

УДК 635.15:575.21:575.2.084:631.52

ГЕНЕТИКО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ И МОРФОБИОЛОГИЧЕСКАЯ ОЦЕНКА РЕДИСА (*Raphanus sativus* L.) В УСЛОВИЯХ ИНТЕНСИВНОЙ СВЕТОКУЛЬТУРЫ

© 2022 г. Н. Г. Синявина¹ *, А. А. Кочетов¹, К. В. Егорова¹, Н. В. Кочерина¹, Ю. В. Чесноков¹

¹Агрофизический научно-исследовательский институт, Санкт-Петербург, 195220 Россия

*e-mail: sinad@inbox.ru

Поступила в редакцию 29.11.2021 г.

После доработки 27.12.2021 г.

Принята к публикации 13.01.2022 г.

При использовании методологии ускоренной трансгрессивной селекции, разработанной в ФГБНУ АФИ, получены новые высокопродуктивные формы редиса (*Raphanus sativus* L.), адаптированные к выращиванию в интенсивной светокультуре. Проведена их генетическая, морфобиологическая и биохимическая оценка, а также оценка родительских форм в контролируемых и естественных условиях среды обитания. Показано, что новые трансгрессивные по размерам и массе корнеплода образцы редиса характеризуются комплексом хозяйственно ценных признаков: компактной розеткой, салатным типом листа, интенсивным ростом корнеплода, устойчивостью к стеблеванию, улучшенным биохимическим составом. Выявлено, что признаки длина и диаметр корнеплода, компактность листовой розетки, устойчивость к стеблеванию и степень опушенности листа слабо зависят от условий выращивания, а масса корнеплода и урожай новых образцов превосходят таковые для родительских сортов как в светокультуре, так и в открытом грунте. Результаты работы позволяют сделать выводы о высокой эффективности использования интенсивной светокультуры для проведения генетико-селекционных исследований и ускорения селекционного процесса за счет установления эффектов взаимодействия “генотип-среда”. Оценка и отбор гибридных растений возможно вести в светокультуре для различных условий выращивания, включая традиционный защищенный и открытый грунт, моделируя типичные особенности условий выращивания в регулируемой агроэкосистеме.

Ключевые слова: редис (*Raphanus sativus* L.), интенсивная светокультура, генетико-селекционные исследования, морфобиологические и биохимические селекционно ценные признаки.

DOI: 10.31857/S0016675822060108

Редис ($2n = 18$), наряду с другими представителями ботанического вида *Raphanus sativus* L. (лоба, дайкон, редька европейская) является одной из важнейших культур, используемых для промышленного выращивания, а также для генетических и морфобиологических исследований. В странах Азии восточные подвиды редьки, лоба и дайкон, занимают одно из ведущих мест в пищевом рационе населения, а посевные площади достигают 30–40% среди овощных растений [1, 2]. В Российской Федерации редис является одной из важных овощных культур, опережая по популярности европейскую редьку и дайкон. Его производство сосредоточено главным образом в открытом грунте (фермерские хозяйства, личные приусадебные хозяйства). Объем собственного производства редиса в РФ недостаточен для обеспечения потребности населения в свежей овощной продукции, особенно в зимне-весенний период [3], при этом мало что известно о генетико-био-

химических особенностях этой культуры, а также о влиянии на них условий выращивания.

Редис представляет собой мутантную карликовую форму редьки. Искусственный отбор редиса исторически велся по признаку карликовости растений; в генеративном периоде он мало отличается от других редек [2]. Более короткий период вегетации по сравнению с редькой позволяет получать несколько урожаев культуры в год, а в условиях светокультуры – до 12 [2, 4, 5].

Редька и редис обладают ценным биохимическим составом. Корнеплоды содержат до 8.5% сахаров, ряд незаменимых и заменимых аминокислот, значительное количество белков (1.1–2.1%), крахмала (около 0.3%), клетчатки (0.9–1.5%), а также комплекс биологически активных веществ (витамины В1, В2, В6, РР, С) и минеральных элементов (кальция, магния и калия). Острый специфический аромат и вкус корнеплодов редьки (в меньшей степени дайкона и редиса) обусловлен

высоким содержанием серосодержащих летучих алкалоидов изотиоцианатов (4-метилтио-3-бутенилизотиоцианат, МТВ-ИТС). Также в них присутствуют глюкозинолаты, предшественники изотиоцианатов. Молодые листья содержат большое количество макронутриентов, клетчатки, жирных кислот, аскорбиновой кислоты, полифенолов, кальция, магния, калия [6–9]. Кроме них, в листьях присутствует большое количество соединений с антиоксидантными свойствами: фенольные кислоты, флавоноиды и изофлавоны, полифенолы, флавононы, антоцианы, глюкозинолаты, фитостеролы, которые обладают гепатопротекторными, противоопухолевыми и гипогликемическими свойствами [8]. Исследования показали, что антиоксидантная активность листьев редьки была в три раза выше по сравнению с таковой у корнеплодов [9]. Многие авторы отмечают, что благодаря ценному биохимическому составу молодые листья редьки и редиса могут служить компонентами здорового питания как при употреблении в сыром виде в составе салатов, так и в качестве сырья для производства продуктов сбалансированного питания [7, 8, 10].

Высокая потребность в растительной продукции, относящейся к виду *Raphanus sativus* L., определяет необходимость дальнейшего изучения генетических особенностей редиса с целью создания современных высокопродуктивных и конкурентоспособных сортов. В настоящее время приоритетными направлениями в генетике редиса и редек, помимо исследований их скороспелости, холодо-, жаро- и солеустойчивости, устойчивости к преждевременному стеблеванию, болезням и вредителям, являются генетико-биохимические исследования признаков, влияющих на их вкусовые качества, а также на интенсивность окраски коры и мякоти корнеплодов [11].

