

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РАСТЕНИЕВОДСТВА имени Н.И. ВАВИЛОВА (ВИР)

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ**
том 170



Редакционная коллегия

Д-р биол. наук, проф. *Н.И. Дзюбенко* (председатель), д-р биол. наук *О.П. Митрофанова* (зам. председателя), канд. с.-х. наук *Н.П. Лоскутова* (секретарь), д-р биол. наук *С.М. Алексанян*, д-р биол. наук *И.Н. Анисимова*, д-р биол. наук *Н.Б. Брач*, д-р с.-х. наук, проф. *В.И. Буренин*, д-р биол. наук, проф. *М.А. Вишнякова*, д-р биол. наук *С.Д. Киру*, д-р биол. наук *И.Г. Лоскутов*, д-р биол. наук *Е.К. Потокينا*, д-р биол. наук *Е.Е. Радченко*, д-р биол. наук *О.В. Солодухина*, д-р биол. наук *Ю.В. Чесноков*, канд. биол. наук *Е.И. Гаевская*, канд. биол. наук *И.А. Звейнек*, канд. биол. наук *Т.Н. Смекалова*, *В.Г. Лейтан*

Ответственный редактор тома канд. биол. наук *Е.И. Гаевская*

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2012

УДК 633.1: 633.854.78: 634.2: 635.5: 575.1:581.573.4

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ. Т. 170. СПб.: ВИР, 2012. С. 255

Представлены результаты изучения генетических ресурсов растений за последние годы, включая вопросы мобилизации, сохранения и использования. Обобщены данные по изучению генетических ресурсов растений на устойчивость к биотическим и абиотическим стрессорам, использованию молекулярных маркеров в исследованиях генетического разнообразия, развитию современных методов изучения генофонда растений. Показана роль генетических ресурсов в решении актуальных проблем селекции и растениеводства.

Табл. 49, рис. 26, библиогр. 979 назв.

Для ресурсоведов, генетиков, селекционеров, преподавателей ВУЗов биологического и сельскохозяйственного профиля.

PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY, GENETICS AND BREEDING. V. 170. SPb:VIR, 2012. P. 255

This publication presents the results of the latest researches on plant genetic resources, including the problems of their collecting, conservation and utilization. Summarized here are the data obtained during plant genetic resources studies in such fields as resistance to biotic and abiotic stressors, use of molecular markers in genetic diversity analyses, and development of modern research methods for plant diversity. The role of genetic resources in solving burning problems of plant breeding and crop production is highlighted.

Tabl. 49, fig. 26, bibl. 979.

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

Рекомендовано к печати
Ученым советом ГНУ ВИР Россельхозакадемии

© Государственное научное учреждение
Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства имени Н.И.Вавилова
Российской академии сельскохозяйственных наук
(ГНУ ВИР Россельхозакадемии), 2012

ISSN 0202-3628

ОБЗОРЫ, ПРОБЛЕМЫ, ИТОГИ

УДК 575.1:633.854.78

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ГЕНОВ, СУПРЕССИРУЮЩИХ ФЕНОТИП ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ У РАСТЕНИЙ¹

И. Н. Анисимова, В. А. Гаврилова

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: irina_anisimova@inbox.ru

Резюме

Цитоплазматическая мужская стерильность (ЦМС) – наследуемый по материнской линии признак неспособности растения продуцировать функциональную пыльцу. Признак широко используется в селекции различных культур, так как позволяет получать гибридные семена, минуя трудоемкий процесс кастрации цветков материнских растений. У различных видов ЦМС обусловлена структурными перестройками митохондриального генома, которые приводят к появлению новых открытых рамок считывания, кодирующих цитотоксические белки. В статье рассмотрены молекулярные механизмы ЦМС и особенности структуры и функций генов восстановления фертильности пыльцы (*Rf*), супрессирующих стерильный фенотип у различных видов растений. Большинство охарактеризованных к настоящему времени генов *Rf* кодируют белки, которые содержат повторяющиеся мотивы из 35 аминокислотных остатков (PPR-повторы) и регулируют согласованную работу ядра и митохондрий. Структурно-функциональное разнообразие *RFL-PPR* генов поддерживается за счет изменчивости структуры PPR-мотивов, а также сложной кластерной организации *Rf*-локусов в геноме.

Ключевые слова: ЦМС, гены *Rf*, разнообразие, PPR-белки.

STRUCTURAL AND FUNCTIONAL DIVERSITY OF THE GENES THAT SUPPRESS PHENOTYPE OF CYTOPLASMIC MALE STERILITY IN PLANTS

I. N. Anisimova, V. A. Gavrilova

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: irina_anisimova@inbox.ru

Summary

Cytoplasmic male sterility is a maternally inherited plant character of inability to produce functional pollen. The character is widely utilized in breeding of different crops because it allows hybrid seed production without emasculation of maternal plants flowers. CMS is caused by mitochondrial genome structural reorganizations resulting in new open reading frames, which encode toxic proteins. The paper summarizes data on molecular mechanisms of CMS, the structure and functions of the restoration of fertility genes (*Rf*) that suppress sterile phenotype in different plant species. The majority of known *Rf*-genes encode proteins that contain repeated motives of 35 amino acid residues (PPR-repeats) and coordinate cooperative work of nucleus and mitochondria. Structural and functional diversity of *RFL-PPR* genes is supported due to variability of PPR-motives structure as well as their complex cluster organization in genome.

Key words: CMS, genes *Rf*, diversity, PPR-proteins.

¹Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 11-04-96509 и № 12-04-00329).

Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости, сформулированный Николаем Ивановичем Вавиловым в 1920 г., был установлен при изучении фенотипической (в основном, морфологической) изменчивости растений (цит. по: Вавилов, 1965). Однако накопленные к настоящему времени знания о структурно-функциональной организации геномов растений свидетельствуют о том, что параллелизм в фенотипической изменчивости, несомненно, отражает гомологию в наследственной изменчивости. Сравнительный анализ сходных мутаций позволил выявить сходство молекулярных механизмов генетических процессов, приводящих к развитию идентичных (аналогичных) признаков у представителей различных видов, родов и семейств растений. Оказалось, что гены, ответственные за проявление одного и того же признака, могут характеризоваться гомологией, степень которой непосредственно зависит от степени филогенетического родства их носителей. Тем не менее, генетические основы изменчивости хозяйственно важных признаков и свойств культурных растений все еще недостаточно изучены. К их числу, безусловно, относится и признак цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС).

ЦМС – наследуемый по материнской линии признак неспособности растения продуцировать функциональную пыльцу – была открыта у кукурузы, независимо и практически одновременно американским генетиком Маркусом Роудсом (Rhoades, 1931) и сотрудником отдела генетики ВИР Михаилом Ивановичем Хаджиновым. Поскольку фенотип ЦМС передается исключительно по материнской линии, этот феномен послужил идеальной моделью для изучения материнского наследования у растений. К настоящему времени явление ЦМС описано более чем у 200 видов высших растений (Иванов, Дымшиц, 2007). ЦМС открыла широкие возможности для практического использования гетерозиса в растениеводстве. Она исключает необходимость кастрации цветков материнских стерильных линий, обеспечивая возможность их контролируемого опыления пыльцой отцовских форм и получения гибридных семян. ЦМС используется в семеноводстве гибридов кукурузы, риса, хлопчатника, подсолнечника, рапса, овощных культур. Неоценимый вклад в разработку проблемы использования ЦМС в селекции кукурузы, сорго, подсолнечника и других сельскохозяйственных растений внесли отечественные ученые (Хаджинов, 1935; Малиновский, 1966; Турбин, Хаджинов, 1969; Анащенко и др., 1975; Бочкарев, Цухло, 1991).

У различных видов растений фенотипы ЦМС характеризуются значительным разнообразием. Так, например, цветки стерильных растений петунии, подсолнечника, кукурузы по морфологии не отличаются от цветков растений с нормальной цитоплазмой. Мужская стерильность у них характеризуется отсутствием пыльцы либо недоразвитием пыльников. В то же время у пшеницы, редиса и моркови ЦМС вызывает превращение пыльников в петалоидные и карпелоидные гомеотические структуры (Hanson, Bentolila, 2004). В общем случае, ЦМС можно рассматривать как результат ядерно-цитоплазматических дисфункций, обусловленных перестройками митохондриального генома. Возникает ЦМС, как правило, в результате отдаленной (межвидовой и межродовой) гибридизации (Chase, 2006; Stoeva-Popova, 2007). Примеры растений с такими типами ЦМС наиболее многочисленны. К ним относятся аллоплазматические линии, полученные от скрещиваний мягкой пшеницы *Triticum aestivum* с *T. timopheevii* (Палилова, 1969; Крупнов, 1973), линии подсолнечника (*Helianthus annuus*) с цитоплазмой *H. petiolaris* (Leclercq, 1969) и многие другие. В литературе имеются сообщения о происхождении ЦМС в результате внутривидовых скрещиваний (Hanson, Conde, 1985 и др.), а также соматической гибридизации и соматоклональной изменчивости в культуре *in vitro* (Эльконин, Тырнов, 2000).

В большинстве случаев факторами, индуцирующими мужскую стерильность, являются химерные гены, возникающие в результате перестроек последовательностей митохондриальной ДНК. Эти гены включают копии либо части генов «домашнего хозяйства» митохондрий и (или) новые неидентифицированные последовательности (*orf*), кодирующие специфичные для ЦМС белки. Ассоциированные с ЦМС локусы либо часто содержат кодирующие последовательности субъединиц АТФ-синтазы (*atp*), либо находятся вблизи этих генов. Некоторые ЦМС локусы содержат последовательности генов *cox* и *nad*, коди-

рующих белковые компоненты дыхательной цепи. Если ассоциированный с ЦМС химерный митохондриальный ген не содержит последовательности АТФ-синтетазы, он, как правило, находится вблизи гена *atp* и транскрибируется вместе с ним. Кроме того, в открытую рамку считывания могут вовлекаться и регуляторные районы генов *atp* (Даниленко, Давыденко, 2003; Hanson, Bentolila, 2001).

