

Оригинальная статья / Original article

<https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-3-38-49>
УДК: 635.11:631.527.41:631.524.86

С.А. Ветрова*, К.С. Мухина,
Е.Г. Козарь, И.А. Енгальчева

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Федеральный научный центр овощеводства" (ФГБНУ ФНЦО)
143072, Россия, Московская область,
Одинцовский район, п. ВНИИССОК,
ул. Селекционная, д.14

*Автор для переписки: lana-k2201@mail.ru

Вклад авторов. Ветрова С.А.: научное руководство исследованием, методология, верификация и администрирование данных, проведение и анализ лабораторных и полевых исследований, создание рукописи и её редактирование; Мухина К.С.: проведение и анализ лабораторных и полевых исследований, создание рукописи, ресурсы; Козарь Е.Г.: методология, концептуализация, верификация и администрирование данных, проведение и анализ полевых и лабораторных исследований, создание рукописи и её редактирование, ресурсы; Енгальчева И.А.: методология, проведение и анализ лабораторных исследований, ресурсы, создание рукописи и её редактирование.

Финансирование исследований.

Исследования выполнены по Государственному заданию FGGF-2022-0016, FGGF-2024-0020.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Для цитирования: Ветрова С.А., Мухина К.С., Козарь Е.Г., Енгальчева И.А. Скрининг генетически разнообразного линейного материала свеклы столовой по устойчивости к *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* на разных стадиях развития растений (спорофит, гаметофит). *Овощи России*. 2025;(3):38-49. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-3-38-49>

Поступила в редакцию: 01.04.2025

Принята к печати: 25.04.2025

Опубликована: 07.07.2025

Svetlana A. Vetrova*, Kseniya S. Muhina,
Elena G. Kozar, Irina A. Engalycheva

Federal State Budgetary Scientific Institution
Federal Scientific Vegetable Center (FSBSI FSVC)
14, Selectionnaya str., VNISSOK, Odintsovo district,
Moscow region, Russia, 143072

*Correspondence Author: lana-k2201@mail.ru

Funding. The research was carried out under State Assignment FGGF-2022-0016, FGGF-2024-0020.

Authors' Contribution: Vetrova S.A.: scientific supervision of the study, methodology, data verification and administration, conducting and analyzing laboratory and field studies, writing and editing the manuscript. Kozar E.G.: methodology, conceptualization, data verification and administration, conducting and analyzing field and laboratory studies, writing and editing the manuscript, resources. Mukhina K.S.: conducting and analyzing laboratory and field studies, writing the manuscript, resources. Engalycheva I.A.: methodology, conducting and analyzing laboratory studies, resources, writing and editing the manuscript.

Conflict of interest. The authors declare that there are no conflicts of interest.

For citation: Vetrova S.A., Muhina K.S., Kozar E.G., Engalycheva I.A. Screening of genetically diverse linear beetroot material for resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* at different stages of plant development (sporophyte, gametophyte). *Vegetable crops of Russia*. 2025;(3):38-49. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-3-38-49>

Received: 01.04.2025

Accepted for publication: 25.04.2025

Published: 07.07.2025

Скрининг генетически разнообразного линейного материала свеклы столовой по устойчивости к *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* на разных стадиях развития растений (спорофит, гаметофит)

РЕЗЮМЕ

Актуальность. Важнейшим направлением в селекции свеклы столовой является создание конкурентоспособных отечественных промышленных гибридов на основе ЦМС, для получения которых необходимо создать фонд родительских линий с комплексом хозяйственно значимых признаков и устойчивостью к болезням. В последнее время на посевах свеклы столовой возрастает вредоносность бактериоза, в том числе вызываемого возбудителем *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* (Psa), что определяет необходимость изучения устойчивости селекционного материала к бактериозу на разных стадиях развития.

Цель исследования. Провести скрининг линейного и инбредного материала свеклы столовой по устойчивости к *Pseudomonas syringae aptata* и выделить из них наиболее ценные формы для создания устойчивых к бактериозу гибридов.

Материалы и методы. Объекты исследований: коллекционный изолит *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* (Psa 1-21), корнеплоды, листья и популяции пыльников зерен растений линий и инбредных потомств свеклы столовой. В работе использовали методы фитопатологии и гаметной селекции, искусственное заражение спорофита и гаметофита проводили водной суспензией или жидкой культурой Psa.

Результаты. Проведен скрининг линейного и инбредного материала свеклы столовой по устойчивости к Psa на разных стадиях онтогенеза (спорофит, гаметофит). Установлено, что спорофитная резистентность контрастных по устойчивости генотипов свеклы к Psa определяется уровнем органоспецифичной устойчивости. Выявлена обратная взаимосвязь между устойчивостью спорофита и изменением функциональных параметров микрогаметофита, при этом в качестве критерия устойчивости по микрогаметофиту целесообразно использовать коэффициент стрессоустойчивости (Ks), сопряженный в большей степени с баллом поражения корнеплодов ($R^2=0,66$). В качестве селекционирующего агента при ранжировании образцов свеклы столовой по устойчивости к Psa рекомендуется использовать водную суспензию бактерии в двух концентрациях. В результате иммунологического скрининга отобраны и включены в селекционный процесс две селекционные линии и четыре перспективных инбредных потомства, характеризующиеся устойчивостью спорофита и гаметофита к бактериозу и комплексом селекционно-ценных и хозяйственно-значимых признаков.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:

свекла столовая (*Beta vulgaris* L.), *Pseudomonas syringae* pv. *aptata*, линия, инбредное потомство, устойчивость, микрогаметофит, спорофит, бактериоз

Screening of genetically diverse linear beetroot material for resistance to *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* at different stages of plant development (sporophyte, gametophyte)

ABSTRACT

Relevance. The most important direction in the breeding of beetroot is the production of competitive domestic industrial hybrids based on CMS, for which it is necessary to create a fund of parent lines with a complex of economically significant traits and resistance to diseases. Recently, the harmfulness of bacteriosis, including those caused by the pest *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* (Psa), has been increasing in table beet crops, which determines the need to study the resistance of breeding material to bacteriosis at different stages of development.

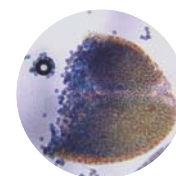
The aim of the research. To screen the linear and inbred beetroot material for resistance to *Pseudomonas syringae aptata* and identify the most valuable forms from them for the creation of bacteriosis-resistant hybrids.

Materials and methods. Objects of research: collection isolate of *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* (Psa 1-21); root crops, leaves, and populations of pollen grains of plant lines and inbred descendants of beetroot. The methods of phytopathology and gametic breeding were used in the work, artificial infection of the sporophyte and gametophyte was carried out with an aqueous suspension or liquid culture of Psa, according to the results of which the samples were ranked according to resistance.

Results. Screening of linear and inbred beetroot material for resistance to Psa at different stages of ontogenesis (sporophyte, gametophyte) was carried out. It has been established that the sporophytic resistance of beet genotypes contrasting in resistance to Psa is determined by the level of organ-specific resistance. An inverse relationship has been revealed between the stability of the sporophyte and changes in the functional parameters of the microgametophyte, while it is advisable to use the stress tolerance coefficient (Ks) as a criterion for microgametophyte resistance, which is more associated with the damage score of root crops ($R^2=0,66$). It is recommended to use an aqueous suspension of the bacterium in two concentrations as a selective agent in the ranking of table beet samples for resistance to Psa. As a result of immunological screening, two breeding lines and four promising inbred offspring were selected and included in the breeding process, characterized by the resistance of the sporophyte and gametophyte to bacteriosis and a complex of breeding-valuable and economically significant traits.

KEYWORDS:

beetroot (*Beta vulgaris* L.), *Pseudomonas syringae* pv. *aptata*, line, inbred offspring, resistance, microgametophyte, sporophyte, bacteriosis



Введение

В связи с комплексом политических и социально-экономических вызовов последних лет (в т.ч. введение санкций), большое внимание уделяется обеспечению продовольственной безопасности РФ, которая направлена на самообеспечение сельскохозяйственной продукцией, в том числе овощами и бахчевыми – не менее 90%; семенами основных сельскохозяйственных культур отечественной селекции – не менее 75%. Обозначен ряд стратегически-значимых овощных культур, в число которых входит и свекла столовая [1, 2]. На сегодняшний день большая часть площадей под свеклой столовой у крупных производителей занята гибридами F₁ иностранной селекции, поэтому в случае прекращения поставки гибридных импортных семян свеклы столовой, их дефицит на рынке неизбежен [3]. В связи с этим, важнейшим направлением в селекции свеклы столовой является получение конкурентоспособных отечественных промышленных гибридов на основе ЦМС, которые представляют ценность и с точки зрения защиты авторских прав российских оригинаторов. Для получения таких гибридов необходимо создать фонд инбредных линий - родительских компонентов, характеризующихся высокой комбинационной способностью по комплексу хозяйственно значимых признаков, в том числе устойчивостью к болезням [4].

В «Федеральном научном центре овощеводства» проводится многолетняя работа по созданию ценного генетически-разнообразного линейного материала свеклы столовой с последовательным отбором по устойчивости к распространенным болезням в Московской области - фузариозу и фомозу на естественном и искусственном инфекционных фонах [5, 6]. В последнее время на посевах свеклы столовой возрастает вредоносность бактериозов, в том числе вызываемого возбудителем *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* (Psa) [7]. Вероятно, это связано с обменом семенами и маточными корнеплодами между регионами и странами, что повышает вероятность занесения и распространения ранее незарегистрированных болезней различной этиологии [8], а также с потеплением климата [9]. В странах Северной и Южной Америки, Европы, Азии, а также в Австралии и в Новой Зеландии симптомы бактериоза, вызываемые Psa, были зарегистрированы на широком спектре овощных культур (сахарная свекла, мангольд, дыня, тыква и др.) [10]. Во Франции в отдельные годы поражение этим возбудителем культуры дыни носило эпифитотийный характер, потери урожая составили 80–100%. Это свидетельствует о высоком патогенном потенциале данного возбудителя [11, 12].