Так, например, в последние десятилетия разработан ряд молекулярных маркеров и карт групп сцепления для редиса [12–15]. Были идентифицированы локусы количественных признаков (QTL), отвечающие за устойчивость к болезням [16, 17], стеблеванию и цветению [18], синтез глюкозинолатов [19] и морфологию корнеплодов [13, 20]. В 2017 г. японские ученые провели обзор и сравнение опубликованных за последние 15 лет данных в области секвенирования и картирования генома *Raphanus sativus* L.: в их работе [21] приводится генетическая карта редьки (Rs-RAD map), построенная на основании ddRAD-секвенирования генома. Однако значительная часть генов, отвечающих за проявление основных хозяйственно ценных признаков качества у редиса и редьки, к настоящему времени не идентифицирована.

Актуальными на сегодня являются и генетические исследования, направленные на создание

новых образцов *Raphanus sativus* L., адаптированных к условиям интенсивной светокультуры, с комплексом хозяйственно ценных признаков, определяющих рентабельность выращивания и преимущество перед уже существующими сортами. В Агрофизическом научно-исследовательском институте (ФГБНУ АФИ), с начала 2000-х годов разработана и апробирована на разных культурах (пшеница, дайкон, редис) методология прогнозирования трансгрессий по хозяйственно ценным признакам растений при использовании регулируемой агроэкосистемы (РАЭС), получен сорт редиса для светокультуры Петербургский фиолетовый [4, 22, 23]. Разработки в данной области ведутся также в других научно-исследовательских институтах Российской Федерации и за рубежом [24–28]. Однако исследования в области проявления генетико-биохимических и морфобиологических признаков качества у редиса при его выращивании в условиях интенсивной светокультуры недостаточны.

Цель настоящей работы – изучение влияния взаимодействия “генотип–среда” на проявление хозяйственно ценных признаков и биохимический состав у родительских сортов и новых образцов редиса в контролируемых и естественных условиях выращивания при создании новых линий, адаптированных для интенсивной светокультуры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследований служили редис сортов Виола (Агрофирма “Семко”) и Pernot (коллекция ФГБНУ ФИЦ ВИР им. Н.И. Вавилова, к-2466). Кроме того в работе использовали созданные нами сорт Петербургский фиолетовый и линию Петербургский розовый (F₈) от скрещивания Виола × Pernot, полученные на основе усовершенствованной методологии ускоренной селекции [29], а также редис сорта Октава (Агрохолдинг “Поиск”).

Исследования проводились в 2020–2021 гг. в регулируемых условиях агробиополигона ФГБНУ АФИ (г. Санкт-Петербург) и открытого грунта (тестовая площадка, Волосовский р-он Ленинградской обл., координаты: 59.426780, 29.149765). В условиях светокультуры агробиополигона ФГБНУ АФИ растения выращивали на оригинальном вегетационно-облучательном оборудовании [30] при освещенности 20–25 клк и продолжительности светового периода 12 ч. Температуру поддерживали на уровне 24 ± 2°C днем и 18 ± 2°C ночью.

Сухие семена высевали в субстрат – верховой торф с минеральными добавками с толщиной корнеобитаемого слоя 3–4 см [31]. Полив осуществляли ежедневно: водой, чередуя с подкормкой раствором Кнопа (три раза в неделю). Схема посева – 5 × 10 см. Уборку растений редиса про-

водили на 25 сутки от посева. В открытом грунте семена были посеяны в первой декаде мая, по аналогичной схеме. Повторность опыта четырехкратная. Размер оцениваемой выборки составлял десять растений. При уборке учитывали основные биометрические показатели растений [32]. Анализ биохимических показателей (содержание сухого вещества, нитратов, витамина С, фотосинтетических пигментов и антоцианов) проводили с использованием общепринятых методик [33].

Для выявления различий средних между генотипами по каждому признаку использовался апостериорный критерий Тьюки (достоверная значимая разница). Величину $p < 0.05$ (вероятность ошибки 5%) считали приемлемой границей статистической значимости. Для комплексной оценки сравниваемых средних значений признаков применялся двухфакторный дисперсионный анализ с расчетом показателей варьирования, в частности, средних квадратов отклонений, их дисперсионного отношения $F = S_A^2 / S_e^2$, значимости результатов p [34]. Статистическую обработку данных проводили с использованием программного обеспечения Microsoft Office Excel 2019 и Statistica v. 13.3 (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Предварительно была проведена оценка коллекции образцов редиса по степени фенотипического проявления селекционно ценных свойств, имеющих важное значение для выращивания в условиях интенсивной светокультуры [4, 35]. Выделены образцы, в максимальной степени реализующие в этих условиях отдельные компоненты признака “размер корнеплода”. Редис сорта Октава был выбран эталоном устойчивости к стеблеванию, так как долго не зацветал при выращивании как в светокультуре, так и в открытом грунте. При получении сорта редиса Петербургский фиолетовый и линии Петербургский розовый использовали усовершенствованную методологию ускоренной трансгрессивной селекции новых линий и сортов растений с прогнозируемым комплексом хозяйственно ценных признаков [29].

Полученные ранее результаты по QTL-анализу и установлению генетических компонент, определяющих проявление признаков размера и формы корнеплода редиса [13, 36], позволили предположить, что вероятность независимого наследования компонентом, определяющих форму корнеплода *R. sativus*, достаточно высока. Это определяет перспективность создания новых сортов редиса трансгрессивных по форме и массе корнеплода за счет взаимодополнения при скрещивании лучших по проявлению отдельных компонентом (длина и диаметр) контрастных по данному признаку родительских сортов.

Проведенные нами предварительные исследования показали, что при скрещивании сортов редиса с круглой и цилиндрической формой корнеплода гибриды F_1 во всех комбинациях скрещивания имели промежуточную форму корнеплода, близкую к эллиптической, и диаметр, близкий к диаметру круглокорнеплодного сорта. При этом у гибридов F_1 во всех изучаемых комбинациях скрещивания наблюдался гетерозис по массе растения и массе корнеплода, а превышение над лучшим родительским сортом составляло 20.10–132.46 и 7.35–137.01% соответственно [35].