Механизмы индукции стерильности изучены недостаточно. Известно, что связанные с ЦМС дисфункции митохондрий не оказывают угнетающего влияния на развитие вегетативных органов, но губительны для клеток тапетума, функционирование которых требует больших энергетических затрат. Развитие тапетума обычно сопровождается программируемой смертью клеток. Возможно, ассоциированные с ЦМС гены приводят к нарушениям этого регулируемого процесса (Bentolila, Hanson, 2001).

Сравнительный анализ продуктов трансляции *in vitro* органелл растений со стерильной и фертильной цитоплазмой позволил выявить белки, являющиеся результатом экспрессии открытых рамок считывания, ассоциированных с ЦМС. Для обнаружения таких белков использовались специфичные антитела, синтезированные на основании предсказанных аминокислотных последовательностей, кодируемых специфичными для ЦМС локусами. Первые работы в этом направлении были связаны с необходимостью выяснения причин избирательной поражаемости растений кукурузы с ЦМС Техасского (Т) типа гельминтоспориозом – заболеванием, вызываемым патогенным грибом *Helminthosporium maydis* (*Cochliobolus heterotrophus*). Р. Е. Дьюи с соавторами (Dewey et al., 1987) установили, что свойственная Т-цитоплазме уникальная рамка считывания *T-urf13* кодирует локализованный на внутренней мембране митохондрий белок 13 кДа, определяющий чувствительность к Т-токсину, продуцируемому Т-расой гриба. Оказалось, что взаимодействие Т-токсина с белком T-URF13 приводит к образованию пор и изменяет проницаемость мембран, нарушая дыхательную электронтранспортную цепь (Kapsi, Siedow, 1993).

Синтез новых белков, кодируемых ассоциированными с ЦМС химерными митохондриальными генами, наблюдали также у сорго, петунии и других растений (Horn, 2006). Так, гаметофитная система ЦМС ВогоII (ВТ) риса обусловлена наличием новой открытой рамки считывания *orf79*, которая транскрибируется вместе с митохондриальным геном *atp6* и кодирует цитотоксический белок ORF79 (Akagi et al., 1994). Мужская стерильность многих типов ЦМС подсолнечника связана с экспрессией новой *orfH522*, ко-транскрибируемой с геном *atpA* (Kohler et al., 1991). Ген *orfH522* кодирует связанный с мембраной белок с молекулярной массой около 15 кДа, присутствующий во всех тканях стерильных растений.

Методы анализа протеома, получившие интенсивное развитие в постгеномную эру, открыли большие возможности для выявления белков, дифференциально экспрессирующихся у ЦМС-растений. С использованием двумерного электрофореза и масс-спектрометрии в развивающихся пыльниках риса с ЦМС Honglian (HL)-типа (сходна с ЦМС-ВТ) Л. Вен с соавторами (Wen et al., 2007) идентифицировали уникальные белки, предположительно вовлеченные в ряд важных внутриклеточных процессов – метаболизм, синтез белков, транскрипцию, сигнальную трансдукцию, гибель клеток, выработку энергии, транспорт веществ. Другие исследователи (Sun et al., 2009; Wei et al., 2010) в результате протеомного анализа ЦМС-растений риса с ЦМС-HL также обнаружили новые белки, предположительно обуславливающие ЦМС. Данные этих исследований указывают на снижение уровня энергетических процессов в клетках пыльников как ключевой механизм в индукции ЦМС-HL.

Мужская фертильность форм с ЦМС может быть восстановлена при введении в генотип ядерных генов восстановления фертильности пыльцы *Rf* (*restoration of fertility*), необходимых для развития функционального мужского гаметофита. Традиционно при изучении генетического контроля признака восстановления фертильности пыльцы используются методы классического генетического анализа. Анализ характера наследования в гибридных поколениях важен для оценки числа генов, отвечающих за проявление признака, а также их аллельных отношений. К настоящему времени исследован характер генетического контроля признака восстановления фертильности пыльцы растений с различными типами ЦМС. Наиболее

детально изучены широко распространенные в селекции генетические системы ЦМС *Rf* кукурузы и риса. Для разработки молекулярных маркеров и локализации генов *Rf* на генетической карте широко применяются различные маркерные системы – RAPD, RFLP, AFLP, SSR. В работах по идентификации генов восстановления фертильности успешно использовались методы объединения проб – BSA (bulk segregation analysis, Michelmore et al., 1991), а в качестве материала – почти изогенные линии (NIL), имеющие стерильную цитоплазму и различающиеся аллельным состоянием локусов *Rf*. Молекулярные маркеры, тесно сцепленные с генами *Rf*, идентифицированы у петунии (Bentolila, Hanson, 2001), сорго (Klein et al., 2001), ячменя (Matsui et al., 2001), подсолнечника (Horn et al., 2003), риса (Akagi et al., 1996), хлопчатника (Wang et al., 2006), перца чили (Jo et al., 2009), рапса (Kim et al., 2010), сои (Dong et al., 2012) и других растений. Молекулярное маркирование генов восстановления фертильности имеет принципиальное значение для развития исследований по детальной идентификации генов на основе позиционного клонирования. Кроме того, молекулярные маркеры генов *Rf* исключительно перспективны в генетико-селекционных исследованиях. Они позволяют отбирать из расщепляющихся гибридных популяций носителей доминантных и рецессивных аллелей генов восстановления фертильности, что ускоряет процесс создания родительских форм гибридов. Все охарактеризованные к настоящему времени гены восстановления фертильности пыльцы идентифицированы с использованием методов позиционного клонирования и транспозонного мечения. Сведения о некоторых идентифицированных к настоящему времени генах *Rf* представлены в табл.

Первым клонированным и охарактеризованным геном восстановления фертильности стал *Rf2* кукурузы (Cui et al., 1996). Этот ген, участвующий в контроле восстановления фертильности ЦМС Т-типа, уникален среди генов *Rf*, поскольку является «биохимическим» восстановителем фертильности, т. е. обладает ферментативной активностью. Его функция – компенсация метаболического дефекта, обусловленного остаточными уровнями токсического белка T-URF13. Ген *Rf2* снижает количество токсического альдегида, являющегося результатом экспрессии митохондриального гена *T-urf13*, и функционален только в присутствии доминантного гена *Rf1* (Liu et al., 2001). Дальнейшие исследования показали, что ген *Rf2* кукурузы является исключением среди генов-восстановителей, а большинство генов *Rf* принадлежат к особому семейству, кодирующему белки, содержащие от 11 до 17 повторяющихся мотивов из 35 аминокислот (PPR – *pentatricopeptide repeats*) (Small, Peeters, 2000; Andres et al., 2007, и др.). Впервые ген *Rf*, кодирующий PPR-белок, был идентифицирован у петунии (Bentolila et al., 2002). Локус *Rf*, участвующий в контроле восстановления фертильности пыльцы ЦМС-*pcf* петунии, включает два гена. Клонированный и охарактеризованный ген *Rf-PPR592* кодирует белок из 592 аминокислот. Рецессивная (нефункциональная) аллель отличается от доминантной наличием делеции в промоторной области. Продукт гена *Rf-PPR592* элиминирует специфичный для митохондрий растений с ЦМС-*pcf* токсический белок PCF и остается связанным с высокомолекулярным белковым комплексом, ассоциированным с митохондриальной мембраной (Gillman et al., 2007).

К числу генов *Rf*, не кодирующих PPR-белки, кроме *Rf2* кукурузы, относятся идентифицированные у риса *Rf17* для ЦМС CW и *Rf2* для ЦМС Lead (L). Ген *Rf17* кодирует митохондриальный белок из 178 аминокислотных остатков, содержащий часть синтаза-подобного домена ацил переносающего белка (Fujii, Toriyama, 2009). Предполагается, что продукт гена *Rf17* вовлечен в митохондриально-ядерную ретроградную регуляцию (сигналинг). Продуктом гена *Rf2* является богатый глицином белок из 152 аминокислотных остатков. Рецессивная аллель гена *Rf2* отличается от доминантной заменой лейцина на треонин в позиции 78 (Itabashi et al., 2011).

В контроле восстановления фертильности пыльцы ЦМС Т кукурузы участвуют гены *Rf1*, *Rf2*, *Rf8*, *Rf** (Wise et al., 1999). Гены *Rf1* и *Rf2* изолированы и охарактеризованы на молекулярном уровне. Гены *Rf8* и *Rf** локализованы на генетической карте. Предполагается, что они аллельны либо тесно сцеплены. ЦМС С-типа, характеризующуюся aberrантным химерным транскриптом *atp6-atp9* (Dewey et al., 1991), восстанавливают гены *Rf4*, *Rf5*, *Rf6*.