Первое сообщение об эпифитотии Psa появилось только в 2017 году, когда в условиях Краснодарского края было отмечено поражение более половины производственных посевов свеклы сахарной [13]. Это связано с тем, что из-за сходства симптомов с другими болезнями, в частности с церкоспорозом, данный возбудитель долгое время не регистрировался на посевах свеклы в Российской Федерации. В 2018 году в Московской области на коллекционных южных образцах свеклы столовой также была выделена и идентифицирована бактерия Psa, вызывающая на корнеплодах симптомы сосудистого бактериоза без внешних признаков поражения [7, 9, 13]. Несмотря на то, что распространённость бактериоза на свекле столовой в средней полосе России пока не достигает экономического порога вредоносности, в рамках опережающей селекции актуальны исследования, направленные на разработку методических подходов скрининга на разных стадиях онтогенеза, повышения объ-

ективности результатов оценки на устойчивость к бактериозу, целевого отбора селекционного материала и ускорения процесса создания устойчивых к бактериозу отечественных гибридов свеклы столовой.

С этой точки зрения особого внимания заслуживают методы гаметной селекции по оценке устойчивости к стрессовым факторам на уровне мужского гаметофита, позволяющая с минимальными затратами провести скрининг большого числа популяций и в короткие сроки выделить ценные генотипы для селекционной работы [14]. Оценка по микрогаметофиту может быть эффективной стратегией прогнозирования частоты встречаемости желательных генов в потомстве. Основой теории гаметофитного отбора является то, что отбор среди гаплоидных, но гетерогенных по своему составу популяций пыльцевых зерен, может положительно коррелировать с изменениями в следующем спорофитном поколении [15]. Показано, что различные факторы воздействия на гаметофит, такие как водный и температурный стресс, гербициды и патотоксины, приводят к увеличению числа устойчивых особей в популяциях [16].

В отношении возбудителей болезней бактериальной этиологии рядом исследователей отмечена неоднозначная взаимосвязь реакции спорофита и гаметофита на воздействие патогенного объекта. Так, на культуре лука репчатого установлено наличие прямой корреляционной зависимости между устойчивостью растений к *P. corotovorum* на спорофитной и гаметофитной стадиях развития [17]. В то время, как на культуре капусты белокочанной, напротив, выявлена обратная взаимосвязь: негативное влияние бактериальной суспензии патогена *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* на жизнеспособность пыльцы устойчивых по спорофиту растений и стимулирующее действие на прорастание пыльцы восприимчивых образцов [18]. В наших исследованиях, проведенных ранее на двух контрастных по устойчивости к Psa сортах свеклы столовой, также была выявлена обратная взаимосвязь между устойчивостью спорофита и изменением функциональных параметров микрогаметофита под влиянием фитопатогена [19]. Выявленные закономерности воздействия на микрогаметофит и спорофит различных селекционирующих агентов и их концентраций позволили модифицировать и выделить наиболее информативные варианты заражения, которые были включены в наши дальнейшие исследования и апробированы на генетически разнообразном селекционном материале для проведения экспресс-оценки устойчивости к Psa.

Цель работы – провести скрининг линейного и инбредного материала свеклы столовой по устойчивости к *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* и выделить наиболее ценные родительские формы для создания устойчивых к бактериозу гибридов.

Материалы и методы исследований.

Условия проведения исследований. Исследования проводили в 2023–2024 гг. на базе лабораторий молекулярно-иммунологических исследований (ЛМИИ), селекции и семеноводства столовых корнеплодов ФГБНУ ФНЦО в Одинцовском районе Московской области. Корнеплоды выращивали в селекционном питомнике в 2023 году на опытном поле основного севооборота ФГБНУ ФНЦО (посев 25 мая – уборка 15 сентября) на грядах по схеме 70+30+70 согласно общепринятым методикам [20]. Во время уборки урожая непораженные болезнями стандартные корнеплоды помещали в овощные сетки и закладывали в контейнеры с

полиэтиленовыми вкладышами на хранение в овощехранилище при температуре 1–2°C и влажности 90–92 %, в течение семи месяцев (до II декады апреля). После хранения во время весеннего анализа (апрель 2024 года) проводили отбор непораженных болезнями маточных корнеплодов для иммунологической оценки в условиях *in vitro* на устойчивость к бактериозу.

Материал исследований: коллекционный штамм *Psa* (*Psa* 1-21), корнеплоды, листья и популяции пыльников зерен растений селекционных линий (№№151, 196, 153, 158) и 27 инбредных потомств свеклы столовой различного происхождения. Коллекционный штамм *Psa* 1-21 культивировали на агаризованной питательной среде LB (Luria Bertani Broth, Miller) в течение 48 часов при температуре 28°C. Бактериальную суспензию готовили в стерильной водопроводной воде в концентрации $1,2 \times 10^9$ КОЕ/мл (по стандарту МакФарланда титр №4) методом смыва с поверхности твердой питательной среды. В качестве инокулята использовали также жидкую культуру (ЖК). Для этого в конические колбы объемом 250 мл с жидкой средой LB (объем среды 100 мл) вносили 1 мл бактериальной суспензии в концентрации $1,2 \times 10^9$ КОЕ/мл, с дальнейшим инкубированием при температуре 27°C на орбитальном шейкере при 110 оборотах в минуту в течение 3 суток.

Оценку устойчивости растений свеклы столовой к *Psa* проводили в серии независимых лабораторных опытов с использованием различных вариантов заражения на разных стадиях развития растений. В качестве тестируемых объектов при искусственной инокуляции использовали корнеплоды, отделенные листья и пыльцу семенных растений анализируемых образцов.

Заражение корнеплодов проводили путем инокуляции высечек (дисков) [21]. Отобранные 10-15 маточных корнеплодов каждого образца тщательно промывали в проточной водопроводной воде с мылом, затем подвергали поверхностной стерилизации, погружая в 50 % раствор гипохлорита натрия на 15 минут, после чего дважды промывали в стерильной воде и маркировали. После стерилизации, отрезали 1/3 боковой части корнеплодов, делили на диски размером 4×3×1 см и помещали в пластиковые контейнеры, повторность - трехкратная. Затем в центральной части дисков стерильной иглой от шприца делали два укола глубиной 3 мм на расстоянии примерно 1 см друг от друга и дозированно вносили по 200 мкл инокулята в каждый прокол. В контроле в качестве инокулята использовали стерильную воду. В контейнерах с зараженными дисками корнеплодов создавали условия влажной камеры и помещали в термостат при температуре 20°C.

Учет симптомов и степени поражения оценивали на десятые сутки после заражения, измеряя диаметр и глубину с последующим присуждением индекса развития по пятибалльной шкале: 0 баллов – отсутствие симптомов в области проколов; 0,1-0,5-1,0 баллов – в области единичных проколов появление некрозов без проникновения в глубь тканей; 1,1-2,0 балла – у половины проколов появление некроза с проникновением вглубь ткани на 2-3 мм; 2,1-3,0 балла – у 50-75% проколов появление некроза с проникновением вглубь до 2/3 высоты диска; 3,1-4,0 балла – у большей части проколов появление некроза с распространением инфекции по сосудам. Промаркированные маточные корнеплоды после иммунологической оценки высаживали в грунт, где они формировали новую розетку листьев и цветоносы.

Заражение листьев. После отрастания листовой розетки

высаженных корнеплодов, проводили заражение отделенных листьев в условиях *in vitro*. С каждого растения срезали листья одного возраста, тщательно промывали под проточной водой, замачивали на 10 минут в слабом мыльном растворе, потом трижды ополаскивали стерильной водой. Заражение проводили путем погружения черешка листа, предварительно срезав 0,5 см его основания, в пробирки с 10 мл бактериальной суспензии в концентрации $2,4 \times 10^8$ КОЕ/мл. Контроль - стерильная вода. Опыт закладывали в четырехкратной повторности, по три настоящих листа каждого образца в каждой повторности. Пробирки с листьями инкубировали в штативах при температуре 20-22 °C при рассеянном свете. Учет симптомов поражения бактериозом проводили по пятибалльным шкалам. Хлороз и некроз: 0 - поражение отсутствует; 1 – поражение очень слабое, единичные хлорозные или некрозные пятна площадью до 10% поверхности листовой пластины; 2 – поражение слабое, до 20% поверхности листа занимает некроз или до 30% - хлороз; 3 - поражение среднее, до 50% - некроз или до 70% хлороз; 4 - поражение сильное, более 50% – некроз, хлороз более 70%. Шкала учета увядания: 0 - отсутствует; 1 – увядание краевой части листовой пластины; 2 – увядание 50% листовой пластины; 3 – увядание всей поверхности листовой пластины без потери тургора центрального черешка; 4 – полное увядание и подсыхание листовой пластинки. Характер распространения симптомов регистрировали в динамике: на четвертые и десятые сутки после заражения.

По результатам комплексной оценки устойчивости к *Psa* по спорофиту изученные популяции ранжировали на группы устойчивости (ГУ) в соответствии со степенью поражения разных органов (корнеплоды/листья, балл): устойчивые (У) – 0 / 0-0,5; относительно устойчивые (ОУ) – 0,1-1,0 / 0,6-1,0; средневосприимчивые (СВ) – 1,1-1,5; восприимчивые (В) – >1,5 баллов.

На стадии микрогаметофита изучали влияние водной суспензии *Psa* и жидкой культуры патогена на прорастание пыльцы *in vitro* анализируемых образцов свеклы столовой. Для проращивания пыльцы использовали следующий состав питательной среды (на 100 мл): ПЭГ-6000 – 25 г, сахароза – 15 г, H_3BO_3 – 5 мг, $Ca(NO_3)_2 \cdot 4H_2O$ – 15 мг, pH 5,8-6,5(контроль) [22]. В зависимости от варианта опыта среды готовили на основе дистиллированной стерильной воды (контроль), на основе соответствующих концентраций водной бактериальной суспензии и жидкой культуры, куда добавляли вышеперечисленные ингредиенты. Варианты опыта: водная суспензия в двух концентрациях – исходная ($1,2 \times 10^9$ КОЕ/мл) и разведение 2:8, ЖК – только в разведении 2:8, при которой отсутствует отрицательное влияние компонентов среды LB на прорастание пыльцы.

Пыльники с индивидуальных промаркированных растений собирали во время цветения утром (с 8 до 10 часов) с раскрывшихся цветков, помещая их в пластиковые боксы с крышками, где их хранили до начала эксперимента в течение 1-2 часов при комнатной температуре в темноте. Пыльцу осторожно вытряхивали из пыльников на пергаментные листы и с помощью препаровальных игл осуществляли посев на стерильные предметные стекла с каплями (20 мкл) питательной среды каждого варианта в трехкратной повторности. Стекла помещали во влажную камеру в чашках Петри и инкубировали на рассеянном свете при температуре 24-25°C в течение двух часов. Препараты с проросшей пылью фиксировали дифференциальным красителем по Данвеллу [23].