В настоящем исследовании материнский сорт Виола имел округлую форму, фиолетовый цвет коры корнеплода (индекс формы корнеплода 1.12) и средний диаметр 3.40 см; отцовский сорт Pernot – цилиндрический корнеплод (индекс формы корнеплода 3.73) со средней длиной 7.52 см (табл. 1), цвет корнеплода – розовый с белым кончиком. Сорт Виола был высоко устойчив к стеблеванию в условиях светокультуры, сорт Pernot – относительно устойчив. Кроме этого, для сорта Виола характерна низкая степень опушенности листа. В F_1 все растения имели эллиптическую форму и фиолетовый цвет коры корнеплода и были высоко устойчивы к стеблеванию, превышение по массе корнеплода над лучшим из родителей составило 129.53%. В F_2 наблюдали значительное расщепление по основным изучаемым параметрам. Частота положительных трансгрессий по массе растения, массе корнеплода и массе листьев составляла 9.02, 9.84 и 14.75% соответственно, также выявлены положительные трансгрессии по диаметру корнеплода (2.46%). В качестве родоначальников новых линий были отобраны трансгрессивные по массе корнеплода растения с корнеплодами розового и фиолетового цвета, с малоопушенными и неопушенными листьями, с высокой устойчивостью к стеблеванию. В дальнейшем в популяциях F_3 – F_6 отбирали растения, обладающие данными характеристиками, а также признаком компактности листовой розетки, имеющим важное значение для выращивания культуры по малообъемным технологиям в плотной посадке.

Результаты морфобиологической оценки образцов редиса в различных условиях выращивания показали, что созданные нами редис сорта Петербургский фиолетовый и линия Петербургский розовый характеризовались эллиптической формой корнеплода и массой, превышающей массу корнеплода родительских сортов, как в условиях светокультуры, так и в открытом грунте. Процент товарных корнеплодов у этих образцов составлял более 90% в обоих условиях выращивания, при урожае товарных корнеплодов – 3.5–3.8 кг/м² в светокультуре и более 4 кг/м² в открытом грунте (табл. 1, 2).

Таблица 1. Биометрические показатели образцов редиса в условиях светокультуры (РАЭС)

Образец	Масса			Масса корнеплода/ масса общая	Число листьев, шт.	Высота	Диаметр	Длина листа, см	Длина, см	Диаметр, см	Индекс формы		
	общая, г	корнеплод, г	листья, г									розетки, см	
												розетки, см	розетки, см
Виола	22.40 ± 5.04*	12.19 ± 3.51	10.21 ± 2.18	0.54 ± 0.06 ^a	5.40 ± 0.58 ^a	15.60 ± 2.88	21.00 ± 1.58 ^a	20.00 ± 2.45	3.64 ± 0.31 ^a	3.40 ± 0.74 ^a	1.12 ± 0.28 ^a		
	14.79–28.30	7.76–16.65	7.03–12.43	0.44–0.59	5.00–6.00	12.00–20.00	19.00–23.00	18.00–24.00	3.50–4.20	2.50–4.50	0.78–1.40		
Perrot	20.87 ± 4.47 ^a	13.60 ± 3.42 ^a	7.27 ± 1.53 ^a	0.65 ± 0.06 ^b	5.20 ± 0.41 ^b	18.07 ± 1.28 ^a	17.87 ± 1.41 ^{ab}	19.57 ± 1.25 ^a	7.5 ± 1.41 ^{ab}	2.01 ± 0.19 ^{ab}	3.73 ± 0.63 ^{ab}		
	15.09–30.14	8.11–20.02	5.10–10.23	0.53–0.74	5.00–6.00	15.02–20.98	14.87–20.13	18.40–21.61	4.95–9.16	1.80–2.60	2.50–4.44		
Октава	20.70	24.28	20.39	8.81	7.96	6.84	7.61	6.18	18.19	9.04	16.52		
	11.03–27.12	3.49–14.28	7.54–12.84	0.29–0.53	4.00–6.00	15.00–21.00	19.00–22.00	17.00–25.00	2.30–3.50	2.00–3.00	0.83–1.25		
Петербургский фиолетовый	36.80 ± 16.39 ^a	22.77 ± 11.49 ^{ab}	14.04 ± 5.65 ^a	0.60 ± 0.07 ^{abc}	7.13 ± 0.63 ^{abc}	16.74 ± 0.69 ^b	16.00 ± 1.38 ^{abc}	18.91 ± 2.86	4.80 ± 1.08 ^{bc}	3.27 ± 0.54 ^b	1.46 ± 0.20 ^b		
	13.80–65.10	7.50–43.80	5.80–27.80	0.49–0.70	6.00–8.00	16.00–18.00	12.00–18.00	14.00–24.00	2.50–6.00	2.20–4.20	1.10–1.94		
Петербургский розовый	44.52	50.46	40.25	11.47	8.77	4.11	8.64	15.12	22.42	16.69	13.80		
	38.56 ± 14.12 ^a	24.27 ± 9.32 ^{ab}	14.29 ± 5.26 ^a	0.62 ± 0.05 ^{abc}	7.14 ± 0.65 ^{abc}	15.00 ± 1.45 ^{ab}	15.43 ± 1.43 ^{abc}	16.76 ± 2.93 ^a	4.9 ± 0.62 ^{bc}	3.13 ± 0.40 ^b	1.61 ± 0.34 ^b		
Петербургский розовый	17.80–65.30	11.80–42.30	6.00–24.90	0.52–0.70	6.00–8.00	13.00–19.00	13.00–18.00	13.00–22.00	4.00–6.00	2.40–3.80	1.25–2.50		
	36.61	38.39	36.85	7.27	9.17	9.66	9.30	17.49	12.49	12.87	21.06		

* – данные представлены как среднее ± стандартное отклонение, значения min–max, коэффициент вариации (%). ^{a-c} – значения с разными надстрочными индексами в столбце были достоверно различны (p < 0.05).

