oat cultivars to *Fusarium* infection with a view to their suitability for food use. Biologia, Bratislava. 2010;65(4): 609-614.
- Tekauz A.B., Fetch M.J., Rossnagel B.G., Savard M.E. Progress in assessing the impact of *Fusarium* head blight on oat in western Canada and screening of *Avena* germplasm for resistance. Cereal Res. Comm. 2008;36:49-56.
- Tekauz A.B., McCallum B., Ames N., Fetch J.M. *Fusarium* head blight of oat – current status in western Canada. Can. J. Plant Pathol. 2004; 26:473-479.
- Yan W., Fregeau-Reid J., Rioux S., Pageau D., Xue A., Martin R., Fedak G., de Haan B., Lajeunesse J., Savard M. Response of oat genotypes to *Fusarium* head blight in Eastern Canada. Crop Sci. 2010; 50:134-142.
- Yli-Mattila T., Paavanen-Huhtala S., Jestoi M., Parikka P., Hietanenmi V., Gagkaeva T., Sarlin T., Haikara A., Laaksonen S., Rizzo A. Real-time PCR detection and quantification of *Fusarium poae*, *F. graminearum*, *F. sporotrichioides* and *F. langsethiae* in cereal grains in Finland and Russia. Arch. Phytopathol. Plant Prot. 2008; 41:243-260.