Цифровую микрофотосъемку пяти окуляр-полей в каждой капле осуществляли на микроскопе Zeiss Axio Lab A1 с помощью фотонасадки ADF с программным обеспечением Image Capture (версия x64, 4.11.21522.20221011). В дальнейшем на основе полученных снимков с использованием этой программы проводили подсчет жизнеспособных (ЖСП) и не проросших пыльцевых зерен, измеряли длину пыльцевых трубок (Лтр). Объем выборки для подсчетов и измерений в каждом варианте составлял 300-500 пыльцевых зерен в трехкратной повторности. На основании числа проросших пыльцевых зерен и длины пыльцевых трубок в контроле и опытных вариантах анализировали отклонения от контроля (в %), рассчитывали коэффициент стрессоустойчивости (K_s , %) в качестве обобщенного критерия сопротивления генотипа к стрессору:

$$K_s = (\text{ЖСПо} \times \text{Лтр.о}) / (\text{ЖСПк} \times \text{Лтр.к}) \times 100,$$

где **ЖСПо** – число проросших пыльцевых зерен в опыте; **ЖСПк** – число проросших пыльцевых зерен в контроле; **Лтр.о** – средняя длина пыльцевой трубки в опыте; **Лтр.к** – средняя длина пыльцевой трубки в контроле [24].

Анализ экспериментальных данных и статистическая оценка были выполнены в Microsoft Excel 2016 для Windows 10 и Statistica 7.0.

Результаты исследований

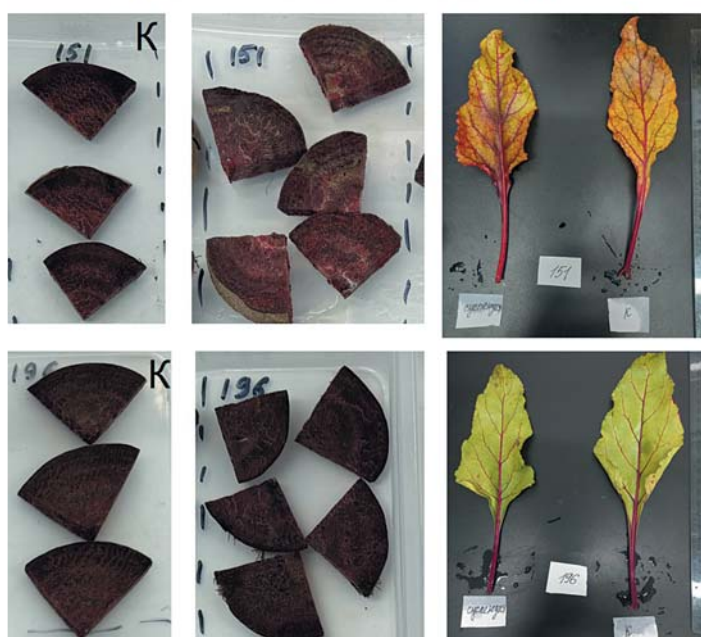
Для апробации и оптимизации элементов методики поэтапной оценки *in vitro* устойчивости к бактериозу проводили сравнительное изучение реакции спорфита и микрогаметофита на заражение штаммом Psa 1-21 с использованием четырех перспективных селекционных линий свеклы столовой, различающихся восприимчивостью к данному возбудителю. На рисунке 1 видно, что при инокуляции корнеплодов водной суспензией Psa 1-21 на десятые сутки после зараже-

ния у относительно устойчивых линий №№ 151 и 196 наблюдали незначительное потемнение поверхности дисков или единичные некрозы в области проколов без проникновения вглубь тканей корнеплода (средний балл развития 0,4-1). У средневосприимчивой линии №153 некроз ткани в области проколов был четко выражен с глубиной проникновения - 2-3 мм (балл развития 1,2-1,4). У восприимчивой линии №158 некротические пятна достигали 8-10 мм, а глубина зоны поражения составляла примерно 1/3 высоты дисков (балл развития 1,7-1,9). При погружении черешков отделенных листьев в бактериальную суспензию патогена у линий №№ 151 и 196 на четвертые сутки наблюдали диффузный хлороз до 0,5 баллов. У линий №№153 и 158 зарегистрировано развитие хлороза и некроза (в среднем 1,6 и 1,1 балла соответственно) и незначительная потеря тургора (1-1,5 балла).

При изучении реакции микрогаметофита было установлено, что добавление в питательную среду ЖК Psa 1-21 ингибировало прорастание пыльцевых зерен всех исследуемых линий на 5-18% относительно контроля, а стимуляция роста пыльцевых трубок была отмечена только в популяциях микрогаметофита линий №№ 151 и 158, относящихся к крайним группам устойчивости по спорфиту. У относительно устойчивой линии №196 отмечали полное ингибирование прорастания пыльцы (рис. 2, табл. 1).

В тоже время использование в качестве селекционирующего агента водной бактериальной суспензии, по сравнению с жидкой культурой, оказалось более информативным - линии более четко дифференцировались согласно обратной взаимосвязи реакции пыльцы и спорфита, выявленной в предыдущих исследованиях на модельных сортах [19]. Наиболее высокие показатели ЖСП и средней длины пыльцевых трубок отмечены у восприимчивой линии №158, у которой отклонение от контроля соответственно составило 20% и 154%, тогда как у относительно устойчивой по спорфиту линии №196 - ингибирование прорастания на 30%, при стимулировании роста трубок всего на 40% по сравнению с контролем.

ОТНОСИТЕЛЬНО УСТОЙЧИВЫЕ



СРЕДНЕВОСПРИИМЧИВЫЙ



ВОСПРИИМЧИВЫЙ



Рис. 1. Проявление симптомов бактериоза на дисках корнеплодов и отделенных листьях линий свеклы столовой при искусственной инокуляции коллекционным штаммом Psa 1-21 (бактериальная суспензия)
Fig. 1. Manifestation of bacteriosis symptoms on root crop discs and separated leaves of canteen beet lines during artificial inoculation with a collector strain Psa 1-21 (bacterial suspension)

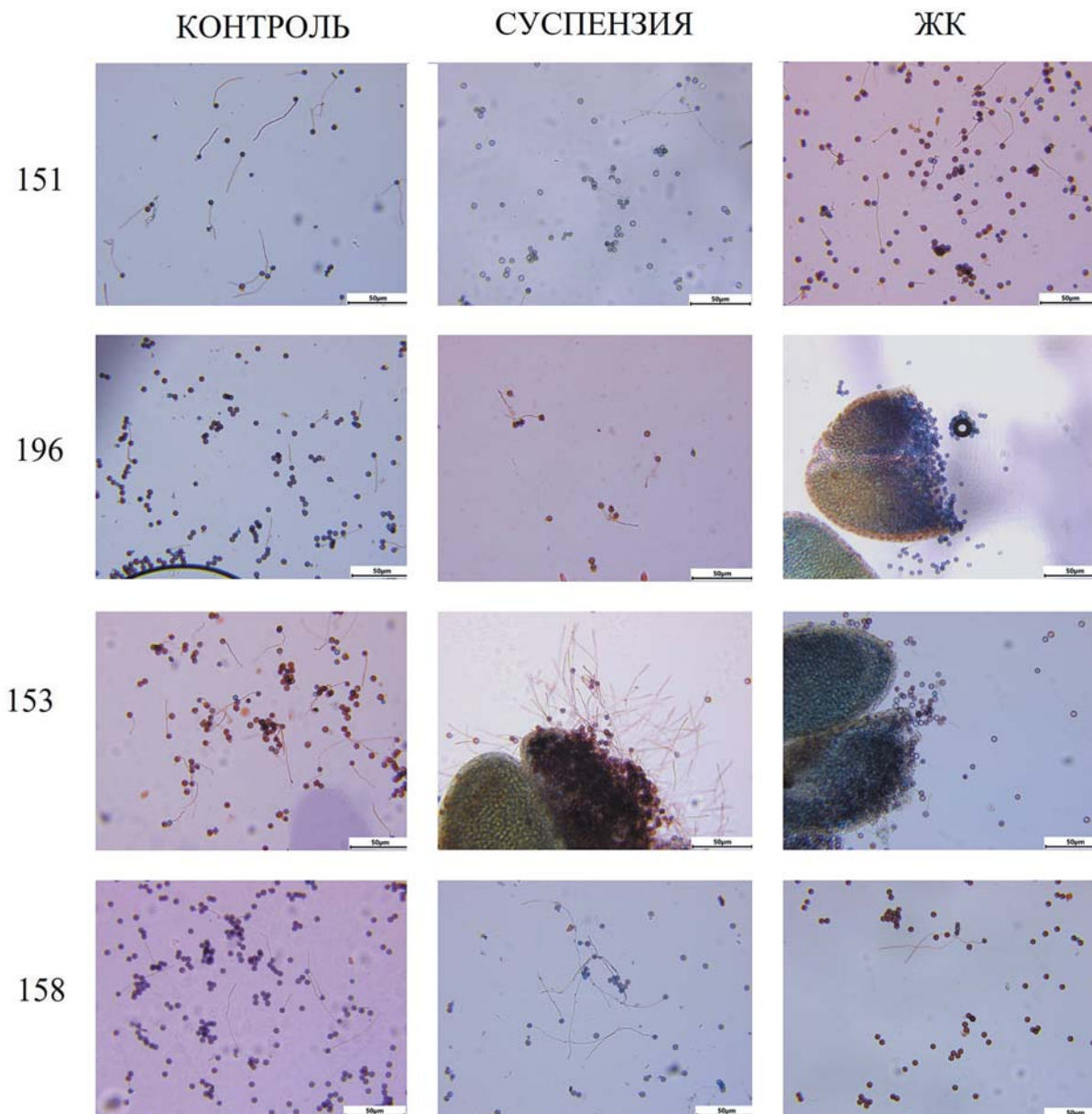


Рис. 2. Влияние суспензии и жидкой культуры штамма Psa 1-21 в разведении 2:8 на жизнеспособность и рост пыльцевых трубок линий свеклы столовой *in vitro*
Fig. 2. The effect of suspension and liquid culture of Psa 1-21 strain in a 2:8 dilution on the viability and growth of pollen tubes of canteen beet lines *in vitro*

Таблица 1. Влияние суспензии и жидкой культуры штамма в разведении 2:8 на жизнеспособность и рост пыльцевых трубок селекционных линий свеклы столовой *in vitro*
Table 1. Effect of suspension and liquid culture of the strain in a 2:8 dilution on the viability and growth of pollen tubes of beet breeding lines *in vitro*