Доля товарных корнеплодов у редиса Виола, Pernot и Октава в светокультуре составляла 64.0, 65.0 и 50.0% соответственно, в открытом грунте — 80.0, 0.0 и 80.0% соответственно, урожай — до 1.5 кг/м² в светокультуре и 2.5–2.7 кг/м² в открытом грунте. Низкая урожайность редиса Виола и Октава в светокультуре по сравнению с образцами Петербургский фиолетовый и Петербургский розовый объясняется меньшим процентом и более низкой массой товарных корнеплодов. Новые образцы обладали более интенсивным ростом по сравнению с родительскими сортами, что, возможно, обеспечивалось за счет комплементации генов, отвечающих за рост корнеплода в длину и ширину. Ускоренные темпы роста корнеплода (ранний срок созревания) являлись одним из основных критериев проводимого нами отбора в популяциях F₂–F₄. Редис сорта Pernot не образовал товарных корнеплодов в условиях открытого грунта Ленинградской обл. при посадке в мае, что свидетельствует о неустойчивости его к действию длинного дня и яровизирующих температур — факторов, вызывающих стеблевание у чувствительных к ним образцов *Raphanus sativus* L.

Признак “компактность листовой розетки” также относится к числу селекционно ценных, так как может способствовать увеличению урожайности при более плотной посадке [2]. Этот признак особенно важен при выращивании растений в светокультуре на ограниченных площадях по малообъемной технологии. Созданные нами образцы редиса имеют компактную розетку листьев; этот признак проявляется как в светокультуре, так и в открытом грунте (табл. 1, 2). Они характеризуются большой долей корнеплода в общей массе растения: 0.60–0.65, что косвенно свидетельствует о высокой активности работы фотосинтетического аппарата и эффективном перераспределении ассимилятов из листьев в корнеплоды. Расчеты показали, что наибольший коэффициент вариации (C_v) в обоих условиях выращивания имели показатели массы растений (масса общая, масса корнеплода, масса листа), наименьший — число листьев, высота и диаметр розетки, длина листа и отношение массы корнеплода к массе целого растения. Сходные результаты получены А.Б. Куриной с соавт. [2] при исследовании образцов редиса и редьки из коллекции ВИР, где также наблюдали высокий C_v по массе растения и корнеплода (до 63.6%) по сравнению с другими морфологическими характеристиками растений.

Результаты проведенного двухфакторного дисперсионного анализа показали, что фактор “генотип” оказывал достоверное влияние ($p < 0.05$) на все изучаемые биометрические показатели редиса. Фактор “условия выращивания” достоверно влиял на большинство показателей, за исключе-

нием признаков диаметр розетки, длина листа, длина и диаметр корнеплода, а взаимодействие факторов — только на отношение масса корнеплода/масса общая, число листьев, высота розетки и длина листа.

При проведении исследований редиса в светокультуре важным являлось наличие у отбираемых форм признака “устойчивость к стеблеванию”, играющего одну из ключевых ролей в формировании товарных корнеплодов. Механизмы перехода к цветению, также как и устойчивости к стеблеванию, у редиса и редьки еще полностью не выяснены. Основными факторами, вызывающими преждевременное стеблевание, являются длинный день и яровизирующие температуры, а также интенсивность освещения [18, 37, 38]. Показано, что у отличающихся по устойчивости к стеблеванию образцов редьки выявлены различия в уровнях экспрессии большого числа генов, как структурных, так и регуляторных, так или иначе вовлеченных в процесс перехода к цветению [38]. Однако для понимания механизмов наследования устойчивости к преждевременному цветению необходимы дополнительные исследования.

Другим важным признаком, наследование которого мы изучали, являлся малоопушенный салатный тип листа. Показатели “общий урожай” и “рентабельность возделывания” *Raphanus sativus* L. значительно повышаются при анализе пищевой ценности интактного растения. В наших исследованиях малоопушенный тип листа доминировал над среднеопушенным, расщепление по данному признаку в популяции F₂ было близким к 3 : 1: всего анализировалось 128 растений, из них 94 было с малоопушенным листом, 34 — со среднеопушенным, $\chi^2 = 0.167$ (при $\alpha = 0.05$, $\chi^2_{0.05;1} = 3.84$). М. Khalid с соавт. [39] также сообщают о монобридном наследовании признака опушенности листьев у представителей рода *Brassica*. При этом в части изученных комбинаций скрещивания доминировал признак “отсутствие опушения”, а в других комбинациях, напротив, “опушенный тип листа”. Авторы предполагают, что в некоторых случаях признак “наличие–отсутствие опушения” может контролироваться двумя генами с эффектом эпистаза. В наших экспериментах редис Виола имел малоопушенный лист, Pernot — среднюю опушенность листовой пластинки. В их гибридном потомстве были отобраны растения с листьями салатного типа. Этот признак был закреплен путем стабилизирующего отбора у сорта Петербургский фиолетовый и линии Петербургский розовый и проявлялся как в условиях светокультуры, так и в открытом грунте.

Важными признаками редиса являются компоненты биохимического состава, которые обуславливают качество получаемой продукции. В ряде публикаций показано, что длительность фотопериода, интенсивность и спектральный состав

Таблица 2. Биометрические показатели образцов редиса в условиях открытого грунта Ленинградской области