Идентифицированные гены, супрессирующие фенотипы ЦМС

| Вид | Тип ЦМС | Локус ЦМС | Ген <i>Rf</i> | Белок, кодируемый геном <i>Rf</i> | Функция гена <i>Rf</i> | Ссылки |
|------------------------|---------|----------------------|---------------|--|---|---|
| <i>Zea mays</i> | T | <i>T-urf13</i> | <i>Rf1</i> | Не идентифицирован | Процессинг и пост-транскрипционное снижение уровня белка T-URF13 | Dewey et al., 1987 Wise et al., 1999 |
| | | | <i>Rf2</i> | Митохондриальная альдегид дегидрогеназа | Физиологическая | Cui et al., 1996 |
| | S | <i>orf355-orf77</i> | <i>Rf3</i> | PPR Не-АТФ-азная субъединица 5 частицы 26S протеосомы | Пост-транскрипционная регуляция Подавление программируемой смерти клеток | Wen, Chase, 1999 Zhang, Zheng, 2008 |
| <i>Oryza sativa</i> | BT | <i>atp6-orf79</i> | <i>Rf1</i> | PPR | Процессинг мРНК | Wang et al., 2006 |
| | LD | <i>orf79</i> | <i>Rf2</i> | Митохондриальный богатый глицином белок | Процессинг мРНК | Itabashi et al., 2011 |
| | HL | <i>orf79</i> | <i>Rf5</i> | PPR | Процессинг транскрипта <i>atp6-orf79</i> | Hu et al., 2012 |
| | CW | | <i>Rf17</i> | Митохондриальный белок, содержащий часть синтаза подобного домена ацил переносающего белка | Участие в ретроградном сигналинге | Fujii, Toriyama, 2009 |
| <i>Sorghum bicolor</i> | A1 | <i>orf107/urf209</i> | <i>Rf1</i> | PPR13 | Неизвестна | Klein et al., 2005 |
| | A1 | | <i>Rf2</i> | PPR | Процессинг мРНК | Jordan et al., 2010 |
| <i>Sorghum bicolor</i> | A1, A2 | | <i>Rf5</i> | PPR | Неизвестна | Jordan et al., 2011 |

Окончание таблицы

| Вид | Тип ЦМС | Локус ЦМС | Ген <i>Rf</i> | Белок, кодируемый геном <i>Rf</i> | Функция гена <i>Rf</i> | Ссылки |
|------------------------------------|---------|----------------------|---------------|-----------------------------------|--|---|
| <i>Petunia</i> × <i>hybrida</i> | pcf | <i>urf-S</i> | <i>Rf</i> | PPR592 | Деградация м-РНК и снижение уровня белка РСФ | Bentolila et al., 2002 |
| <i>Brassica napus</i> | Ogura | <i>orf138/orf125</i> | <i>Rfo</i> | PPR | Пост-транскрипционная регуляция | Brown et al., 2003 Desloire et al., 2003 |
| <i>Rhaphanus sativus</i> | Kosena | <i>orf138/orf125</i> | <i>Rfk1</i> | PPR | Пост-транскрипционная регуляция | Koizuka et al., 2003 |
| <i>Capsicum annum</i> | | <i>orf456</i> | <i>Rf</i> | PPR | Неизвестна | Jo et al., 2009 |

Фертильность пыльцы линий ЦМС S кукурузы восстанавливают гены локуса *Rf3* (Wen, Chase, 1999). С. Габэй-Лаughнан с соавторами (Gabay-Laughnan et al., 2004) изучали у мексиканских линий кукурузы и теосинте аллельные отношения среди 51 гена, восстанавливающего фертильность S-типа ЦМС. Большинство из них были картированы в районе локуса *Rf3*. Авторы предположили, что локус *Rf3* кодирует комплекс сцепленных генов *Rf*. Присутствие этих генов в генотипах линий с нормальной цитоплазмой и теосинте свидетельствовало об их участии в контроле экспрессии митохондриального генома и приобретении ими, в отдельных случаях, функции генов восстановителей. В дальнейшем те же авторы обнаружили термочувствительную аллель локуса *Rf3*, которая снижала количество транскрипта *orf355-orf77* (Gabay-Laughnan et al., 2009). Китайские исследователи (Zhang, Zhen, 2008) провели AFLP-анализ кДНК, дифференциально экспрессирующихся в листьях и пыльце изогенных линий кукурузы с ЦМС S, различающихся аллельным состоянием локуса *Rf3* – S-*Rf3/Rf3* и S-*rf3/rf3*. В результате этого исследования были идентифицированы потенциальные кандидаты на роль восстановителя фертильности, которые экспрессировались в пыльце носителей доминантной аллели гена *Rf3*. К ним относятся ген *PPRE1*, продукт которого содержит PPR-мотивы и характеризуется гомологией одному из PPR-белков риса, а также ген, кодирующий регуляторную не АТФ-азную субъединицу 5 26S протеосомной частицы.

На молекулярном уровне наиболее полно охарактеризованы генетические системы ЦМС-*Rf* риса, что объясняется детальной изученностью генома этого растения. Т. Казама и К. Торияма (Kazama, Toriyama, 2003) впервые клонировали ген *Rf1*, восстанавливающий фертильность ЦМС ВТ. Ген является представителем сложного локуса, который содержит несколько дублированных копий гена *Rf1*, кодирующего PPR-белки (Akagi et al., 2004; Komori et al., 2004). Охарактеризованы два гена этого кластера – *Rf-1A* и *Rf-1B*. Продукты обоих генов транспортируются в митохондрии. Ген *Rf-1A* вызывает эндонуклеотическое расщепление, а ген *Rf-1B* – деградацию дицистронной мРНК, транскрибируемой с ассоциированного с ЦМС-ВТ локуса *atp6-orf79*. Ген *Rf-1A* эпистатичен по отношению к *Rf-1B*. Кроме того, *Rf-1A* играет дополнительную роль в редактировании мРНК *atp6* (Wang et al., 2006). Рецессивная аллель этого гена имеет делецию в кодирующей области. Гены локуса *Rf1* консервативны у видов рода *Oryza* и, по-видимому, произошли путем гомологичной рекомбинации между дублированными копиями гена *Rf-1* (Kato et al., 2007).

Фертильность форм с ЦМС НЛ, широко используемой при производстве современных коммерческих гибридов риса, восстанавливают неаллельные гены *Rf5* и *Rf6*, локализация которых на молекулярно-генетической карте установлена в работах (Huang et al., 2000; Liu et al., 2004). Картирование генов *Rf3* и *Rf4*, восстанавливающих фертильность спорофитной ЦМС WA, полученной из abortивной линии дикорастущего subsp. *indica*, провели (Yao et al., 1997; Ahmadikhan, Karlov, 2006).

Р. Р. Кляйн с соавторами (Klein et al., 2005) клонировали и охарактеризовали ген *Rf1*, восстанавливающий фертильность линий сорго с ЦМС A1 (milo). Ген, локализованный на хромосоме SBI08, кодирует белок PPR13, содержащий 14 PPR-мотивов. Функция его до сих пор неизвестна. Другой ген-кандидат *Rf2* был картирован на хромосоме SBI02. Белковый продукт этого гена оказался гомологичен продукту гена *Rf1* риса и, по-видимому, обладает сходной функцией (Jordan et al., 2010). На хромосоме SBI05 картирован ген *Rf5*, восстанавливающий фертильность двух типов ЦМС – A1 и A2 (Jordan et al., 2011). Гены *Rf3* и *Rf4* неизвестной функции являются восстановителями фертильности пыльцы ЦМС A3, не получившей распространения в селекции ввиду ее отрицательного влияния на продуктивность гибридов (Tang et al., 1998).

Гены *Rf*, кодирующие PPR-белки, обнаружены у рапса (*Rfk1* для ЦМС Kosena: Koizuka et al., 2003) и редиса (*Rfo* для ЦМС Ogura: Brown et al., 2003; Desloire et al., 2003). Гены *Rfk1* и *Rfo* идентичны и содержат по 16 PPR-повторов. Ген *Rfk1* кодирует белок из 687 аминокислотных остатков (Koizuka et al., 2003). Ген *Rfo* снижает уровень белка ORF138 (на уровне трансляции). Функция гена *Rfk* аналогична функции *Rfo*: он не влияет на уровень транскриптов, но супрессирует экспрессию *orf687*. Сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей рецессивной (*L7rfo*) и доминантной (*D18Rfo*) аллелей локуса *Rfo* показал,

что аллель *L7rfo* несет два гена (*PPR-1* и *PPR-2*), родственных ранее описанным *PPR-A*, *PPR-B* и *PPR-C* (Uyttewaal et al., 2008), представляющим аллель *D81Rfo* (Hernandez-Moга et al., 2010). Полученные данные показывают, что кодирующие последовательности *Rfo-PPR*-генов возникли в результате межгенных рекомбинаций.

Новые перспективы для изучения молекулярных механизмов, лежащих в основе признака восстановления фертильности пыльцы, открывает работа Ж. Ху с соавторами (Hu et al., 2012), клонировавших ген *Rf5* риса и изучивших механизм его работы. Оказалось, что этот ген идентичен гену *Rf1A*, т. е. относится к классу *PPR*-генов. Белок, кодируемый геном *Rf5*, не связывал ассоциированный с ЦМС транскрипт *atp6-orf79*, однако был способен к прямому взаимодействию с глицин-богатым белком-партнером GRP162. Белки RF5 и GRP162 являются компонентами комплекса восстановления фертильности (RFC) размером 400-500 кДа, расщепляющего *in vitro* ассоциированные с ЦМС транскрипты.