Линия	Доля проросшей пыльцы (ЖСП), %						Средняя длина пыльцевой трубки					
	суспензия			жидкая культура			суспензия			жидкая культура		
	контроль	опыт	отклонение от контроля	контроль	опыт	отклонение от контроля	контроль, мкм	опыт, мкм	отклонение от контроля, %	контроль, мкм	опыт, мкм	отклонение от контроля, %
151 ОУ	63	33	-30	30	18	-12	35	49	40	18	19	6
196 ОУ	25	18	-7	5	0	-5	21	27	29	22	0	-100
153 СВ	41	49	8	29	11	-18	73	87	119	29	8	-74
158 В	24	44	20	14	4	-10	28	71	154	42	66	57
НСР ₀₅		10,5			6,5			20,5				

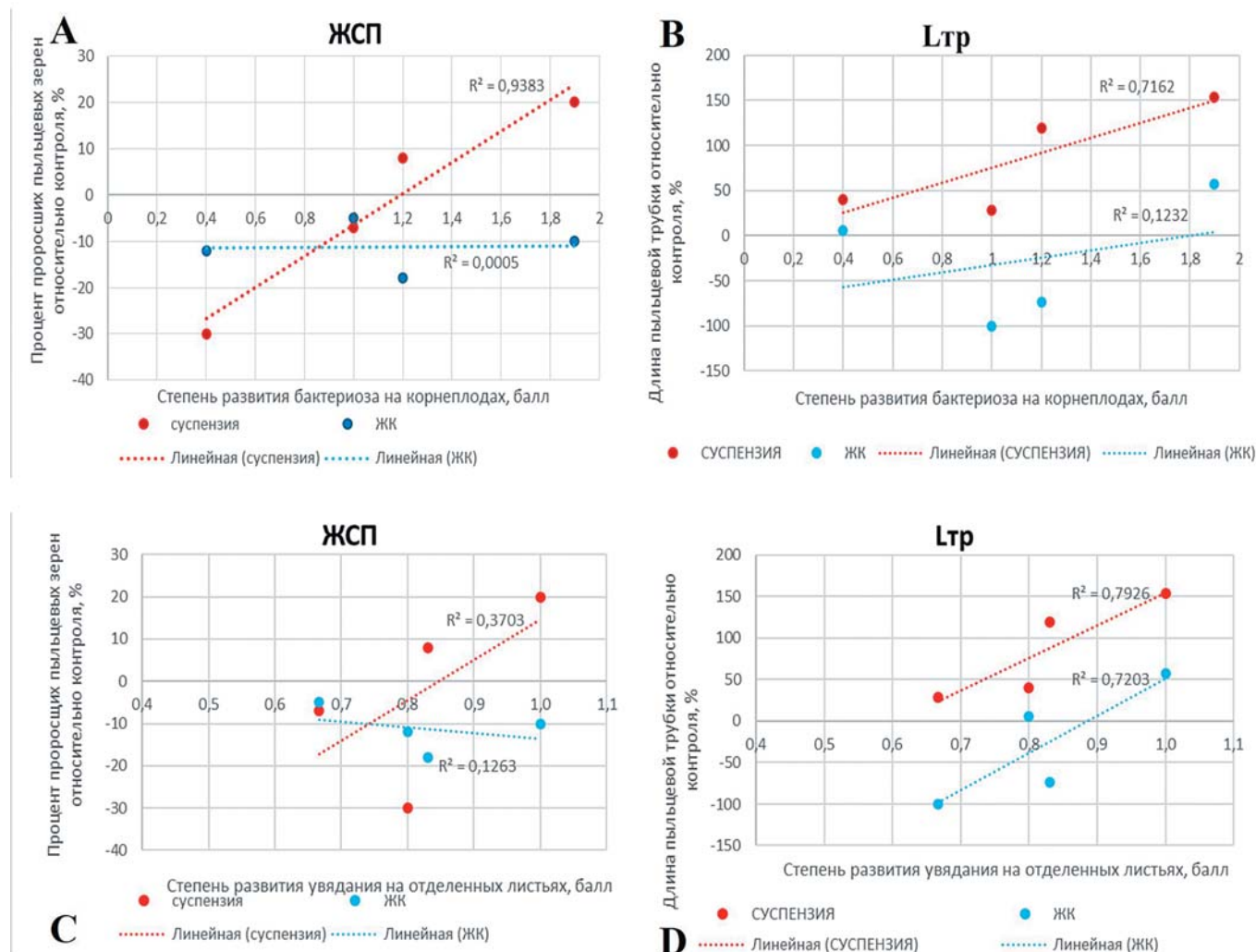


Рис. 3. Взаимосвязь между функциональными характеристиками пыльцы (ЖСП и Ltp) в условиях *in vitro* под влиянием суспензии и жидкой культуры штамма *Psa* 1-21 (в разведении 2:8) селекционных линий свеклы столовой с различным уровнем устойчивости к бактериозу по корнеплоду (А, В) и по отдельным листьям (С, D)
Fig. 3. The relationship between the functional characteristics of pollen under *in vitro* conditions under the influence of suspension and liquid culture of *Psa* strain 1-21 (except 2:8) breeding lines of table beet with different levels of resistance to bacteriosis by root crop (A, B) and by separated leaves (C, D)

Данный вывод подтверждается анализом характера взаимосвязи между реакцией микрогаметофита на воздействие селектирующего агента (водная суспензия и ЖК) и баллом поражения корнеплодов и листьев *Psa* 1-21 анализируемых популяций *in vitro* (рис. 3). В данной выборке селекционных линий коэффициент корреляции между баллом развития бактериоза при заражении корнеплодов водной суспензией *Psa* 1-21 и ЖСП микрогаметофита на питательной среде с добавлением суспензии *Psa* 1-21 составлял $r=0,97$, длиной пыльцевой трубки - $r=0,85$, а на питательной среде с ЖК *Psa* 1-21 - $r=0,02$ и $r=0,35$ соответственно (рис.3 А, В).

Степень взаимосвязи между интенсивностью проявления симптомов бактериоза на отдельных листьях анализируемых популяций и реакцией микрогаметофита при добавлении в питательную среду водной суспензии или ЖК возбудителя имела менее выраженный характер. В данном случае более тесная взаимосвязь отмечена между степенью увядания листовой пластинки с ЖСП и длиной пыльцевой трубки при добавлении в питательную среду водной суспензии ($r=0,61$ и $r=0,89$ соответственно). При использовании ЖК - только с длиной пыльцевой трубки $r=0,85$ (рис. 3 С, D). То есть, при ранжировании образцов свеклы столовой по устойчивости к *P.syringae* pv. *aptata* на уровне микрогамето-

фита, в качестве селектирующего агента целесообразно использовать водную суспензию *Psa*. Еще одним важным преимуществом данного элемента методики является простота его стандартизации и контроля за концентрацией суспензии, а также отсутствие дополнительного влияния на функциональные характеристики пыльцы компонентов жидкой среды LB, на которой выращивали бактерии. Дальнейший скрининг расщепляющихся популяций 27 инбредных потомств свеклы столовой разных поколений по устойчивости к бактериозу проводили с использованием только водной суспензии возбудителя в двух концентрациях. Стандарты – сорт Красный бархат (ОУ) и сорт Маруса (В).

По степени поражения корнеплодов образцы разделились на группы устойчивости в следующем соотношении: устойчивые (0 баллов) – 19%; относительно устойчивые (0,1-0,5 балл) – 26%; средневосприимчивые (0,6-1,5 балла) – 33%; восприимчивые (более 1,5 балла) – 30% от общего числа проанализированных. В то же время при заражении отдельных листьев распределение образцов по группам устойчивости отличалось в зависимости от типа проявления симптомов бактериоза. По степени развития хлороза доля устойчивых образцов была наименьшей и составила 4%; в

группу относительно устойчивых вошла большая часть проанализированных потомств – 41%; средневосприимчивых – 37%; восприимчивых – 18%. По некрозу преобладали группы устойчивых и относительно устойчивых – 22 и 70% соответственно; в группу средневосприимчивых вошли 7% образцов от числа изученных; восприимчивых не было (табл. 2).

В отношении увядания листовой пластинки большая часть изученных популяций оказались устойчивыми и относительно устойчивыми 37 и 30%; к средневосприимчивым отнесли 19%, а к восприимчивым – 15% (табл. 2). При этом степень проявления разных симптомов бактериоза при искусственном заражении водной суспензией Psa 1-21 отделенных листьев была сопоставима не во всех популяциях. Так образцы устойчивые и относительно устойчивые по хлорозу (13 шт.) также были относительно устойчивыми по раз-

витию некроза, но по степени увядания разделились на три группы – относительно устойчивые, средневосприимчивые и восприимчивые (46%, 30% и 24% соответственно). В группе восприимчивых по хлорозу образцов (5 шт.) другие симптомы (некроз и увядание) не проявлялись. В группе средневосприимчивых по хлорозу (9 шт.) большинство образцов характеризовались относительной устойчивостью к некрозу (89%), а по увяданию образцы разделились на несколько групп от устойчивых (78%) до восприимчивых (11%).