Образец	Масса			Масса корнеплода/ масса общая	Число листьев, шт.	Высота	Диаметр	Длина листа, см	Длина, см	Диаметр, см	Индекс формы
	общая, г	корнеплод, г	листья, г								
Виола	21.67 ± 5.47 ^{жа}	15.67 ± 3.01 ^а	12.00 ± 2.90	0.57 ± 0.04 ^а	6.67 ± 0.82	20.67 ± 2.34 ^а	19.33 ± 1.51 ^а	23.17 ± 2.14 ^а	3.10 ± 0.27 ^а	3.00 ± 0.33	1.04 ± 0.10 ^а
	20.00–34.00	12.00–19.00	8.00–16.00	0.53–0.63	6.00–8.00	18.00–23.00	18.00–22.00	19.00–25.00	2.70–3.50	2.60–3.40	0.88–1.15
Октава	25.24	19.21	24.17	7.01	12.29	11.31	7.81	9.22	8.71	11.00	9.62
	32.60 ± 10.38	17.00 ± 5.83	15.60 ± 4.83	0.52 ± 0.04 ^б	6.80 ± 0.45	18.20 ± 1.48	19.00 ± 2.65 ^б	21.00 ± 0.71 ^б	3.10 ± 0.38 ^б	3.00 ± 0.48	1.05 ± 0.15 ^б
	18.00–43.00	10.00–24.00	8.00–20.00	0.46–0.56	6.00–7.00	16.00–20.00	15.00–22.00	20.00–22.00	2.50–3.50	2.30–3.40	0.93–1.30
	31.84	34.29	30.96	7.69	6.62	8.13	13.95	3.38	12.26	16.00	14.29
Петербургский фиолетовый	47.10 ± 11.01 ^а	31.52 ± 8.52 ^а	15.57 ± 3.61	0.66 ± 0.06 ^{abc}	7.76 ± 1.00	18.76 ± 2.34 ^б	16.62 ± 1.63 ^а	20.38 ± 2.85 ^с	5.36 ± 0.77 ^{ab}	3.24 ± 0.50 ^а	1.70 ± 0.43 ^а
	25.00–76.00	15.00–54.00	10.00–22.00	0.56–0.76	6.00–10.00	14.00–23.00	14.00–20.00	16.00–26.00	4.50–7.00	2.20–4.00	1.18–2.80
Петербургский розовый	23.38	27.03	23.19	9.09	12.82	12.53	9.81	13.98	14.37	15.43	25.29
	46.67 ± 14.41 ^а	30.13 ± 11.29	16.53 ± 3.85	0.65 ± 0.06 ^{bc}	7.13 ± 0.64	15.07 ± 1.39 ^{ab}	15.20 ± 1.47 ^{ab}	15.13 ± 1.41 ^{abc}	5.21 ± 0.83 ^{ab}	2.71 ± 0.38 ^а	1.97 ± 0.49 ^{ab}
	29.00–75.00	16.00–54.00	12.00–26.00	0.56–0.72	6.00–8.00	13.00–19.00	13.00–18.00	13.00–17.00	4.00–6.80	2.30–3.60	1.32–2.72
	30.88	37.47	23.29	9.23	8.98	9.14	9.67	9.32	16.21	14.02	24.87

* – данные в таблице представлены как среднее ± стандартное отклонение, значения min–max, коэффициент вариации (%). ^{а-с} – значения с разными надстрочными индексами в столбце были достоверно различны (p < 0.05).

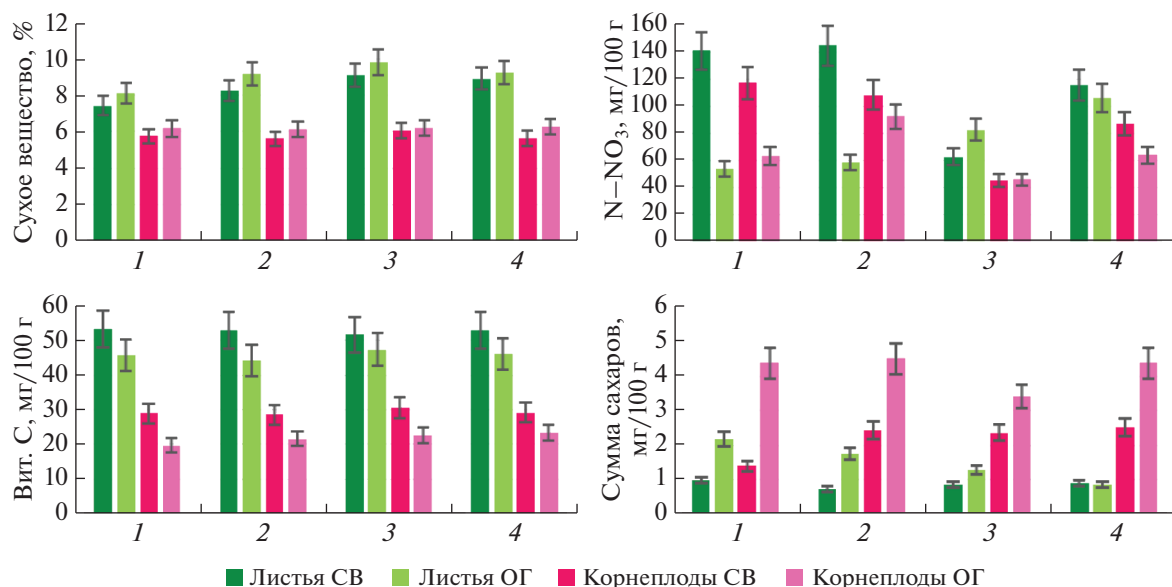


Рис. 1. Основные показатели биохимического состава листьев и корнеплодов редиса в светокультуре и открытом грунте Ленинградской области. 1 – Виола; 2 – Октава; 3 – Петербургский фиолетовый; 4 – Петербургский розовый. СВ – светокультура, ОГ – открытый грунт.