К настоящему времени накоплена достаточно обширная информация, свидетельствующая о том, что у высших растений *PPR*-гены, кодирующие вовлеченные в антероградную/ретроградную регуляцию белки, регулируют согласованную работу геномов ядра и органелл. *PPR*-белки играют важную роль в процессинге или трансляции оргanelльных РНК (Юрина, Одинцова, 2010; Lurin et al., 2004; O'Toole et al., 2008). Сравнительный биоинформационный анализ выявил принадлежность к классу *PPR*-генов большинства охарактеризованных к настоящему времени генетических факторов восстановления фертильности пыльцы у разных видов растений, что позволило выделить их в отдельное подсемейство генов *RFL-PPR* (*Restorer-of-Fertility-Like PPR*) (Fujii et al., 2011). Отличительной чертой генов *RFL-PPR* высших растений является кластерная организация в геноме и уникальный характер дивергенции *PPR*-мотивов, а именно высокое значение отношения частот несинонимичных и синонимичных замен, что указывает на роль дивергирующего (движущего) отбора в их эволюции. Наиболее высокие вероятности дивергирующего отбора отмечены для аминокислотных остатков 1, 3 и 6 в структуре мотива. Предполагается, что поскольку *PPR*-белки вовлечены в процессинг РНК, именно эти остатки ответственны за формирование специфичных контактов с РНК-лигандом. Характер отбора по генам *RFL-PPR* свидетельствует о существовании своеобразного молекулярного «соствязания» между ядерным и митохондриальным геномами в ходе эволюционной истории покрытосеменных. Изменчивость нуклеотидных последовательностей *RFL-PPR*-генов в пределах вида, по-видимому, служит источником разнообразия аллелей, продукты которых способны к специфическому взаимодействию с продуктами экспрессии ассоциированных с фенотипом ЦМС генов митохондрий. Фенотипы ЦМС могут быть обусловлены различными дефектами на всех стадиях метаболизма РНК. Все это предполагает разнообразие функций *PPR*-белков. Несмотря на значительное структурное сходство *RFL-PPR*-генов, эти функции весьма разнообразны и затрагивают этапы редактирования и стабильности РНК, а также трансляции (Andres et al., 2007). ЦМС как проявление геномных барьеров между ядром и цитоплазмой, а также гены восстановления фертильности, способствующие их преодолению, рассматриваются в числе важных факторов становления новых видов в эволюции высших растений (Bomblies, 2010; Rieseberg, Blackman, 2010).

С. Бентолила и М. Р. Хансон (Bentolila, Hanson, 2001) выдвинули гипотезу о существовании трех различных механизмов действия генов-восстановителей: 1) процессинг и редактирование мтРНК; 2) трансляция и пост-трансляционная стабильность белков; 3) изменение структуры мтДНК. В большинстве случаев гены *Rf* действуют на уровне процессинга либо трансляции. Примером последнего механизма может служить работа гена *Fr* у фасоли. Фертильность ЦМС *Sprite Phaseolus vulgaris* восстанавливают гены *Fr* и *Fr2*. Ген *Fr2* супрессирует экспрессию ассоциированного с ЦМС района *pvs* (Abad et al., 1995), тогда как ген *Fr* вызывает необратимую элиминацию этого района (Mackenzie et al., 1988). Как показали С. Хи с соавторами (He et al., 1995), функция гена *Fr* зависит от соответствующей экспрессии митохондриальной последовательности *pvs*. В присутствии гена *Fr2*, супрессирующего эффект *pvs*, элиминации в процессе развития цветка не происходит. Предполагается, что снижение экспрессии ассоциированного с ЦМС гена *orf239* происходит на уровне рекомбинации и репликации ДНК (Bentolila, Hanson, 2001).

ЦМС у однолетнего подсолнечника была впервые получена в результате межвидового скрещивания *H. petiolaris* и *H. annuus* (Leclercq, 1969). Этот тип ЦМС широко используется в селекции и носит название PET1. К настоящему времени у подсолнечника описано 72 источника ЦМС, для восстановления фертильности пыльцы которых необходимо присутствие в геноме определенных генов *Rf* (Serieys, 1996; Гаврилова, Рожкова, 2005; Попов, Кириченко, 2007). В результате молекулярного анализа 29 различных источников ЦМС выделено несколько групп, различающихся организацией митохондриальной (мт) ДНК (Horn, 2002). Фертильный фенотип может быть восстановлен путем введения в генотип гибрида доминантных ядерных генов *Rf*, вызывающих специфическое снижение уровня ко-транскрипта *atpA-orfH522* в пыльниках в течение мейоза и сопутствующее снижение количества белка ORFH522 (Nizampatnam et al., 2009). По различным данным, для восстановления фертильности пыльцы форм подсолнечника с ЦМС PET1 необходимо от одного до четырех генов. На генетической карте подсолнечника к настоящему времени локализованы 5 генов *Rf*, включая *Rf1*, *Msc1* и *Rf3* из RHA 340 для ЦМС PET1, *Rf4* для нового аллоплазматического типа ЦМС GIG2 (на основе цитоплазмы многолетнего диплоидного вида *H. giganteus*) и *Rf-PEF1* для ЦМС PEF1 (на основе *H. petiolaris* subsp. *fallax*, Liu et al., 2012). Таким образом, результаты молекулярно-генетического анализа подтвердили выводы о сложном генетическом контроле признака, полученные на основе классического гибридологического анализа (Fick, Zimmer, 1974; Vranceanu et al., 1978; Анащенко, Дука, 1985а, б, 1986). Ген *Rf1* широко используется в семеноводстве гибридов подсолнечника, поскольку именно он отвечает за восстановление фертильности ЦМС PET1 (Dominguez-Gimenez, Fick, 1975; Miller, Fick, 1997). Ген *Rf1* локализован в группе сцепления 13 интегрированной генетической карты подсолнечника, вместе с локусом *P15/P18*, определяющим устойчивость к ложной мучнистой росе (Yu et al., 2003). Р. Хорн и С. Хамрит (Horn, Hamrit, 2010) использовали для клонирования последовательностей локуса *Rf1* сцепленные с ним молекулярные маркеры. Тем не менее, попытки авторов клонировать связанные с этим локусом геномные последовательности не увенчались успехом.

Метод идентификации генов, выполняющих в разных организмах сходные функции, путем поиска гомологов в базе данных нуклеотидных последовательностей широко используется в исследованиях геномов высших растений. Особенно эффективным данный подход оказался при использовании в качестве источников информации баз данных экспрессируемых последовательностей (EST). Для идентификации и картирования генов, нуклеотидные последовательности которых различаются у генотипов с различным проявлением кодируемых ими признаков, на основе EST могут быть разработаны функциональные маркеры. В работах (Yue et al., 2007; Wang et al., 2009; Liu et al., 2012) идентифицированы последовательности EST подсолнечника и хлопчатника, гомологичные клонированному и секвенированному гену восстановления фертильности петунии. На основе этих последовательностей авторы разработали TRAP-маркеры. Однако им не удалось связать выявленный полиморфизм с функциональным состоянием локуса *Rf1*, а также локализовать идентифицированные фрагменты на генетической карте, что, по-видимому, объясняется доминантным характером наследования данного типа маркеров, а также невысоким уровнем их специфичности. Тем не менее, один из TRAP-маркеров, созданный на основе EST QHL12D20, расщеплялся вместе с признаком восстановления фертильности пыльцы форм с ЦМС PET1, детерминируемым геном *Rf1*, и был успешно использован в экспериментах по маркер-вспомогательной селекции для отбора предполагаемых носителей рецессивного гена *rf1* из расщепляющейся гибридной популяции (Yue et al., 2007).

И. Н. Анисимовой с соавторами (Анисимова и др., 2011) в базе данных генома подсолнечника (Compositae Genome Project, <http://www.cgp.edu/>) идентифицированы фрагменты экспрессируемых последовательностей (EST), гомологичные известным генам восстановления фертильности пыльцы (*Rf*). В результате сравнительного анализа этих последовательностей была установлена их принадлежность к классу PPR-генов. Было показано, что фрагмент экспрессируемой последовательности (EST) – QHL12D20 – содержит 3 PPR-мотива и включает интрон длиной около 630 пн.

Определяющее значение для выяснения эффектов ядерных генов *Rf*, контролирующих согласованную работу ядра и митохондрий у высших растений, имеют модельные объекты.

В качестве таких объектов могут быть использованы автофертильные линии однолетнего подсолнечника (*H. annuus*), в генотипах которых одновременно присутствуют ассоциированные с ЦМС митохондриальные гены и ядерные генетические факторы восстановления фертильности пыльцы. Среди них – линии, выделенные из коммерческих гибридов (Гаврилова, Рожкова, 2005), с различными типами стерильного цитоплазмона и, следовательно, различными генами восстановления фертильности. Другую группу модельных объектов представляют интрогрессивные линии, созданные на основе межвидовых гибридов от скрещиваний стерильной линии *H. annuus* на основе ЦМС РЕТ1 с многолетними видами рода *Helianthus* различной ploидности (Гаврилова и др., 2001). Предполагается, что линии этой группы имеют митохондриальный геном, идентичный геному исходной материнской линии, либо характеризуются его перестройками. Начиная с F₁, в потомствах линий отбирались генотипы с восстановленной мужской фертильностью, несущие различные функциональные аллели генов *Rf*, которые были интрогрессированы из генома многолетнего вида, либо являются результатом реорганизаций ядерного генома материнской линии в результате отдаленной гибридизации. Кроме того, гибридизация могла привести и к перестройкам митохондриального генома исходных материнских линий. Это подтверждено ПЦР-анализом с использованием праймеров, специфичных для ассоциированного с ЦМС РЕТ1 митохондриального гена *orfH522*. У отдельных линий, а также F₁ ряда гибридов наблюдали отсутствие маркерного фрагмента либо изменения его длины. Можно ожидать, что такие интрогрессивные линии несут и новые аллели ядерных генов восстановления фертильности, которые компенсируют вновь возникшие в результате отдаленной гибридизации перестройки митохондриального генома. Традиционно для выявления в генотипе генов, восстанавливающих фертильность, и изучения особенностей их экспрессии проводят тест-скрещивания с ЦМС-линиями и анализируют растения F₁. Интрогрессивные линии подсолнечника как модельные объекты сочетают в одном генотипе aberrантные митохондриальные гены, вызывающие мужскую стерильность, и супрессирующие их ядерные факторы *Rf*. При реализации данного подхода для выявления и оценки характера экспрессии генов *Rf* исключается необходимость проведения скрещиваний. Кроме того, линии несут гены в гомозиготном состоянии, что предпочтительнее для такого рода исследований, ввиду возможного влияния межallelельных взаимодействий на проявление признака у форм с гибридным геномом.