Для более объективного распределения анализируемых популяций по устойчивости отделенных листьев к бактериозу был рассчитан средневзвешенный общий балл поражения. На его основании образцы были распределены на группы устойчивости листовой розетки в пределах каждой группы устойчивости по корнеплоду (рис. 4). Выявлено, что во всех группах устойчивости корнеплодов присутствовали

Таблица 2. Степень развития симптомов бактериоза при искусственном заражении водной суспензией Psa 1-21 [$1,2 \times 10^6$ кл/мл] корнеплодов и отделенных листьев растений различных популяций свеклы столовой
Table 2. The degree of development of symptoms of bacteriosis in case of artificial contamination with an aqueous suspension of Psa 1-21 [$1,2 \times 10^6$ cells/ml] of root crops and separated leaves of plants of various populations of beetroot

Номер образца	Корнеплод		Лист							
			хлороз		некроз		увядание		среднее	
	балл	ГУ	балл	ГУ	балл	ГУ	балл	ГУ	балл	ГУ
Красный бархат	0,5 ^{ab}	ОУ	0,3 ^a	У	0,3 ^a	У	0,8 ^{abc}	ОУ	0,5 ^{ab}	У
323	0,0 ^a	У	2,0 ^{bcdef}	СВ	0,2 ^a	У	0,7 ^{ab}	ОУ	1,0 ^{abcd}	ОУ
330-2	0,0 ^a	У	3,0 ^{efg}	В	0,2 ^{ab}	ОУ	0,3 ^a	У	1,3 ^b	СВ
325	0,0 ^a	У	1,7 ^{abcde}	ОУ	0,0 ^a	У	1,0 ^{abcd}	СВ	1,6 ^d	В
371	0,0 ^a	У	1,3 ^{abcde}	ОУ	0,8 ^{ab}	ОУ	0,2 ^a	У	0,8 ^{abcd}	ОУ
378	0,0 ^a	У	3,0 ^{fg}	В	0,7 ^{ab}	ОУ	0,2 ^a	У	1,3 ^b	СВ
321-1	0,2 ^{ab}	ОУ	0,8 ^{abc}	ОУ	1,7 ^{ab}	ОУ	2,2 ^d	В	1,4 ^d	В
331	0,1 ^{ab}	ОУ	2,3 ^{cdefg}	СВ	1,0 ^{ab}	ОУ	0,7 ^{ab}	ОУ	1,3 ^b	СВ
332	0,2 ^{ab}	ОУ	1,2 ^{abcd}	ОУ	0,5 ^{ab}	ОУ	2,0 ^{cd}	В	1,3 ^b	СВ
361	0,3 ^{abc}	ОУ	2,7 ^{defg}	СВ	1,0 ^{ab}	ОУ	0,8 ^{abc}	ОУ	1,5 ^d	В
397-2	0,3 ^{abcd}	ОУ	1,8 ^{abcdef}	ОУ	0,5 ^{ab}	ОУ	0,8 ^{abc}	ОУ	1,0 ^{abcd}	ОУ
380-2	0,3 ^{abcd}	ОУ	2,2 ^{bcdef}	СВ	0,2 ^a	У	2,0 ^{cd}	В	1,4 ^c	СВ
362	1,1 ^{abcde}	СВ	3,7 ^g	В	0,3 ^a	У	0,3 ^a	У	1,4 ^c	СВ
379	1,1 ^{abcde}	СВ	1,3 ^{abcd}	ОУ	2,0 ^b	СВ	0,8 ^{abc}	ОУ	1,5 ^c	СВ
328	1,1 ^{abcde}	СВ	0,8 ^{abcd}	ОУ	0,3 ^a	У	1,3 ^{abcd}	СВ	0,9 ^{abcd}	ОУ
382	1,1 ^{abcde}	СВ	3,7 ^g	В	0,2 ^a	У	0,8 ^{abc}	ОУ	1,6 ^d	В
326	1,1 ^{abcde}	СВ	2,2 ^{bcdef}	СВ	0,7 ^{ab}	ОУ	1,0 ^{abcd}	СВ	1,3 ^b	ОУ
390	1,2 ^{bode}	СВ	1,5 ^{abcde}	ОУ	0,8 ^{ab}	ОУ	1,7 ^{bod}	В	1,3 ^b	СВ
352-1	1,4 ^{cdef}	СВ	2,0 ^{bcdef}	СВ	0,7 ^{ab}	ОУ	0,2 ^a	У	0,9 ^{abcd}	СУ
325	1,4 ^{def}	СВ	3,3 ^{fg}	В	0,5 ^{ab}	ОУ	0,8 ^{abc}	ОУ	1,6 ^d	В
350	1,5 ^{def}	СВ	1,3 ^{abcd}	ОУ	1,0 ^{ab}	ОУ	1,2 ^{abcd}	СВ	1,2 ^{abcd}	ОУ
351	1,7 ^{ef}	В	2,0 ^{bcdef}	СВ	1,2 ^{ab}	ОУ	1,2 ^{abcd}	СВ	1,4 ^c	В
329-2	1,7 ^{ef}	В	0,3 ^a	У	0,5 ^{ab}	ОУ	0,3 ^a	У	0,4 ^a	У
358	1,9 ^{ef}	В	2,5 ^{defg}	СВ	0,5 ^{ab}	ОУ	0,3 ^a	У	1,1 ^{abcd}	ОУ
341-1	1,9 ^{ef}	В	0,8 ^{abc}	ОУ	0,5 ^{ab}	ОУ	0,3 ^a	У	0,6 ^{abc}	ОУ
312-3	2,0 ^{ef}	В	0,8 ^{abc}	ОУ	0,7 ^{ab}	ОУ	0,2 ^a	У	0,6 ^{abc}	ОУ
359	2,5 ^{fg}	В	2,5 ^{defg}	СВ	1,0 ^{ab}	ОУ	0,2 ^a	У	1,2 ^{abcd}	ОУ
324-2	3,4 ^g	В	2,2 ^{bcdef}	СВ	0,5 ^{ab}	СВ	0,7 ^{ab}	ОУ	1,1 ^{abcd}	ОУ
Маруся	1,9 ^{ef}	В	1,5 ^{abcde}	ОУ	1,5 ^{ab}	ОУ	2,0 ^{cd}	В	1,7 ^d	В

Примечание: существенность различий с вероятностью 95% согласно тесту Дункана между образцами по уровню проявления симптомов бактериоза обозначена буквами в индексах (a-g). ГУ – группа устойчивости.
 Note: the significance of differences with a 95% probability according to the Duncan test between samples in terms of the level of symptoms of bacteriosis is indicated by letters (a-g). ГУ - sustainability group

образцы с относительной устойчивостью листьев, причем в крайних группах их доля была сопоставима и составила около 60% от числа образцов в группе. В то же время, доля средневосприимчивых образцов по листьям снижалась по мере снижения устойчивости корнеплодов, а восприимчивых соответственно, наоборот – увеличивалась. При этом среди устойчивых по корнеплоду отсутствовали образцы, восприимчивые к бактериозу по листьям, в группе относительной устойчивых по корнеплоду их доля составила всего 15%.

То есть, в расщепляющихся инбредных потомствах, в отличие от более выровненных популяций (сорты, гибриды F_1 , чистые линии), отмечается значительная вариабельность сочетания устойчивости различных органов спорофита к бактериальной инфекции. В данном случае более эффективным будет являться отбор по уровню устойчивости корнеплодов, что существенно снижает вероятность отбора форм с восприимчивостью листовой розетки (рис.4).

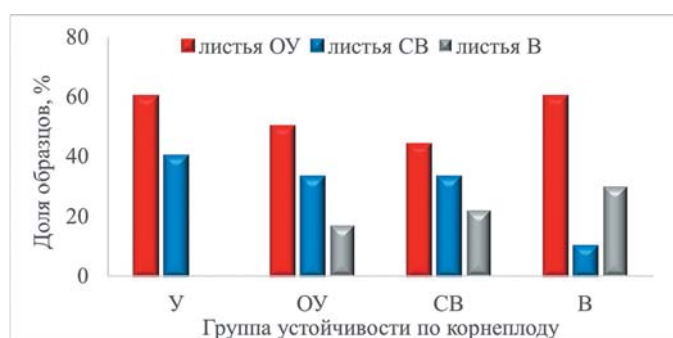


Рис. 4. Распределение инбредных потомств свеклы столовой по устойчивости к бактериозу по отделенным листьям в пределах групп устойчивости корнеплодов по результатам искусственного заражения в условиях *in vitro* водной суспензией Psa 1-21

Fig. 4. Distribution of inbred table beet progeny by bacterial resistance by separated leaves within root crop resistance groups based on the results of artificial *in vitro* contamination with an aqueous suspension of Psa 1-21

Из разных по сочетанию устойчивости корнеплодов и листьев групп, было отобрано 12 наиболее ценных по комплексу селекционно значимых признаков инбредных потомств для изучения реакции микрогаметофита на зара-

жение Psa 1-21. В исследования были включены две концентрации водной суспензии патогена – высокая $1,2 \times 10^9$ кл/мл (исходная) и низкая $2,4 \times 10^8$ кл/мл (разведение 2:8), влияние которых на функциональные параметры пыльцы устойчивых и восприимчивых генотипов, как было установлено выше, отличается (рис. 5).

В результате, как и в опытах со спорофитом, у инбредных потомств был отмечен более широкий спектр эффектов влияния бактерий на показатели ЖСП и длину пыльцевых трубок. Как видно на рисунке 5, у семи образцов отмечено ингибирование, а у пяти – стимулирование прорастания пыльцевых зерен относительно контроля, но в обеих выборках присутствовали образцы из всех групп устойчивости по корнеплоду. В то же время, в пределах этих выборок эффект влияния на скорость роста пыльцевых трубок образцов существенно отличался – от полного ингибирования (№330-2) до стимулирования в 2,5 раза (№352-1-4).

В данном случае, как показал анализ, для ранжирования образцов более информативным является коэффициент стрессоустойчивости (K_s), который совмещает в себе оба эти показателя. При этом, важным фактором при ранжировании образцов свеклы столовой по устойчивости к Psa 1-21 с использованием этого коэффициента является уровень жизнеспособности пыльцы в контроле. Внутри групп с низкой, средней и высокой ЖСП устойчивые по корнеплоду образцы имели более низкий коэффициент стрессоустойчивости по сравнению с восприимчивыми образцами (табл. 3).

Более тесная сопряженность ($R^2=0,66$) между баллом поражения корнеплодов и значениями K_s отмечена при использовании низкой концентрации патогена в питательной среде для прорастания пыльцы (рис. 6). Причем, анализ внутрипопуляционного полиморфизма по уровню устойчивости корнеплодов и длине пыльцевых трубок в средней пробе микрогаметофита дает возможность не только выявить уровень гетерогенности инбредных потомств, определить соотношение различных по устойчивости фракций в популяции, но и дать прогноз их соотношения в последующем потомстве на основании изучения кривых распределения микрогаметофита по длине пыльцевых трубок при разных концентрациях Psa 1-21 в среде.