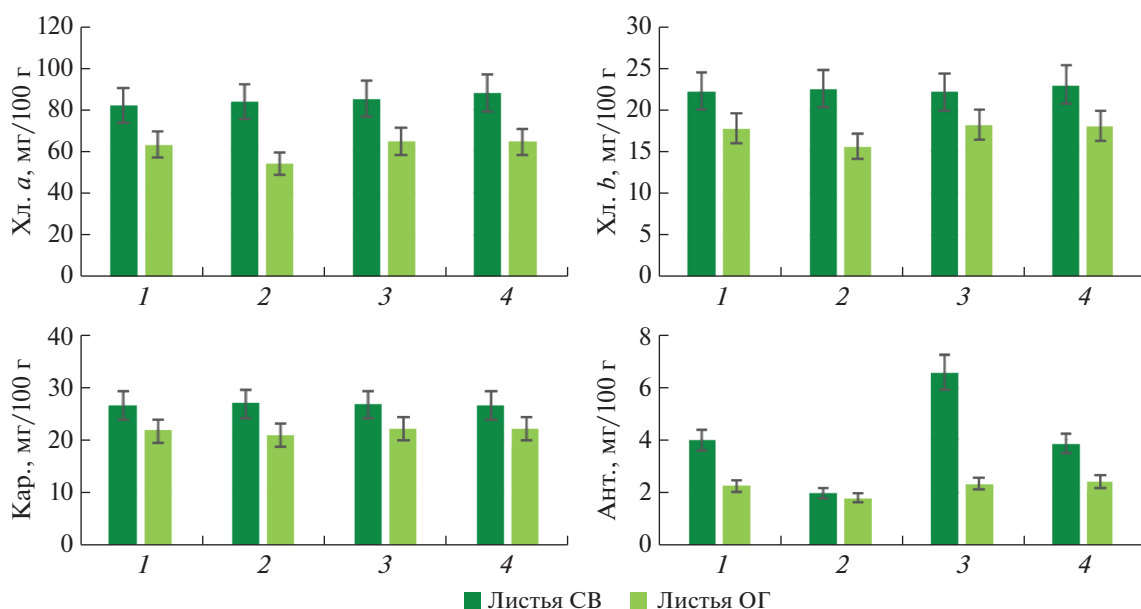


Рис. 2. Содержание фотосинтетических пигментов и антоцианов у образцов редиса в светокультуре и открытом грунте Ленинградской области. Хл. а – хлорофилл а, Хл. б – хлорофилл б, Кар. – каротиноиды, Ант. – антоцианы. 1 – Виола; 2 – Октава; 3 – Петербургский фиолетовый; 4 – Петербургский розовый. СВ – светокультура, ОГ – открытый грунт.

света влияют как на рост и развитие растений, так и на их биохимический состав, содержание первичных и вторичных метаболитов [40–42]. Результаты проведенных нами исследований биохимического состава листьев и корнеплодов разных образцов редиса, выращенных в светокультуре и открытом грунте, представлены на рис. 1 и 2.

Результаты биохимического анализа показали, что содержание сухого вещества, нитратов и витамина С в листьях было достоверно ($p < 0.05$) выше, чем в корнеплодах, а для сахаров наблюдалась обратная зависимость. Полученные данные в целом согласуются с данными других исследователей [2, 7–9].

В настоящем исследовании условия выращивания влияли на содержание всех изучаемых показателей биохимического состава (рис. 1, 2). Так, в условиях светокультуры содержание витамина С в листьях образцов было выше на 9–20%, в корнеплодах – на 25–47% по сравнению с открытым грунтом, содержание нитратов – на 9–106% в листьях и 17–85% в корнеплодах (за исключением сорта Петербургский фиолетовый). В то же время, содержание сухого вещества у растений редиса в открытом грунте было выше, чем в светокультуре: в листьях на 4–11%, в корнеплодах – на 2–12%. Также показано, что содержание пигментов в листьях растений в светокультуре было выше, чем в открытом грунте (рис. 3): хлорофилла *a* – на 32–55%, хлорофилла *b* – на 22–44%, каротиноидов – на 20–28%, антоцианов – на 10–182%. Анализ дисперсий биохимических показателей выявил существенную волатильность влияния факторов “генотип”, “среда” и их взаимодействия на показатели “содержание сухого вещества” и “содержание нитратов” и в листьях, и в корнеплодах. Содержание витамина С в корнеплодах редиса значимо различалось по эффекту взаимодействия “генотип–среда”, а в листьях редиса – только по фактору “среда”. В листьях редиса показатели содержания хлорофилла *a*, хлорофилла *b*, их суммарного значения, а также количество антоцианов существенно отличались по обоим факторам и эффекту взаимодействия между ними. Признак “каротиноиды” показал значимую изменчивость только по варианту “среда” по результатам проведенного дисперсионного анализа.

Вероятно причиной более высокого содержания витамина С и фотосинтетических пигментов, и, следовательно, более высокой питательной ценности растений, выращенных в светокультуре, по сравнению с открытым грунтом являются различия в свето-температурных условиях и режимах минерального питания.

Таким образом, полученные результаты позволяют сделать вывод о высокой эффективности использования светокультуры при проведении генетико-биохимических и морфобиологических исследований. Значительная генотипическая изменчивость трансгрессивных форм позволяет проводить отбор различных генотипов редиса на сочетание высокой потенциальной продуктивности и качества с учетом взаимодействия “генотип–среда”. В то же время, особенности проявления изучаемых признаков качества у редиса по-видимому определяются сбалансированностью реализации потенциала генотипической изменчивости, а также спецификой взаимосвязи генетических систем онтогенетической и филогенетической адаптации у данного вида. При этом отбор генотипов в светокультуре можно вести для любых конкретных условий выращивания, включая традиционный защищенный и открытый грунт, моделируя основные

параметры среды обитания в РАЭС. Именно указанной особенностью взаимосвязи генетических систем онтогенетической и филогенетической адаптации можно объяснить наблюдавшуюся изменчивость по признакам качества и особенностям функционирования системы “генотип–среда–фенотип”, что имеет очевидное теоретическое и практическое значение для генетики и селекции сельскохозяйственных растений, а светокультура может выступать в качестве модельной экосистемы для установления механизмов указанного взаимодействия.

Финансирование работы осуществляется в рамках Госзадания ФГБНУ АФИ на 2022 г. “Разработка фундаментальных основ управления продукционным процессом растений и регулирования потоков биогенных элементов в агроэкосистемах посредством установления механизмов взаимодействия “генотип–среда” в контролируемых условиях и получения новых форм растений с высокоценными признаками продуктивности и качества при использовании оригинальной генетико-селекционной методологии, био-, нано-, агротехнологий нового поколения и прикладной цифровизации (FGEG-2-022-0005)”.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием в качестве объекта животных.

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с участием в качестве объекта людей.