Таким образом, сугубо прикладное явление, генетические системы ЦМС–*Rf*, нашедшие широкое применение в сельском хозяйстве, имеет важное теоретическое значение как модель для выяснения механизмов взаимодействия ядра и цитоплазмы у цветковых растений, а созданные в ВИРе серии уникальных линий – как модельный объект для его изучения. Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты № 11-04-96509 и № 12-04-00329).

Список литературы

- Анащенко А. В., Рожкова В. Т., Милеева Т. В. Результаты изучения гетерозиса у подсолнечника. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1975. Т. 55. Вып. 1. С. 134-142.
- Анащенко А. В., Дука М. В. Изучение генетической системы ЦМС-*Rf* у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). Сообщ. II. Восстановление мужской фертильности у гибридов на основе ЦМС_p // Генетика. 1985а. Т. 21. № 12. С. 1999-2004.
- Анащенко А. В., Дука М. В. Изучение генетической системы ЦМС-*Rf* у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). Сообщ. III. Восстановление мужской фертильности у гибридов на основе ЦМС₁ // Генетика. 1985б. Т. 21. № 12. С. 2005-2010.
- Анащенко А. В., Дука М. В. Изучение генетической системы ЦМС-*Rf* у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). Сообщ. VI. Идентификация генов *Rf* из разных источников восстановителей фертильности у гибридов на основе ЦМС₁ // Генетика. 1986. Т. 22. № 1. С. 80-85.
- Анисимова И. Н., Гаврилова В. А., Алпатьева Н. В., Рябова Д. Н., Рожкова В. Т. Полиморфизм гомологов *PPR-RFL*-генов в геноме подсолнечника. Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 186. С. 64-79.
- Бочкарев Н. И., Цухло Л. Г. Мужская стерильность // В кн.: Биология, селекция и возделывание подсолнечника. М.: Агропромиздат, 1991. С. 49-52.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Избранные труды, т. V, М.-Л.: Наука, 1965. С. 179-222.

- Гаврилова В. А., Савченко Н. А., Толстая Т. Т., Рожкова В. Т., Пендинен Г. И., Антонова Т. С. Использование коллекции многолетних дикорастущих видов *Helianthus* L. для решения проблем гетерозисной селекции подсолнечника // Генетические ресурсы культурных растений. Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения важнейших сельскохозяйственных культур для решения приоритетных задач селекции. СПб, ВИР: 2001. С. 242-243.
- Гаврилова В. А., Рожкова В. Т. Доноры восстановления фертильности пыльцы линий ЦМС подсолнечника для гетерозисной селекции // Идентифицированный генофонд растений и селекция / Под ред. Б. В. Ригина и Е. И. Гаевской. СПб: ВИР, 2005. С. 377-379.
- Даниленко Н. Г., Давыденко О. Г. Миры геномов органелл. Минск, 2003. 498 с.
- Иванов М. К., Дымыщ Г. М. Цитоплазматическая мужская стерильность и восстановление фертильности пыльцы у высших растений // Генетика. 2007. Т. 43. № 4. С. 437-576.
- Крупнов В. А. Генная и цитоплазматическая мужская стерильность растений. М., 1973. 278 с.
- Малиновский Б. Н. Селекция гибридов сорго на стерильной основе // В кн.: Селекция растений с использованием цитоплазматической мужской стерильности. Киев, 1966. С. 216-229.
- Палилова А. Н. Цитоплазматическая мужская стерильность у растений. Минск, 1969. 212 с.
- Попов В. Н., Кириченко В. В. Мужская стерильность подсолнечника. Теоретические и прикладные аспекты // Вестник Харьковского национального аграрного университета. Серия Биология. 2007. Вып. 2. № 11. С. 18-33.
- Турбин Н. В., Хаджинов М. И. Н. И. Вавилов и проблема гетерозиса в селекции растений. // Н.И. Вавилов и сельскохозяйственная наука. М. 1969. С. 208-216.
- Хаджинов М. И. Селекция кукурузы // В кн.: Теоретические основы селекции растений. Т. 2. М.-Л., 1935. С. 379-446.
- Эльконин Л. А., Тырнов В. С. Генетический контроль цитоплазматической мужской стерильности растений: состояние, проблемы и современные подходы для ее исследования // Генетика. 2000. Т. 36. № 4. С. 437-450.
- Юрина Н. П., Одинцова М. С. Сигнальные системы митохондрий растений: ретроградная регуляция. Физиология растений. 2010. Т. 57. № 1. С. 9-22.
- Abad A. R., Mehrtens B. J., Mackenzie S. A. Specific expression in reproductive tissues and fate of a mitochondrial sterility-associated protein in cytoplasmic male-sterile bean // Plant Cell. 1995. V. 7. № 3. P. 271-285.
- Ahmadikhan A., Karlov G. I. Molecular mapping of the fertility restoration gene *Rf4* for WA-cytoplasmic male sterility in rice // Plant Breed. 2006. V. 125. № 4. P. 67-71.
- Akagi H., Yokozeki Y., Inagaki A., Nakamura A., Fujimura T. A. Unique sequence located downstream from the rice mitochondrial *atp6* may cause sterility // Curr. Genet. 1994. V. 25. № 1. P. 52-58.
- Akagi H., Yokozeki Y., Inagaki A., Nakamura A., Fujimura T. A codominant DNA marker closely linked to the rice nuclear restorer, *Rf-1*, identified with inter-SSR-fingerprinting // Genome. 1996. V. 39. № 6. P. 1205-1209.
- Akagi H., Nakamura A., Yokozeki-Misono Y., Inagaki A., Takahashi H., Mori K., Fujimura T. Positional cloning of the rice *rf-1* gene, a restorer of *bt*-type cytoplasmic male sterility that encodes a mitochondria-targeting ppr protein // Theor. Appl. Genet. 2004. V. 108. № 8. P. 1449-1457.
- Andres C., Lurin C., Small I. D. The multifarious roles of PPR proteins in plant mitochondrial gene expression // Physiol. Plant. 2007. V. 129. № 1. P. 14-22.
- Bentolila S., Hanson M. R. Identification of a BIBAC clone that co-segregates with the petunia restorer of fertility (*Rf*) gene // Mol. Genet. Genomics. 2001. V. 266. № 2. P. 223-230.
- Bentolila S., Alfonso A. A., Hanson M. R. A pentatricopeptide repeat-containing gene restores fertility to cytoplasmic male-sterile plants. Proc. Natl. Acad. Sci. 2002. № 16. P. 10887-10892.
- Bomblies K. Doomed lovers: mechanisms of isolation and incompatibility in plants // Annual Review of Plant Biology. 2010. V. 61. P. 109-124.
- Brown G. G., Formanova N., Jin H., Wargachuk R., Dendy C., Patil P., Laforest M., Zhang J., Cheung W. Y., Landry B. S. The radish *Rfo* restorer gene of Ogura cytoplasmic male sterility encodes a protein with multiple pentatricopeptide repeats // Plant J. 2003. V. 35. № 2. P. 262-272.
- Chase C. D. Cytoplasmic male sterility: a window to the world of plant mitochondrial-nuclear interactions // Trends in Genetics. 2006. V. 23. № 3. P. 81-90.
- Cui X., Wise R. P., Schnable P. S. The *Rf2* nuclear restorer gene of male-sterile T-cytoplasm maize // Science. 1996. V. 272. № 5266. P. 1334-1336.
- Desloire S., Gherbi H., Laloui W., Marhadour S., Clouet V., Cattolico L., Falentin L., Giancola S., Renard M., Budar F., Small I., Caboche M., Delourme R. M., Bendahmane A. Identification of the fertility restoration locus, *Rfo*, in radish, as a member of the pentatricopeptide-repeat protein family // EMBO Rep. 2003. V. 4. № 6. P. 588-594.