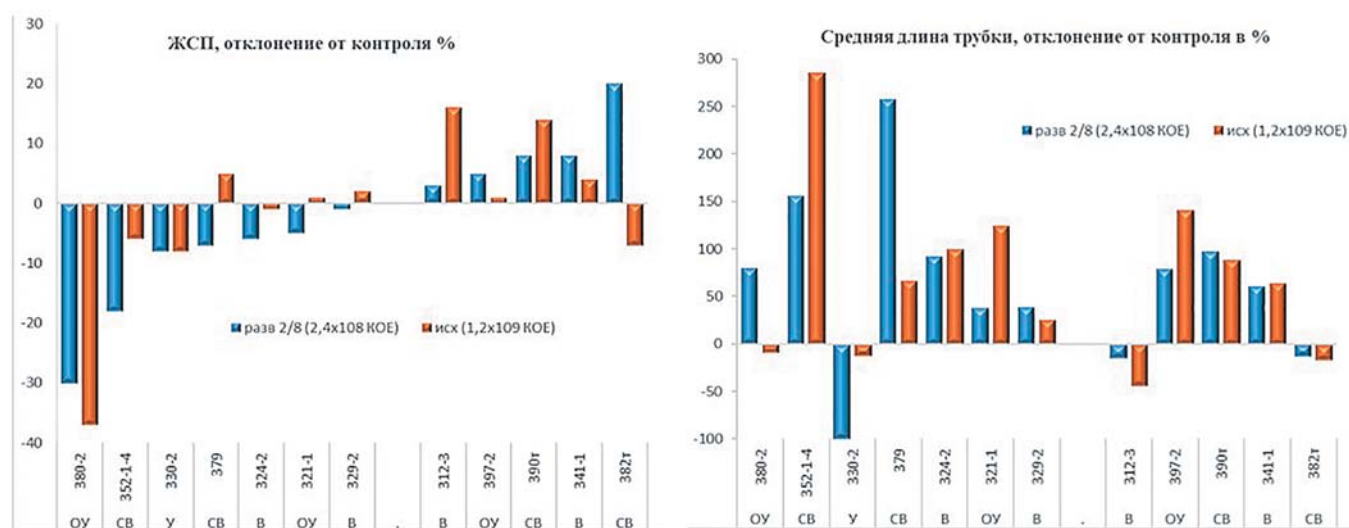


Рис. 5. Распределение инбредных популяций свеклы столовой по эффектам влияния водной суспензии Psa 1-21 на ЖСП и длину пыльцевых трубок относительно контроля при искусственном заражении
Fig. 5. Distribution of inbred beetroot populations according to the effects of Psa 1-21 aqueous suspension on LSP and pollen tube length relative to control during artificial infection

Таблица 3. Коэффициент стрессоустойчивости микрогаметофита под воздействием водной суспензии различающихся по устойчивости корнеплодов свеклы столовой к Psa 1-21 в группах образцов с разным уровнем жизнеспособности пыльцевых зерен
Table 3. Coefficient of stress resistance of microgametophyte under the influence of aqueous suspension of beetroot crops differing in resistance to Psa 1-21 in groups of samples with different levels of viability of pollen grains

№ образца	Доля проросших, ЖСП %			Средняя длина трубки ± стандартное отклонение, мкм			Суммарная длина трубок 100 п.з., мкм			Коэффициент стрессоустойчивости (Ks)			Группа устойчивости корнеплода
	Контроль	2,4х10 ⁸ КОЕ	1,2х10 ⁹ КОЕ	Контроль	2,4х10 ⁸ КОЕ	1,2х10 ⁹ КОЕ	Контроль	2,4х10 ⁸ КОЕ	1,2х10 ⁹ КОЕ	2,4х10 ⁸ КОЕ	1,2х10 ⁹ КОЕ	среднее	
группа с низким уровнем ЖСП<10% в контроле													
330-2	8	1	0	24±8	21±8	-	192	21	0	0,1	0,0	0,1	У
324-2	7	2	6	27±11	64±16	52±12	189	128	312	0,7	1,7	1,2	В
329-2	10	9	12	31±8	28±10	43±11	310	252	516	0,8	1,7	1,2	В
312-3	8	11	24	39±10	39±18	33±13	312	429	792	1,4	2,5	2,0	В
ср.	8	5	11	30	44	43	251	186	405	0,7	1,5	1,0	
группа со средним уровнем 10<ЖСП<20% в контроле													
321-1	11	5	11	29±8	41±19	40±7	319	205	440	0,6	1,4	1,0	ОУ
397-2	12	17	13	34±4	67±10	61±7	408	1139	793	2,8	1,9	2,4	ОУ
390т	16	24	30	35±8	72±11	69±14	560	1728	2070	3,1	3,7	3,4	СВ
341-1	20	28	24	28±4	71±13	45±10	560	1988	1080	3,6	1,9	2,7	В
ср.	16	23	22	32	70	58	509	1618	1314	3,1	2,5	2,8	
группа с высоким уровнем ЖСП>20% в контроле													
380-2	63	33	26	35±8	49±14	63±12	2205	1617	1638	0,7	0,7	0,7	ОУ
379	25	18	30	21±4	27±6	75±24	525	486	2250	0,9	4,3	2,6	СВ
352-1-4	46	28	40	27±5	63±19	69±12	1242	1764	2760	1,4	2,2	1,8	СВ
382т	48	68	41	73±13	87±13	63±11	3504	5916	2583	1,7	0,7	1,2	СВ
ср.	46	37	34	39	57	68	1869	2446	2308	1,2	2,0	1,6	

Таким образом, в результате проведенных исследований для дальнейшей работы были выделены две относительно устойчивые к бактериозу фертильные линии закрепители стерильности «В» - №151 и №196, а также для поиска новых источников и создания на их основе устойчивых к бактериозу линий «С» - инбредные потомства №№ 330-2, 321-1, 397-2 и

352-1-4 (рис. 7), которые обладают комплексом других селекционных и хозяйственно-ценных признаков. Описание и характеристика выделенных инбредных потомств и линий приведена в таблице 4. Отобранные популяции включены в селекционный процесс для создания отечественных промышленных конкурентоспособных гибридов с устойчивостью к бактериозу.

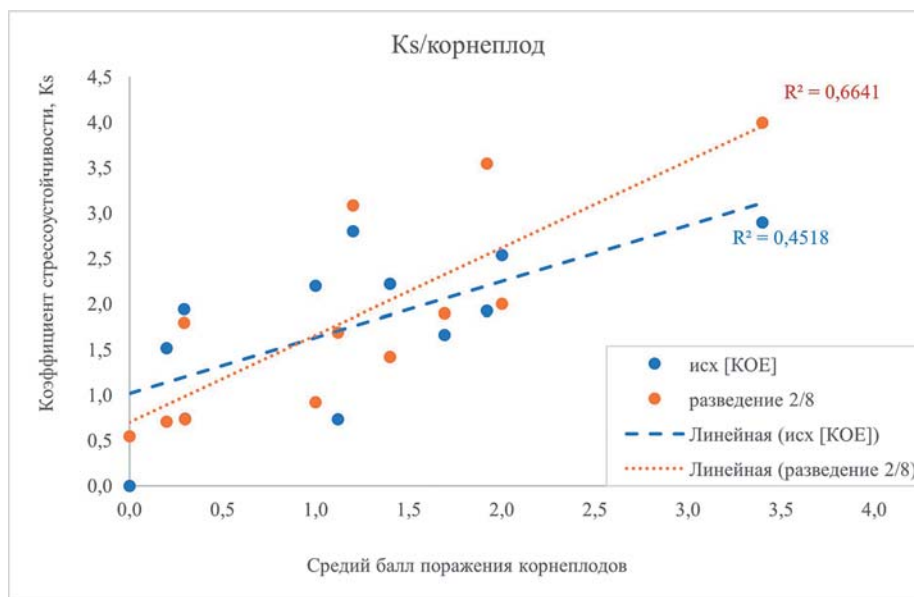


Рис. 6. Взаимосвязь между коэффициентом стрессоустойчивости (Ks) микрогаметофита при разных концентрациях водной суспензии штамма Psa 1-21 [1,2x10⁹ кл/мл (исх.) и 2,4x10⁸ кл/мл (разведение 2:8)] и уровнем устойчивости корнеплодов (балл поражения) инбредных потомств свеклы столовой
Fig. 6. The relationship between the stress resistance coefficient (Ks) of microgametophyte at different concentrations of aqueous suspension of Psa 1-21 [1,2 x 10⁹ cells/ml (ex.) and 2,4 x 10⁸ cells/ml (dilution 2:8)] and the level of root crop resistance (damage score) of inbred beet progeny

Таблица 4. Характеристика линий и инбредных потомств свеклы столовой, отобранных по устойчивости к *Psa* в результате искусственного заражения, по комплексу селекционно-ценных и хозяйственно значимых признаков
 Table 4. Characteristics of lines and inbred descendants of table beet selected for resistance to *Psa* as a result of artificial infection, according to a complex of breeding-valuable and economically significant traits

Номер образца	Направление селекции	Товарная урожайность, кг/м ²	Средняя масса товарного корнеплода, г	Товарность, %	Окраска мякоти, балл	Индекс формы корнеплода		Характеристика
						балл	V, %	
151	В	3,8	148	86	4,5	0,9	12	Корнеплоды округлой формы с гладкой поверхностью, тонким осевым корешком, маленькой головкой, красной мякотью, без ярко-выраженных колец. Листовая розетка прямостоячая с черешками средней длины.
196	В	3,9	153	85	4,5	0,9	7	Корнеплоды округлой формы с тонким осевым корешком, средней головкой, красной мякотью, без ярко-выраженных колец. Листовая розетка прямостоячая.
397-2	В	3,5	117	88	4,5	1,1	14	Корнеплоды округлой или слегка овальной формы с тонким осевым корешком, средней головкой. Мякоть красная и интенсивно-красная без ярко-выраженных колец. Листовая розетка полупрямостоячая, компактная. Относительно устойчивый к церкоспорозу.
330-2	С	4,4	155	85	5,0	1,0	18	Корнеплоды округлой формы с тонким осевым корешком, гладкой поверхностью, маленькой головкой, интенсивно-красной мякотью. Листовая розетка полупрямостоячая.
321-1	С	4,2	156	89	5,0	1,0	21	Корнеплоды округлой формы с очень тонким осевым корешком, гладкой поверхностью, маленькой головкой, интенсивно-красной мякотью. Листовая розетка полураскидистая.
352-1	С	5,1	180	90	5,0	1,1	17	Корнеплоды округлой формы с очень тонким осевым корешком, гладкой поверхностью, маленькой головкой, интенсивно-красной мякотью. Листовая розетка полураскидистая.

Закключение

В результате проведенного поэтапного скрининга генетически-разнообразного линейного и инбредного материала свеклы столовой по устойчивости к *Pseudomonas syringae aptata* на разных стадиях развития (спорофит, гаметофит) установлено, что спорофитная резистентность контрастных по устойчивости генотипов свеклы к *Psa* определяется уровнем органоспецифичной устойчивости. При инокуляции как корнеплодов, так и отделенных листьев относительно устойчивых к бактериозу константных линий (№151 и №196), наблюдали незначительное распространение бактериоза – до 1,0/0,5 баллов соответственно. У восприимчивой линии №158 развитие бактериоза

происходило более интенсивно и достигало по корнеплоду 1,9 баллов, по листьям – 1,5 балла с частичной потерей тургора.