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Singh B.K. Radish (*Raphanus sativus* L.): Breeding for higher yield, better quality and wider adaptability // Advances in Plant Breeding Strategies: Vegetable Crops / Eds Al-Khayri J.M., Jain S.M., Johnson D.V. Cham: Springer. 2021. P. 279–304. https://doi.org/10.1007/978-3-030-66965-2_7
2. Kurina A.B., Korniyukhin D.L., Solovyeva A.E., Artemyeva A.M. Genetic diversity of phenotypic and biochemical traits in VIR radish (*Raphanus sativus* L.) germplasm collection // Plants. 2021. V. 10. P. 1799. <https://doi.org/10.3390/plants10091799>
3. Косенко М.А. Новый раннеспелый сорт редиса // Междунар. научно-исслед. журн. 2020. № 2–1(92). С. 79–83. <https://doi.org/10.23670/IRJ.2020.92.2.015>
4. Кочетов А.А., Синявина Н.Г. Стратегия создания высокопродуктивных форм редиса, адаптированных для выращивания в светокультуре // Росс. с.-хоз. наука. 2019. № 1. С. 29–33. <https://doi.org/10.31857/S2500-26272019129-33>
5. Синявина Н.Г., Кочетов А.А., Хомяков Ю.В. и др. Редис для светокультуры: задачи и перспективы селекции // Овощи России. 2019. № 3. С. 35–39. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2019-3-35-39>

6. Курина А.Б., Хмелинская Т.В., Артемьева А.М. Генетическое разнообразие корнеплодных растений *Raphanus sativus* L. (редис и редька) коллекции ВИР // Овощи России. 2018. № 5. С. 9–13. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2017-5-9-13>
7. Gamba M., Asllanaj E., Raguindin P. F. et al. Nutritional and phytochemical characterization of radish (*Raphanus sativus*): A systematic review // Trends Food Sci. Technol. 2021. V. 113. P. 205–218. <https://doi.org/10.1016/j.tifs.2021.04.045>
8. Manivannan A., Kim J.H., Kim D.S. et al. Deciphering the nutraceutical potential of *Raphanus sativus* – A comprehensive overview // Nutrients. 2019. V. 11(2). P. 402. <https://doi.org/10.3390/nu11020402>
9. Goyeneche R., Roura S., Ponce A. et al. Chemical characterization and antioxidant capacity of red radish (*Raphanus sativus* L.) leaves and roots // J. Funct. Foods. 2015. V. 16. P. 256–264. <https://doi.org/10.1016/j.jff.2015.04.049>
10. Jahangir M., Abdel-Farid I.B., de Vos C.H.R. et al. Metabolomic variation of *Brassica rapa* var. *rapa* (var. *raapstelen*) and *Raphanus sativus* L. at different developmental stages // Pak. J. Bot. 2014. V. 46. № 4. P. 1445–1452.
11. Kumar A., Kaushik P. Advances and milestones of radish breeding: An update. // Preprints. 2021. P. 2021080514. <https://doi.org/10.20944/preprints202108.0514.v1>
12. Bett K.E., Lydiate D.J. Genetic analysis and genome mapping in *Raphanus* // Genome. 2003. V. 46. P. 423–430. <https://doi.org/10.1139/g03-026>
13. Tsuro M., Suwabe K., Kubo N. Mapping of QTLs controlling root shape and red pigmentation in radish, *Raphanus sativus* L. // Breed. Sci. 2008. V. 58. P. 55–61. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.58.55>
14. Budahn H., Peterka H., Mousa M.A. et al. Molecular mapping in oil radish (*Raphanus sativus* L.) and QTL analysis of resistance against beet cyst nematode (*Heterodera schachtii*) // Theor. Appl. Genet. 2009. V. 118. P. 775–782. <https://doi.org/10.1007/s00122-008-0937-6>
15. Shirasawa K., Oyama M., Hirakawa H. et al. An EST-SSR linkage map of *Raphanus sativus* and comparative genomics of the Brassicaceae // DNA Res. 2011. V. 18. P. 221–232. <https://doi.org/10.1093/dnares/dsr013>
16. Kamei A., Tsuro M., Kubo N. et al. QTL mapping of clu-broot resistance in radish (*Raphanus sativus* L.) // Theor. Appl. Genet. 2010. V. 120. P. 1021–1027. <https://doi.org/10.1007/s00122-009-1230-z>
17. Yu X., Choi S.R., Ramchiary N. et al. Comparative mapping of *Raphanus sativus* genome using *Brassica* markers and quantitative trait loci analysis for the *Fusarium* wilt resistance trait // Theor. Appl. Genet. 2013. V. 126. P. 2553–2562. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2154-1>
18. Nie S., Li C., Xu L. et al. De novo transcriptome analysis in radish (*Raphanus sativus* L.) and identification of critical genes involved in bolting and flowering // BMC Genomics. 2016. V. 17. № 1. P. 1–16. <https://doi.org/10.1186/s12864-016-2633-2>
19. Zou Z., Ishida M., Li F. et al. QTL analysis using SNP markers developed by next-generation sequencing for identification of candidate genes controlling 4-methylthio-3-butenyl glucosinolate contents in roots of radish, *Raphanus sativus* L. // PLoS One. 2013. V. 8. P. e53541. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0053541>
20. Hashida T., Nakatsuji R., Budahn H. et al. Construction of a chromosome-assigned, sequence-tagged linkage map for the radish, *Raphanus sativus* L. and QTL analysis of morphological traits // Breed. Sci. 2013. V. 63. P. 218–226. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.63.218>
21. Shirasawa K., Kitashiba H. Genetic maps and whole genome sequences of radish // The Radish Genome. Compendium of Plant Genomes / Eds Nishio T., Kitashiba H. Cham: Springer, 2017. P. 31–42. https://doi.org/10.1007/978-3-319-59253-4_3
22. Кочетов А.А., Сияявина Н.Г. Создание новых форм редиса и редьки (*Raphanus sativus* L.) с прогнозируемым комплексом хозяйственно ценных признаков при использовании методологии ускоренной селекции // Картофель и овощи. 2019. № 10. С. 29–34. <https://doi.org/10.25630/PAV.2019.70.54.003>
23. Кочетов А.А., Сияявина Н.Г. Патент на селекционное достижение 11518 РФ редис *Raphanus sativus* var. *sativus* Петербургский фиолетовый / Заявитель и патентообладатель: ФГБНУ Агрофизический НИИ. 2021. № 8058521. Заявл. 28.11.2019. Выдан 25.03.2021.
24. Балашова И.Т., Сирота С.М., Пинчук Е.В. Крупноплодность у томата *Solanum lycopersicum* L.: генетические детерминанты, органогенез и развитие плода (обзор) // С.-хоз. биология. 2020. Т. 55. № 5. С. 876–889. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.5.876rus>
25. Балашова И.Т., Беспалько Л.В., Молчанова А.В. и др. Эфиромасличные культуры семейства Lamiaceae для вертикального овощеводства // Овощи России. 2020. № 4. С. 72–75. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2020-4-72-75>
26. Fiyaz R.A., Ajay B.C., Ramya K.T. et al. Speed breeding: Methods and applications // Accelerated Plant Breeding / Eds Gosal S., Wani S. Cham: Springer, 2020. V. 1. P. 31–49. https://doi.org/10.1007/978-3-030-41866-3_2
27. Ghosh S., Watson A., Gonzalez-Navarro O.E. et al. Speed breeding in growth chambers and glasshouses for crop breeding and model plant research // Nat. Protoc. 2018. V. 13. № 12. P. 2944–2963. <https://doi.org/10.1038/s41596-018-0072-z>
28. Hickey L.T., Hafeez A.N., Robinson H. et al. Breeding crops to feed 10 billion // Nat. Biotechnol. 2019. V. 37. № 7. P. 744–754. <https://doi.org/10.1038/s41587-019-0152-9>
29. Кочетов А.А., Мирская Г.В., Сияявина Н.Г., Егорова К.В. Трансгрессивная селекция: методология ускоренного получения новых форм растений с прогнозируемым комплексом хозяйственно ценных признаков // Росс. с.-хоз. наука. 2021. № 6. С. 29–37. <https://doi.org/10.31857/S2500262721060065>