- Dewey R. E., Timothy D. H., Levings C. S. A mitochondrial protein associated with cytoplasmic male sterility in the T cytoplasm of maize // Proc. Natl. Acad. Sci. 1987. V. 84. № 15. P. 5374-5378.
- Dewey R. E., Timothy D. H., Levings C. S. Chimeric mitochondrial genes expressed in the C male-sterile cytoplasm of maize // Curr Genet. 1991. V. 20. № 6. P. 475-482.
- Dominguez-Gimenez J., Fick G. N. Fertility restoration of male-sterile cytoplasm in wild sunflowers // Crop. Sci. 1975. V. 15. P. 724-726.
- Dong D. K., Li Z., Yuan F. J., Zhu S. L., Chen P., Yu W., Yang Q. H., Fu X. J., Yu X. M., Li B. Q., Zhu D. H. Inheritance and fine mapping of a restorer-of-fertility (Rf) gene for the cytoplasmic male sterility in soybean // Plant Sci. 2012. V. 188-189. P. 36-40.
- Fick G. N., Zimmer D. E. Fertility restoration in confectionary sunflowers // Crop. Sci. 1974. V. 14. № 4. P. 603-604.
- Fujii S., Toriyama K. Suppressed expression of retrograde-regulated male sterility restores pollen fertility in cytoplasmic male sterile rice plants // Proc. Natl. Acad. Sci. 2009. V. 106. № 23. P. 9513-9518.
- Fujii S., Bond Ch. S., Small I. D. Selection patterns on restorer-like genes reveals a conflict between nuclear and mitochondrial genomes throughout angiosperm evolution // Proc. Natl. Acad. Sci. 2011. V. 108. № 4. P. 1723-1728.
- Gabay-Laughnan S., Chase C. D., Ortega V. M., Zhao L. M. Molecular-genetic characterization of CMS-S restorer-of fertility alleles identified in Mexican maize and teosinte // Genetics. 2004. V. 166. № 2. P. 959-970.
- Gabay-Laughnan S., Kuzmin E. V., Monroe J., Roark L., Newton K. J. Characterization of a novel thermo-sensitive restorer of fertility for cytoplasmic male sterility in maize // Genetics. 2009. V. 182. № 1. P. 91-103.
- Gillman J.-D., Bentolila S., Hanson M.-R. The petunia restorer of fertility proteins are part of a large mitochondrial complex that interacts with transcripts of the CMS-associated loci // Plant J. 2007. V. 49. № 2. P. 217-227.
- Hanson M. R., Bentolila S. Interactions of mitochondrial and nuclear genes that affect male gametophyte development // Plant Cell. 2004. V. 16. Suppl. 1. P. 154-169.
- Hanson M. R., Conde M. F. Functioning and variation of cytoplasmic genomes: lessons from cytoplasmic-nuclear interactions affecting male fertility in plants // Int. Rev. Cytol. 1985. V. 94. P. 213-267.
- He S., Yu Z. H., Vallejos C. E., Mackenzie S. A. Pollen fertility restoration by nuclear gene *Fr* in CMS common bean: nuclear-directed alteration of a mitochondrial population // Genetics. 1995. V. 139. № 2. P. 955-962.
- Hernandez -Mora J. R., Rivals E., Mireau H., Budar F. Sequence analysis of two alleles reveals that intra- and intergenic recombination played a role in the evolution of the radish fertility restorer (*Rfo*) // Plant Biology. 2010, 10:35.
- Horn R. Molecular diversity of male-sterile inducing and male-fertile cytoplasm in the genus *Helianthus* L. // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 104. № 4. P. 562-570.
- Horn R., Kusterer B., Lazarescu E., Prufe M., Friedt W. Molecular mapping of the *Rf₁* gene restoring fertility in PET1-based F₁ hybrids in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Theor. Appl. Genet. 2003. V. 106. № 4. P. 599-606.
- Horn R. Recombination: Cytoplasmic male sterility and fertility restoration in higher plants // Progress in Botany. 2006. V. 67. Springer Berlin Heidelberg. P. 31-52.
- Horn R., Hamrit S. Gene cloning and characterization. In: Genetics, genomics and breeding of sunflower (Eds. Hu J., Seiler G., Kole C.). USA: Science Publishers, 2010. P. 173-219.
- Hu J., Wang K., Huang W., Liu G., Gao Y., Wang J., Huang Q., Yanxiao J., Qin X., Wan L., Zhu R., Li S., Yang D., Zhu Y. The rice pentatricopeptide repeat protein RF5 restores fertility in Hong-Lian cytoplasmic male-sterile lines via a complex with the glycine-rich protein GRP162 // Plant Cell. 2012. V. 24. № 1. P. 109-122.
- Huang Q. Y., He Y. Q., Jing R. C., Zhu R. S., Zhu Y. G. Mapping of the nuclear fertility restorer for HL CMS in rice using microsatellite markers // Chinese Sci. Bul. 2000. V. 45. № 5. P. 430-432.
- Itabashi E., Iwata N., Fujii S., Kazama T., Toriyama K. The fertility restorer gene, *Rf2*, for Lead Rice-type cytoplasmic male sterility of rice encodes a mitochondrial glycine-rich protein // Plant J. 2011. V. 65. № 3. P. 359-367.
- Jo Y. D., Kim Y.-M., Park M.-N., Yoo J.-H., Park M.K., Kim B.-D., Kang B.-C. Development and evaluation of broadly applicable markers for Restorer-of-fertility in pepper // Mol. Breed. 2009. V. 25. № 2. P. 187-201.
- Jordan D. R., Mace E. S., Henzell R. G., Klein P. E., Klein R. R. Molecular mapping and candidate gene identification of the *Rf2* gene for pollen fertility restoration in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench] // Theor. Appl. Genet. 2010. V. 120. № 7. P. 1279-1287.

- Jordan D. R., Klein R. R., Sakrewski K. G., Henzell R. G., Klein P. E., Mace E. S. Mapping and characterization of *Rf₅* a new gene conditioning pollen fertility restoration in A₁ and A₂ cytoplasm in sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) // Theor. Appl. Genet. 2011. V. 123. № 3. P. 383-396.
- Kapsi C., Siedow J. M. Cross-linking of the cms-T maize mitochondrial pore-forming protein URF13 by N,N'-dicyclohexylcarbomide and its effect on URF13 sensitivity to fungal toxins // J. Biol. Chem. 1993. V. 268. № 8. P. 5828-5833.
- Kato H., Tezuka K., Feng Y. Y., Kawamoto T., Takahashi H., Mori K., Akagi H. Structural diversity and evolution of the *Rf-1* locus in the genus *Oryza* // Heredity. 2007. V. 99. № 5. P. 516-524.
- Kazama T., Toriyama K. A pentatricopeptide repeat-containing gene that promotes the processing of aberrant *atp6* RNA of cytoplasmic male-sterile rice // FEBS Lett. 2003. V. 544. № 1-3. P. 99-102.
- Kim K., Lee Y.-P., Lim H., Han T., Sung S.-K., Kim S. Identification of *Rfd1*, a novel restorer-of-fertility locus for cytoplasmic male-sterility caused by DCGMS cytoplasm and development of simple PCR markers linked to the *Rfd1* locus in radish (*Raphanus sativus* L.) // Euphytica. 2010. V. 175. № 1. P. 79-90.
- Klein R. R., Klein P. E., Chhabra A. K., Dong J., Pammi S., Childs K. L., Mullet J. E., Rooney W. L., Schertz K. F. Molecular mapping of the *rf1* gene for pollen fertility restoration in sorghum (*Sorghum bicolor* L.) // Theor. Appl. Genet. 2001. V. 102. № 8. P. 1206-1212.
- Klein R. R., Klein P. E., Mullet J. E., Minx P., Rooney W. L., Schertz K. F. Fertility restorer locus *Rf1* of sorghum (*Sorghum bicolor* L.) encodes a pentatricopeptide repeat protein not present in the collinear region of rice chromosome 12 // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 111. № 6. P. 994-1012.
- Kohler R. H., Horn R., Lossl A., Zetche K. Cytoplasmic male sterility in sunflower is correlated with the co-transcription of a new open reading frame with the *atpA* gene // Mol. Gen. Genet. 1991. V. 227. № 3. P. 369-376.
- Komori T., Ohta S., Mura N., Takakura Y., Kuraya Y., Suzuki S., Hiei Y., Imaseki H., Nitta N. Map-based cloning of a fertility restorer gene *Rf-1* in rice (*Oryza sativa* L.) // Plant J. 2004. V. 37. № 3. P. 315-325.
- Koizuka N., Imai R., Fujimoto H., Hayakawa T., Kimura Y., Kohno-Murase J., Sakai S., Imamura J. Genetic characterization of a pentatricopeptide repeat protein gene, *orf687*, that restores fertility in the cytoplasmic male-sterile Kosen radish // Plant J. 2003. V. 34. № 4. P. 407-415.
- Leclercq P. Une sterilité cytoplasmique chez le tournesol // Ann. Amélior. Plant. 1969. V. 19. № 3. P. 99-106.
- Liu F., Cui X., Horner H. T., Weiner H., Schnable P. Mitochondrial aldehyde dehydrogenase activity is required for male fertility in maize // Plant Cell. 2001. V. 13. № 5. P. 1063-1078.
- Liu X. Q., Xu X., Tan Y. P., Li S. Q., Hu J., Huang J. Y., Yang D. C., Li Y. S., Zhu Y. G. Inheritance and molecular mapping of two fertility-restoring loci for Honglian gametophytic cytoplasmic male sterility in rice (*Oryza sativa* L.) // Mol. Genet. Genomics. 2004. V. 271. № 5. P. 586-594.
- Liu Z., Mulpuri S., Feng J., Vick B. A., Jan C. C. Molecular mapping of the *Rf₃* fertility restoration gene to facilitate its utilization in breeding confection sunflower // Mol. Breed. 2012. V. 29. № 2. P. 275-284.
- Lurin C., Andres C., Aubourg S., Bellaoui M., Bitton F., Bruyere C., Caboche M., Debast C., Gualberto J., Hoffmann B., Lecharny A., Le Ret M., Martin-Magniette M. L., Mireau H., Peeters N., Renou J. P., Szurek B., Tacconat L., Small I. Genome-wide analysis of Arabidopsis pentatricopeptide repeat proteins reveals their essential role in organelle biogenesis // Plant Cell. 2004. V. 16. № 8. P. 2089-2103.
- Mackenzie S. A., Pring D. R., Bassett M. J., Chase C. D. Mitochondrial DNA rearrangement associated with fertility restoration and cytoplasmic reversion to fertility in cytoplasmic male sterile *Phaseolus vulgaris* L. // Proc. Natl. Acad. Sci. 1988. V. 85. № 8. P. 2714-2717.
- Matsui K., Mano Y., Taketa S., Kawada N., Komatsuda T. Molecular mapping of a fertility restoration locus (*Rfm1*) for cytoplasmic male sterility in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Theor. Appl. Genet. 2001. V. 102. № 4. P. 477-482.
- Miller J. F., Fick G. N. Genetics of sunflower. In: Sunflower technology and production // Ed. A. A. Schneiter. Agronomy Monograph 35. 1997. ASA, CSSA and SSSA, Madison, WI, USA. P. 441-495.
- Michelmore R. W., Paran I., Kesseli R. V. Identification of markers linked to disease-resistance genes by bulked segregant analysis: a rapid method to detect markers in specific genomic regions by using segregating populations // Proc. Natl. Acad. Sci. 1991. V. 88. № 21. P. 9828-9832.
- Nizampatnam N. R., Doodhi H., Narasimhan Y. K., Mulpuri S., Viswanathaswamy D. K. Expression of sunflower cytoplasmic male sterility-associated open reading frame, *orfH522* induces male sterility in transgenic tobacco plants // Planta. 2009. V. 229. № 4. P. 987-1001.
- O'Toole N., Hattori M., Andres C., Iida K., Lurin C., Schmitz-Linneweber C., Sugita M., Small I. On the expansion of the pentatricopeptide repeat gene family in plants // Mol. Biol. Evol. 2008. V. 25. № 6. P. 1120-1128.