На уровне микрогаметофита более информативным оказалось использование в качестве селектирующего агента водной бактериальной суспензии. Линии более четко дифференцировались согласно обратной взаимосвязи реакции пыльники и спорофита, выявленной в предыдущих исследованиях на контрастных по устойчивости сортах [19]. Наиболее высокие показатели ЖСП и средней длины пыльцевых трубок отмечены у восприимчивой линии №158, у которой отклонение от контроля соответственно составило 20% и 154%, тогда как у относительно устойчивой по спорофиту линии №196 - ингибирование

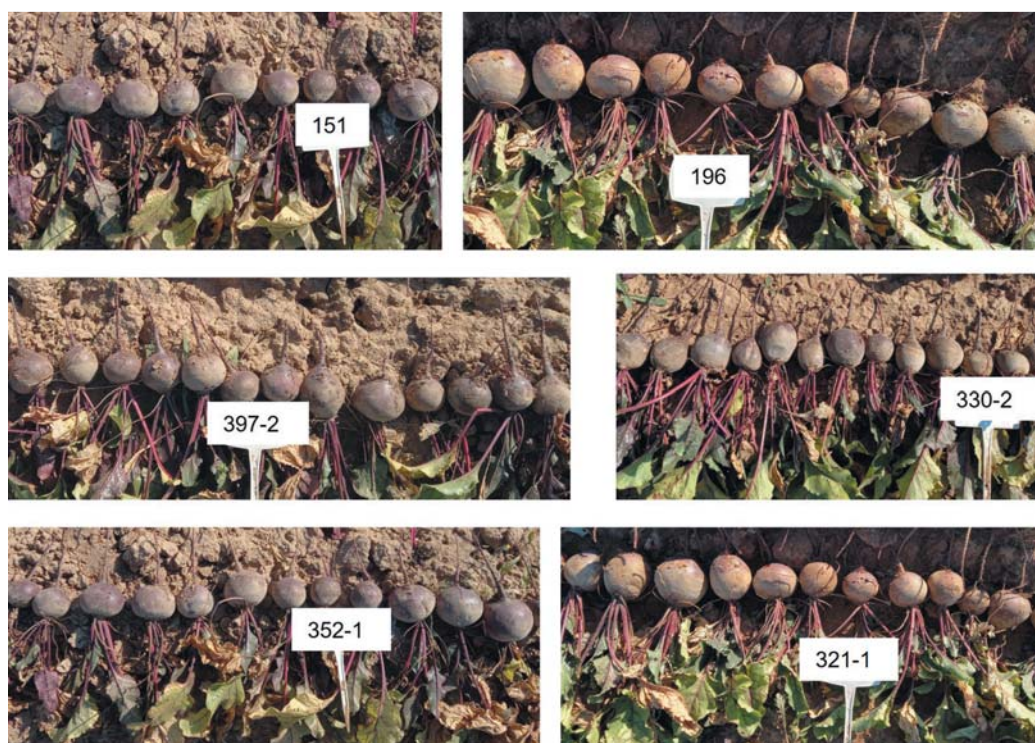


Рис. 7. Линии и инбредные потомства свеклы столовой, отобранные по устойчивости к бактериозу
 Fig. 7. Lines and inbred progeny of beetroot, selected for resistance to bacteriosis

прорастания на 30%, при стимулировании роста трубок всего на 40% по сравнению с контролем. При этом коэффициент корреляции между баллом развития бактериоза при заражении корнеплодов и ЖСП микрогаметофита на питательной среде с добавлением суспензии Psa 1-21 составлял $r=0,97$, длиной пылевой трубки - $r=0,85$. Степень взаимосвязи между интенсивностью проявления симптомов бактериоза на отделенных листьях анализируемых линий и реакцией микрогаметофита при добавлении в питательную среду водной суспензии была менее выражена.

В результате дальнейшего скрининга генетически неоднородных инбредных потомств свеклы столовой разных поколений по устойчивости к бактериозу с использованием водной суспензии Psa 1-21 в двух концентрациях ($1,2 \times 10^9$ КОЕ/мл и $2,4 \times 10^8$ КОЕ/мл) установлено, что в расщепляющихся потомствах, в отличие от константных линий, отмечается значительная вариабельность сочетания устойчивости различных органов спорофита к бактериальной инфекции. В данном случае более эффективным является отбор по уровню устойчивости корнеплодов, что существенно снижает вероятность отбора форм с восприимчивостью листовой розетки.

На уровне микрогаметофита, как и по спорофиту, у инбредных потомств был отмечен более широкий спектр эффектов влияния бактерий на показатели ЖСП и длину пылевых трубок. В данном случае, для ранжирования образцов более информативным является коэффициент стрессоустойчивости (Ks), который совмещает в себе оба эти показателя. При этом, важным фактором при распределении потомств с использова-

нием этого коэффициента является уровень жизнеспособности пыльцы в контроле. Внутри групп с низкой, средней и высокой ЖСП устойчивые по корнеплоду образцы имели более низкий коэффициент стрессоустойчивости по сравнению с восприимчивыми образцами. Более тесная сопряженность ($R^2=0,66$) между баллом поражения корнеплодов и значениями Ks отмечена при использовании низкой концентрации патогена в питательной среде для прорастания пыльцы. Причем, анализ внутривидового полиморфизма по уровню устойчивости корнеплодов и длине пылевых трубок в средней пробе микрогаметофита в образце дает возможность не только выявить уровень гетерогенности инбредных потомств, определить соотношение различных по устойчивости фракций в популяции, но и дать прогноз их соотношения в последующем потомстве.

В результате проведенных исследований было отобрано две селекционные константные линии №151 и №196 (ОУ - относительно устойчивые к бактериозу) и четыре перспективных инбредных потомств (№№330-2 (У), 321-1 (ОУ), 397-2 (ОУ) и 352-1-4 (СВ)). Данные образцы характеризуются комплексом селекционно-ценных и хозяйственно-значимых признаков (рис. 7): корнеплоды округлой или слегка овальной формы с тонким осевым корешком, гладкой поверхностью, маленькой или средней головкой, интенсивно-красной мякотью, с устойчивостью к кагатной гнили и церкоспорозу. Данные линии включены в селекционный процесс для создания устойчивых к бактериозу отечественных промышленных конкурентоспособных гибридов свеклы столовой.

• Литература

1. <http://www.kremlin.ru/acts/bank/45106> (дата обращения 26.02.25)
2. Солдатенко А.В., Аварский Н.Д. Технично-технологическая оснащённость производства овощных культур в России. *Овощи России*. 2025;(1):92-101. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-1-92-101> <https://www.elibrary.ru/hrwify>
3. Ветрова С.А., Вюртц Т.С., Заячковская Т.В., Степанов В.А. Современное состояние рынка овощных корнеплодов в РФ и пути решения проблемы продовольственной безопасности. *Овощи России*. 2020;(2):16-22. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-2-16-22> <https://www.elibrary.ru/frzyol>
4. Ветрова С.А., Козарь Е.Г., Федорова М.И. Ускорение селекционного процесса для создания линейного материала свеклы столовой. *Овощи России*. 2019;(1):29-36. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-1-29-36> <https://www.elibrary.ru/fhksep>
5. Ветрова С.А., Козарь Е.Г., Енгальцева И.А., Мухина К.С. Скрининг селекционных линий свеклы столовой по устойчивости к фомозу. *Таврический вестник аграрной науки*. 2023;4(36):38–50. <https://doi.org/10.5281/zenodo.10276686>
6. Ветрова С.А., Козарь Е.Г., Енгальцева И.А., Мухина К.С. Оценка устойчивости селекционного материала свеклы столовой к болезням хранения. *Биосфера*. 2022;14(4):282-287. <https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i4.696>
7. Ветрова С.А., Козарь Е.Г., Мухина К.С., Заячковский В.А. Патогенность московского изолята *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* в отношении культуры свеклы столовой. *Достижения науки и техники АПК*. 2024;(10):63-70. https://doi.org/10.53859/02352451_2024_38_10_63
8. Sharma S., Cramer C.S. Selection Progress for Resistance to Fusarium Basal Rot in Short-Day Onions Using Artificial Inoculation Mature Bulb Screening. *Horticulturae*. 2023;9(99). <https://doi.org/10.3390/horticulturae9010099>
9. Игнатов А.Н., Панычева Ю.С., Воронина М.В., Гресис В.О., Пакина Е.Н. Ожог листьев и гниль корнеплодов сахарной свёклы, вызванные *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* в Российской Федерации. *Сахар*. 2018;(7):14-17. <https://elibrary.ru/xwfgmx>
10. Yang P., Zhao L., Gao Y.G., Xia Y. Detection, Diagnosis, and Preventive Management of the Bacterial Plant Pathogen *Pseudomonas syringae*. *Plants (Basel)*. 2023;25;12(9):1765. <https://doi.org/10.3390/plants12091765>
11. Lelliott R.A., Billing E., Hayward A.C. A Determinative

- Scheme for the Fluorescent Plant Pathogenic Pseudomonads. *Journal of Applied Bacteriology*. 1966;29(3):470–489. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.1966.tb03499.x>
12. Morris C., Glaux C., Latour X., Gardan L., Samson R., Pitrat M. The relationship of host range, physiology, and genotype to virulence on cantaloupe in *Pseudomonas syringae* from cantaloupe blight epidemics in France. *Phytopathology*. 2000;90(6):636–646. <https://doi.org/10.1094/phyto.2000.90.6.636>
13. Панычева Ю.С., Воронина М.В., Гресис В.О., Игнатов А.Н. Бактериальные болезни сахарной свёклы в Российской Федерации: распространение и вредоносность. *Сахар*. 2017;(11):2-6. <https://elibrary.ru/zxmdnn>
14. Sowmya H.H., Sumalatha G.M., Showkath Babu B.M., Supriya S.M., Ramya V., Kamatar M.Y. Pollen selection for selection of genotypes against different stress environments. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2018;7(1):3046-3049. <https://doi.org/10.1080/87559129.2020.1756844>
15. Ottaviano E., Sari-Gorla M. Gametophytic and sporophytic selection. In: Hayward, M.D., Bosemark, N.O., Romagosa, I., Cerezo, M. (eds) Plant Breeding. Plant Breeding Series. 1993, Springer, Dordrecht. P. 332-352. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1524-7_21
16. Ravikumar R.L., Patil B.S., Soregaon C.D. et al. Genetic evidence for gametophytic selection of wilt resistant alleles in chickpea. *Theor Appl Genet*. 2007;114:619–625. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0462-4>
17. Агафонов А.Ф., Шмыкова Н.А. Использование мужского гаметофита в селекции лука репчатого на устойчивость к бактериозу. Методические указания по селекции и семеноводству луковых культур. М.: ВНИИССОК, 1997. С. 28-31.
18. Балашова Н.Н., Игнатов А.Н., Самохвалов А.Н., Рогачев Ю.Б., Шмыкова Н.А. Жизнеспособность микрогаметофита белокочанной капусты под влиянием возбудителей бактериозов и килы. *Сельскохозяйственная биология*. 1995;(5):115-118.
19. Ветрова С.А., Козарь Е.Г., Мухина К.С., Енгальцева И.А. Влияние *Pseudomonas syringae* pv. *aptata* на функциональные характеристики микрогаметофита сортов свеклы столовой с разным уровнем устойчивости к бактериозу. *Овощи России*. 2024;(6):117-127. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2024-6-117-127> <https://www.elibrary.ru/ivzsfz>
20. Буренин В.И., Пивоварова Н.С., Власова Э.А.