30. Панова Г.Г., Черноусов И.Н., Удалова О.Р. и др. Научно-технические основы круглогодичного получения высоких урожаев качественной растительной продукции при искусственном освещении // Докл. РАСХН. 2015. № 4. С. 17–21.
31. Ермаков Е.И., Желтов Ю.И., Мильто Н.Е., Кучеров В.И. Почвогрунт для выращивания растений “Агрофит”. Патент на изобретение РФ 2081555 (РФ) МПК А 01 G 9/10. Заявл. 13.07.1993. Опубл. 20.06.1997. Бюл. № 17.1997.
32. Изучение и поддержание мировой коллекции корнеплодов: (свекла, репа, турнепс, брюква): Метод. указания // ВАСХНИЛ, ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова. Сост. Буренин В.И., Пивоварова Н.С., Власова Э.А. Л.: ВИР. 1989. 165 с.
33. Ермаков А.И., Арасимович В.В., Ярош Н.П. и др. Методы биохимического исследования растений / Под ред. Ермакова А.И. 3-е изд., перераб. и дополн. Л.: Агропромиздат, 1987. 429 с.
34. Фишер Р.Э. Статистические методы для исследователей. М.: Госстатиздат, 1958. 267 с.
35. Синявина Н.Г., Кочетов А.А., Мирская Г.В. и др. Изучение биоразнообразия редиса в условиях интенсивной светокультуры и выявление доноров хозяйственно ценных признаков для селекции // Овощи России. 2018. № 3(41). С. 56–59. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2018-3-56-59>
36. Yu X., Choi S.R., Dhandapani V. et al. Quantitative trait loci for morphological traits and their association with functional genes in *Raphanus sativus* // Front. Plant Sci. 2016. V. 7. P. 255. <https://doi.org/10.3389/fpls.2016.00255>
37. Kaymak H.Ç., Güvenç İ. The influence of vernalization time and day length on flower induction of radish (*Raphanus sativus* L.) under controlled and field conditions // Turk. J. Agric. For. 2010. V. 34. № 5. P. 401–413. <https://doi.org/10.3906/tar-0901-14>
38. Hu T., Wei Q., Wang W. et al. Genome-wide identification and characterization of CONSTANS-like gene family in radish (*Raphanus sativus*) // PLoS One. 2018. V. 13. № 9. P. e0204137. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204137>
39. Khalid M., Khan N.U., Din A. et al. Linkage of morphological markers in *Brassica* // Pak. J. Bot. 2010. V. 42. № 5. P. 2995–3000.
40. Cui J., Song S., Yu J., Liu H. Effect of daily light integral on cucumber plug seedlings in artificial light plant factory // Horticulturae. 2021. V. 7. № 6. P. 139. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7060139>
41. Gao M., He R., Shi R. et al. Differential effects of low light intensity on broccoli microgreens growth and phytochemicals // Agronomy. 2021. V. 11. № 3. P. 537. <https://doi.org/10.3390/agronomy11030537>
42. Camejo D., Frutos A., Mestre T.C. et al. Artificial light impacts the physical and nutritional quality of lettuce plants // Hort. Environ. Biotechnol. 2020. V. 61. № 1. P. 69–82. <https://doi.org/10.1007/s13580-019-00191-z>

Genetic-Biochemical Studies and Morphobiological Assessment of Redish (*Raphanus sativus* L.) under Artificial Light Culture Condition

N. G. Sinyavina^{a, *}, A. A. Kochetov^a, K. V. Egorova^a, N. V. Kocherina^a, and Yu. V. Chesnokov^a

^aAgrophysical Research Institute, St. Petersburg, 195220 Russia

*e-mail: sinad@inbox.ru

New highly productive forms of small radish (*Raphanus sativus* L.), adapted for growing under conditions of intensive light culture, were obtained on the base of the methodology of accelerated transgressive breeding, developed at the FGBNU AFI. Their genetic, morphobiological and biochemical assessment was carried out, as well as the assessment of parental forms, in controlled and natural conditions of the environment. It has been shown that new radish forms, transgressive in terms of size and weight of root, are characterized by a complex of economically valuable traits: compact rosette, glabrous leaf, intensive root growth, resistance to bolting and improved biochemical composition. It was revealed that the characteristics of the length and diameter of the root, the compactness of the rosette, the resistance to bolting and the degree of leaf pubescence are weakly dependent on the growing conditions, and the weight of the root and the yield of new forms exceed those for the parent varieties both in light culture and in open ground. The research results allow us to conclude that the use of intensive light culture is highly efficient for carrying out genetic selection studies and accelerating the breeding process by establishing the effects of the “genotype–environment” interaction. Evaluation and selection of hybrid plants can be carried out in a light culture for various growing conditions, including traditional protected and open ground by simulating the typical characteristics of growing conditions.

Keywords: small radish (*Raphanus sativus* L.), intensive light culture, genetic selection studies, morphological and biochemical selection-valuable traits.