- Rhoades M. M. Cytoplasmic inheritance of male sterility in *Zea mays* // Science. 1931. V. 73. № 1891. P. 340-341.
- Rieseberg L. H., Blackman B. K. Speciation genes in plants // Annals of Botany. 2010. V. 106. № 3. P. 439-455.
- Serieys H. A. Identification, study and utilization in breeding programs of new CMS sources. FAO Progress Report (1996-1999) // Helia. 1996. № 22 (special issue). P. 71-84.
- Small I. D., Peeters N. The PPR motif-a TRP-related motif prevalent in plant organellar proteins // Trends Biochem. Sci. 2000. V. 25. № 2. P. 46-47.
- Stoeva-Popova P. K., Dimaculangan D., Radkova M., Vulkova Z. Towards cytoplasmic male sterility in cultivated tomato // Journal of Agricultural, Food and Environmental Sciences. 2007. V. 1. № 1. <http://www.scientificjournals.org/journals2007/articles/1058.htm>.
- Sun Q., Hu C., Hu J., Li S., Zhu Y. Quantitative proteomic analysis of CMS-related changes in Honglian CMS rice anther // Protein J. 2009. V. 28. № 7-8. P. 341-348.
- Tang H. V., Chang R. Y., Pring D. R. Cosegregation of single genes associated with fertility restoration and transcript processing of sorghum mitochondrial *orf107* and *urf209* // Genetics. 1998. V. 150. № 1. P. 383-391.
- Uyttewaal M., Arnal N., Quadrado M., Martin-Canadell A., Vrielynck N., Hiard S., Gherbi H., Bendahmane A., Budar F., Mireau H. Characterization of *Raphanus sativus* pentatricopeptide repeat proteins encoded by the fertility restorer locus for Ogura cytoplasmic male sterility // Plant Cell. 2008. V. 20. № 12. P. 3331-3345.
- Vranceanu A. V., Stoenescu F. M., Scarlat A. The influence of different genetic and environmental factors on pollen self-compatibility in sunflower // Proc. 8th Int. Sunflower Conf. USA, Minneapolis, 1978. P. 453-465.
- Wang Z., Zou Y., Li X., Zhang Q., Chen L., Wu H., Su D., Chen Y., Guo J., Long Y., Zhong Y., Liu Y. Cytoplasmic male sterility of rice with boro II cytoplasm is caused by cytotoxic peptide and is restored by two related PPR motif genes via distinct modes of mRNA silencing // Plant Cell. 2006. V. 18. № 3. P. 676-687.
- Wang F., Yue B., Hu J., Stewart McD., Zhang J. A target region amplified polymorphism marker for fertility restorer gene *Rf1* and chromosomal localization of *Rf1* and *Rf2* in cotton // Crop Sci. 2009. V. 49. № 5. P. 1602-1608.
- Wei L., Fei Z., Wu X., Dong H., Zhou P., Zhang J. Mitochondrial comparative proteomic analysis of sterile line and its maintain line of purple cytoplasmic rice (*Oryza sativa*) // Advances in Bioscience and Biotechnology. 2010. V. 1. № 3. P. 145-151.
- Wen L., Chase C. D. Pleiotropic effects of a nuclear restorer-of-fertility locus on mitochondrial transcripts in male-fertile and S male-sterile maize // Curr. Genet. 1999. V. 35. P. 521-526.
- Wen L., Liu G., Li S.-Q., Wan C.-X., Tao J., Xu K.-Y., Zhang Z.-J., Xu K.-Y., Zhang Z.-J., Zhu Y.-G. Proteomic analysis of anthers from Honglian cytoplasmic male sterility line rice and its corresponding maintainer and hybrid // Botanical Studies. 2007. V. 48. № 3. P. 293-309.
- Wise R., Gobelman K., Pei D., Dill C., Schnable P. Mitochondrial transcript processing and restoration of male fertility in T-cytoplasm maize // J. Hered. 1999. V. 90. № 3. P. 380-385.
- Zhang Z., Zheng Y. Identification of candidate genes associated with fertility restoration in maize S cytoplasmic male sterility // Plant Mol. Biol. Rep. 2008. V. 9. № 1. P. 60-71.
- Yao F. Y., Xu C. G., Yu S. B., Li J. X., Gac Y. J., Li X. H., Zhang Q. Mapping and genetic analysis of two fertility restorer loci in the wild-abortive cytoplasmic male sterility system of rice (*Oryza sativa* L.) // Euphytica. 1997. V. 98. № 3. P. 183-187.
- Yu J. K., Tang S., Slabaugh M. B., Heesacker A., Cole G., Herring M., Soper J., Han F., Chu W. C., Webb D. M., Thompson L., Edwards K. J., Berry S., Leon A. J., Grondona M., Olungu C., Maes N., Knapp S. J. Towards a saturated molecular genetic linkage map for cultivated sunflower // Crop. Sci. 2003. V. 43. № 1. P. 367-387.
- Yue B., Miller J. F., Hu J. Experimenting with marker assisted selection in confection sunflower germplasm enhancement / Proceeding of 29th Sunflower Research Forum, January 2007. Fargo, ND. <http://www.sunflowerusa.com/research/research-workshop/>.

ЯРОВОЙ ТИП РАЗВИТИЯ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ (*TRITICUM AESTIVUM* L.) : ФЕНОЛОГИЧЕСКИЙ И ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ

Б. В. Ригин

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail:riginbv@mail.ru

Резюме

Генетическая детерминация продолжительности вегетационного периода пшеницы *T. aestivum* полигенна: она зависит не только от экспрессии главных генов *Vrn*, *Ppd*, *Eps*, но и от других факторов, которые модифицируются условиями внешней среды. В исследованной выборке образцов *T. aestivum* с яровым типом развития (85 образцов) выявлена встречаемость (в %) следующих сочетаний доминантных и рецессивных аллелей генов *Vrn*: *Vrn1 vrn2 vrn3* – 24,6; *vrn1 Vrn2 vrn3* – 15,3; *vrn1 vrn2 Vrn3* – 12,9; *Vrn1 Vrn2 vrn3* – 37,6; *Vrn1 vrn2 Vrn3* – 7,1; *vrn1 Vrn2 Vrn3* – 1,3; *Vrn1 Vrn2 Vrn3* – 1,2. Среди ультраскороспелых образцов с яровым типом развития кроме гена *Eps* выявлены доминантные аллели *Vrn1 Vrn2 Vrn3* у образцов Рико и Фотон и гены *Vrn1 Vrn2* у сортов Луч Севера, Таежная и ЛинииСКФ. В выборке двуручек (33 образца) отмечена следующая встречаемость (в %) сочетаний доминантных и рецессивных аллелей генов, контролирующих яровой тип развития: *Vrn1 vrn2 vrn3* – 27,3; *vrn1 Vrn2 vrn3* – 51,5; *vrn1 vrn2 Vrn3* – 9,1; *Vrn1 Vrn2 vrn3* – 6,1; *Vrn1 vrn2 Vrn3* – 3,0; *vrn1 Vrn2 Vrn3* – 3,0. Присутствия в одном образце доминантных генов *Vrn1 Vrn2 Vrn3* в исследуемой выборке не обнаружено. Для двуручек характерна высокая чувствительность к длине дня и морозостойкость, которая способствует перезимовке. У двуручек наравне с доминантными аллелями *Vrn* экспрессируются гены, ответственные за устойчивость к морозу. Типичными двуручками предложено считать те, которые по морозостойкости превышают озимый сорт Sava (к-46036), и по этому признаку отделять их от типично яровых сортов.

Ключевые слова: пшеница, двуручка, наследование, ультраскороспелость *per se*, время колошения, тип развития, реакция на яровизацию, морозостойкость, гены.

SPRING TYPE OF COMMON WHEAT (*TRITICUM AESTIVUM* L.) DEVELOPMENT: PHENOLOGICAL AND GENETICAL ASPECTS

B. V. Rigin

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail:riginbv@mail.ru

Summary

Genetic determination of the vegetation period duration in *T. aestivum* is polygenic: it depends on the expression of such main genes as *Vrn*, *Ppd*, *Eps* and on other environmentally modified factors. The tested spring type wheats (85 accessions) have demonstrated the following frequency of occurrence (in %) of dominant/recessive allele combinations: *Vrn1 vrn2 vrn3* – 24.6; *vrn1 Vrn2 vrn3* – 15.3; *vrn1 vrn2 Vrn3* – 12.9; *Vrn1 Vrn2 vrn3* – 37.6; *Vrn1 vrn2 Vrn3* – 7.1; *vrn1 Vrn2 Vrn3* – 1.3; *Vrn1 Vrn2 Vrn3* – 1.2. The ultra-early wheat varieties with the *Eps* gene also have *Vrn1 Vrn2 Vrn3* genes (Riko, Photon) and *Vrn1 Vrn2* (cvs. Luch Severa, Tazhnaya, and SKF line). In the intermediate wheats (33 accessions), the frequency of occurrence (in %) of dominant/recessive allele combinations was as follows: *Vrn1 vrn2 vrn3* – 27.3; *vrn1 Vrn2 vrn3* – 51.5; *vrn1 vrn2 Vrn3* – 9.1; *Vrn1 Vrn2 vrn3* – 6.1; *Vrn1 vrn2 Vrn3* – 3.0; *vrn1 Vrn2 Vrn3* – 3.0. No accessions contained dominant both *Vrn1 Vrn2* and *Vrn3* genes. Intermediate wheat is characterized by high sensitivity to day length and frost resistance which facilitate successful wintering. Intermediate wheats have both dominant *Vrn* genes and those that control frost resistance. It is proposed to consider wheats as typically intermediate ones if they are more frost-resistant than cv. Sava (k-46036). This character differentiates the intermediate wheats from the typically spring cultivars.