Методические указания по изучению и поддержанию мировой коллекции корнеплодов. Ленинград: ВНИИР им. Вавилова; 1989. 88 с.

21. Самохвалов А.Н. Методы селекции овощных растений на устойчивость к болезням. Москва: АО «Моспромстройматериалы»; 1997. 206 с.

22. Козарь Е.Г., Фёдорова М.И., Ветрова С.А., Заячковский В.А., Степанов В.А. Оценка функциональных параметров микрогаметофита инбредных растений свеклы столовой (методические рекомендации). Москва: ООО «Полиграф Плюс». 2017. 34 с.

23. Данвелл Д.М., Бутенко Р.Г. Культура гаплоидных клеток. Биотехнология растений: культура клеток. М.: Агропромиздат. 1989. 33-51.

24. Маковей М.Д., Игнатова С.И. Микрогаметофитный отбор при селекции томата на устойчивость к стрессам. *Картофель и овощи*. 2010;(1):27-28.

References

1. <http://www.kremlin.ru/acts/bank/45106> (accessed 02.26.25).
2. Soldatenko A.V., Avarskii N.D. Technical and technological equipment of vegetable crops production in Russia. *Vegetable crops of Russia*. 2025;(1):92-101. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2025-1-92-101> <https://www.elibrary.ru/hrwify>
3. Vetrova S.A., Vjurtts T.S., Zayachkovskaya T.V., Stepanov V.A. Current state of the vegetable root crop market in the Russian Federation and ways to solve the problem of food security. *Vegetable crops of Russia*. 2020;(2):16-22. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-2-16-22> <https://www.elibrary.ru/frzyol>
4. Vetrova S.A., Kozar E.G., Fedorova M.I. Acceleration of the breeding process to create a linear material of red beet. *Vegetable crops of Russia*. 2019;(1):29-36. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-1-29-36> <https://www.elibrary.ru/fhksep>
5. Vetrova S.A., Kozar E.G., Engalycheva I.A., Mukhina K.S. Screening of beet breeding lines for resistance to fomois. *Taurida Herald of the Agrarian Sciences*. 2023;4 (36):38–50. (In Russ.) <https://doi.org/10.5281/zenodo.10276686>
6. Vetrova S.A., Kozar E.G., Engalycheva I.A., Mukhina K.S. Assessment of the resistance of table beet seed material to storage diseases. *Biosphere*. 2022;14(4):282-287. (In Russ.) <https://doi.org/10.24855/biosfera.v14i4.696>
7. Vetrova S.A., Kozar E.G., Mukhina K.S., Zayachkovsky V.A. Pathogenicity of the Moscow isolate *Pseudomonas syringae* pv. aptata in relation to table beet culture. Achievements of science and technology of the Agroindustrial Complex. 2024;(10):63-70. (In Russ.) DOI:10.53859/02352451_2024_38_10_63
8. Sharma S., Cramer C.S. Selection Progress for Resistance to Fusarium Basal Rot in Short-Day Onions Using Artificial Inoculation Mature Bulb Screening. *Horticulturae*. 2023;9(99). <https://doi.org/10.3390/horticulturae9010099>
9. Ignatov A.N., Panicheva Yu.S., Voronina M.V., Greg s.o., Pakina E.N. Leaf burn and root rot of sugar beet caused by *Pseudomonas syringae* pv. aptata in the Russian Federation. *Sugar*. 2018;(7):14-17. (In Russ.) <https://elibrary.ru/xwfgmx>
10. Yang P., Zhao L., Gao Y.G., Xia Y. Detection, Diagnosis, and Preventive Management of the Bacterial Plant Pathogen *Pseudomonas syringae*. *Plants (Basel)*. 2023;25;12(9):1765. <https://doi.org/10.3390/plants12091765>

11. Lelliott R.A., Billing E., Hayward A.C. A Determinative Scheme for the Fluorescent Plant Pathogenic *Pseudomonads*. *Journal of Applied Bacteriology*. 1966;29(3):470–489. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.1966.tb03499.x>

12. Morris C., Glaux C., Latour X., Gardan L., Samson R., Pitrat M. The relationship of host range, physiology, and genotype to virulence on cantaloupe in *Pseudomonas syringae* from cantaloupe blight epidemics in France. *Phytopathology*. 2000;90(6):636–646. <https://doi.org/10.1094/phyto.2000.90.6.636>

13. Panicheva Yu.S., Voronina M.V., Greg S.O., Ignatov A.N. Bacterial diseases of sugar beet in the Russian Federation: spread and harmfulness. *Sugar*. 2017;(11):2-6. (In Russ.) <https://elibrary.ru/zxmdnn>

14. Sowmya H.H., Sumalatha G.M., Showkath Babu B.M., Supriya S.M., Ramya V., Kamatar M.Y. Pollen selection for selection of genotypes against different stress environments. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*. 2018;7(1):3046-3049. <https://doi.org/10.1080/87559129.2020.1756844>

15. Ottaviano E., Sari-Gorla M. Gametophytic and sporophytic selection. In: Hayward, M.D., Bosemark, N.O., Romagosa, I., Cerezo, M. (eds) Plant Breeding. Plant Breeding Series. 1993, Springer, Dordrecht. P. 332-352. https://doi.org/10.1007/978-94-011-1524-7_21

16. Ravikumar R.L., Patil B.S., Soregaon C.D. et al. Genetic evidence for gametophytic selection of wilt resistant alleles in chickpea. *Theor Appl Genet*. 2007;114:619–625. <https://doi.org/10.1007/s00122-006-0462-4>

17. Agafonov A.F., Shmykova N.A. The use of male gametophyte in onion breeding for resistance to bacteriosis. Methodological guidelines for the breeding and seed production of onion crops. Moscow: VNISSOK, 1997. pp. 28-31. (In Russ.)

18. Balashova N.N., Ignatov A.N., Samokhvalov A.N., Rogachev Yu.B., Shmykova N.A. Viability of the microgametophyte of white cabbage under the influence of bacteriosis and kila pollutants. *Agricultural biology*. 1995;(5):115-118. (In Russ.)

19. Vetrova S.A., Kozar E.G., Muhina K.S., Engalycheva I.A. The influence of *Pseudomonas syringae* pv. aptata on the functional characteristics of the microgametophyte of beetroot varieties with different levels of resistance to bacteriosis. *Vegetable crops of Russia*. 2024;(6):117-127. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2024-6-117-127> <https://www.elibrary.ru/ivzsfxf>

20. Burenin V.I., Pivovarov N.S., Vlasova E.A. Methodological guidelines for the study and maintenance of the world collection of root crops. Leningrad: VNIIR named after Vavilova; 1989. 88 p. (In Russ.)

21. Samokhvalov A.N. Methods of breeding vegetable plants for disease resistance. Moscow: Mospromstroymaterialy JSC; 1997. 206 p. (In Russ.)

22. Kozar E.G., Fedorova M.I., Vetrova S.A., Zayachkovsky V.A., Stepanov V.A. Evaluation of the functional parameters of the microgametophyte of inbred beetroot plants (methodological recommendations). Moscow: LLC "Polygraph Plus". 2017. 34 p. (In Russ.)

23. Dunwell D.M., Butenko R.G. Haploid cell culture. Plant biotechnology: cell culture. Moscow: Agropromizdat. 1989. P. 33-51. (In Russ.)

24. Makovey M.D., Ignatova S.I. Microgametophytic selection in tomato breeding for stress resistance. *Potato and vegetables*. 2010;(1):27-28. (In Russ.)

Об авторах:

Светлана Александровна Ветрова – кандидат с.-х. наук, старший научный сотрудник лаборатории молекулярно-иммунологических исследований, <http://orcid.org/0000-0002-9897-0413>, SPIN-код: 9887-1667, автор для переписки, iana-k2201@mail.ru

Ксения Сергеевна Мухина – младший научный сотрудник лаборатории молекулярно-иммунологических исследований, <https://orcid.org/0000-0002-7407-4139>, SPIN-код: 1103-3413, kseniyamukhina@yandex.ru

Елена Георгиевна Козарь – кандидат с.-х. наук, ведущий научный сотрудник лаборатории молекулярно-иммунологических исследований, <https://orcid.org/0000-0002-1319-5631>, SPIN-код: 1148-5177, kozar_eg@mail.ru

Ирина Александровна Енгальчева – кандидат с.-х. наук, ведущий научный сотрудник, зав. лаборатории молекулярно-иммунологических исследований, <https://orcid.org/0000-0003-4843-111X>, SPIN-код: 2084-2830, engirina1980@mail.ru

About the Authors:

Svetlana A. Vetrova – Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher of the Laboratory Molecular Immunological Research, <http://orcid.org/0000-0002-9897-0413>, SPIN-code: 9887-1667, Corresponding Author, iana-k2201@mail.ru

Kseniya S. Muhina – Junior Researcher of the Laboratory Molecular Immunological Research, <https://orcid.org/0000-0002-7407-4139>, SPIN-code: 1103-3413, kseniyamukhina@yandex.ru

Elena G. Kozar – Cand. Sci. (Agriculture), Head Researcher of the Laboratory Molecular Immunological Research, <https://orcid.org/0000-0002-1319-5631>, SPIN-code: 1148-5177, kozar_eg@mail.ru

Irina A. Engalycheva – Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher of the Laboratory Molecular Immunological Research, <https://orcid.org/0000-0003-4843-111X>, S PIN-code: 2084-2830, engirina1980@mail.ru