Key words: wheat, intermediate type, inheritance, ultra-earliness *per se*, heading time, development type, response to vernalization, frost resistance, genes.

Введение

Пшеница возделывается в различных экологических условиях, что связано со скоростью индивидуального развития растений, с их способностью адаптироваться к различным условиям среды (Фляксбергер, 1935; Разумов, 1961).

С физиологической точки зрения в течение онтогенеза растений пшеницы выделяют четыре этапа: «эмбриональный – от зиготы до созревания семени, вегетативный – от прорастания семени до образования репродуктивных органов, генеративный – закладка и формирование репродуктивных органов, образование плодов и семян и, наконец, сенильный (от англ. senile – старческий) – от момента потери способности к цветению до отмирания» (Медведев, 2004, с. 229). Однако обычно время развития пшеницы от всходов (или посева) до созревания зерновок определяют как продолжительность вегетационного периода с выделением отдельных фенологических фаз: кущение, выход в трубку, колошение, цветение, молочная, восковая и полная спелость (Терминология роста и развития..., 1982). Время наступления фазы колошения пшеницы сильно коррелирует с продолжительностью вегетационного периода, поэтому скорость развития растений можно успешно оценить по времени наступления этой фазы. Среди представителей вида *Triticum aestivum* L. по характеру развития растений выделяют в основном три типа: яровые, озимые и двуручки, которые, по мнению некоторых исследователей, можно идентифицировать как промежуточный тип.

Реакция растений на яровизирующие температуры и фотопериод представляет собой механизмы регуляции процесса онтогенеза пшеницы (Скрипчинский, 1975). Потребность в яровизации в начальный период онтогенеза для последующего перехода к генеративному развитию – один из основных признаков, отличающий типично озимые формы пшеницы от типично яровых. Тем не менее, Б. С. Мошков (1987) видит отличие яровых растений пшеницы от озимых в том, что последние формы имеют более длинный ювенильный период. Ростовые процессы и репродуктивное формирование конуса нарастания у поздних (озимых) сортов происходят при более высокой температуре, чем у растений ранних (яровых) сортов.

Нет ясности в проблеме эволюции яровости – озимости. По мнению А. Л. Тахтаджяна (1970), покрытосеменные растения возникли в середине мелового периода в тропической зоне, поэтому они должны быть яровыми формами и вследствие этого свойство озимости, т. е. реакция на яровизацию, эволюционно моложе фотопериодизма. Эту мысль поддерживал К. А. Фляксбергер (1938). Ряд исследователей считает первичным озимый тип, так как он преобладает у диплоидных видов *Triticum* и *Aegilops* (Kihara, 1954; Halloran, 1967; Мигушова, Ремизова, 1978), яровой же тип развития мог возникнуть при вмешательстве человека. Другие авторы также согласны с тем, что в процессе окультуривания диплоидных видов пшеницы увеличивается доля яровых форм (Гончаров и др., 2009). Среди сортифта гексаплоидных видов пшеницы местные и стародавние сорта являются позднеспелыми (Goncharov, Rigin, 2000). По мнению Н. И. Вавилова и Е. С. Кузнецовой (1921), нет оснований считать какой тип развития возник раньше другого, ибо в ходе эволюции могли быть любые переходы из яровых типов пшеницы в озимые и наоборот.

К данному времени выяснены основные закономерности наследования реакции растений пшеницы *T. aestivum* на яровизирующие температуры и разный фотопериод и выявлены главные гены, контролирующие эти особенности организмов. Однако недостаточно знаний фенологии важных для растений регуляторных механизмов онтогенеза, которые могли бы способствовать более полному представлению о характере их генетической детерминации. Для пшеницы разработана новая молекулярно-генетическая система обозначения генов, детерминирующих реакцию растений пшеницы на яровизацию и фотопериод, которая, бесспорно, ценна для понимания генетики злаков. Тем не менее, в

настоящей публикации мы будем в основном придерживаться прежней символики генов для сравнительного анализа результатов опытов разных авторов, в том числе и потому, что описываемые опыты проведены без использования молекулярных маркеров.

В данной статье основное внимание уделено отдельным сюжетам сравнительного фенологического описания реакции растений на яровизацию и ее генетической детерминации у представителей *T. aestivum* с яровым типом развития. Такое направление экспериментальной работы отражено в многолетних, но малоизвестных исследованиях А. О. Лакербай, С. Н. Звейнек, Н. В. Булавки и Нгуен Динь Лам.

Материалы и методы

Исходным материалом исследований служили образцы яровой, озимой пшеницы и двуручек коллекции ВИР, относящиеся к различным эколого-географическим группам.

Климатические условия района г. Пушкин, где проводили эксперименты, благоприятны для опытов по исследованию генетики продолжительности вегетационного периода пшеницы. Относительно длинный день (17 ч 30 мин – 18 ч 52 мин), характерный для этого района, нивелирует различия растений по реакции на фотопериод. Скорость развития пшеницы оценивали по продолжительности периода посев – колошение, так как в этом случае учитываются и различия опытных растений по темпам всхожести зерновок. Посев зерновок проводили во влажную землю

Предпосевную яровизацию яровых образцов и двуручек проводили в чашках Петри в холодной камере при постоянной температуре 0–2°C, без освещения в течение 30 дней, озимых, в зависимости от эксперимента, – в течение 45–60 дней. Посев в поле проводили одновременно яровизированными и неяровизированными предварительно проросшими при комнатной температуре семенами. Реакцию растений на яровизацию оценивали по различию периода посев–колошение у яровизированных и неяровизированных растений.

Морозостойкость определяли методом прямого промораживания (Методика диагностики...1970).

При учете расщепления по реакции на яровизацию, типу и скорости развития потомства трех растений F₁ каждой комбинации высевали для получения F₂ отдельно. К яровым относили растения, которые к моменту уборки выколосились или находились в фазе начала выхода в трубку, к озимым – растения в фазе кушения. Данные расщепления F₂ внутри каждой семьи объединяли в пределах одной комбинации после проверки статистическими методами на однородность. Статистическая обработка экспериментального цифрового материала выполнена согласно рекомендациям (Урбах, 1964; Зайцев, 1984).

Результаты и обсуждение

Пшеница ярового типа развития. Сортимент яровой пшеницы разнообразнее сортимента озимой по продолжительности вегетационного периода, что связано с распространением подобной группы в разных географических зонах. Одни сорта имеют короткий период от всходов до колошения, другие более продолжительный период созревания зерна на растении. В некоторых экологических зонах ведется селекция сортов не столько на сокращение вегетационного периода в целом, сколько на сочетание продолжительности конкретных межфазных периодов онтогенеза, что способствует, с одной стороны, повышению продуктивности растений, а с другой – устойчивости к высоким и низким экстремальным температурам и избытку или недостатку влаги. Отмечено различие между сортами в момент прорастания зерна и всходов, длительности прохождения фазы кушения, хотя таких наблюдений проведено пока недостаточно.

Необходимыми оптимальными условиями для процесса яровизации являются наличие делящихся клеток в растении – в зародыше, апикальных меристемах, молодых листьях и воздействие низкими положительными температурами от 1 до 5°C (Медведев, 2004).

Экспериментально обнаружена способность зерновок хлебных злаков в состоянии до-молочной, молочной и начале восковой спелости проходить яровизацию на материнском растении (яровизация «на корню») при наличии пониженных (от 0 до +14°C) температур и достаточной влажности воздуха (Костюченко, Зарубайло, 1935, 1936; Kostjučenko, Zarubailo, 1937). Такие условия всегда имеют место на Крайнем Севере России. При этом на процесс яровизации могут оказывать влияние различные условия репродукции материнских растений (подзимний и весенний посевы в г. Пушкине и г. Дербенте). По другим сведениям (Gregory, Purvis, 1938), чем моложе зародыш, тем быстрее идет яровизация. Оптимальные температуры для процесса яровизации определяются фазой развития растений: для наклонившихся зерновок 1–2°C, но возможна и при снижении до –4°C, у вегетирующих растений яровизация активно идет при температурах до +10°C (Gott, 1957; Разумов, 1961; Levi, Peterson, 1972). При температуре ниже точки замерзания яровизация либо не происходит, либо идет очень медленно (Долгушин, 1935). Заслуживает внимания факт дояровизации, когда на первых этапах развития растений путем значительного повышения температуры можно снять влияние яровизации, но в дальнейшем, при восстановлении прежнего температурного режима, процесс яровизации может быть продолжен. После периода воздействия низкими положительными температурами озимые растения нуждаются в другом факторе, индуцирующем цветение, – в длинном дне (более 12 ч.) (Малецкий и др., 2004).

Исследование нами 384 образцов мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения позволило обнаружить большое разнообразие сортикета этого вида по способности реагировать на предпосевную яровизацию: такой прием позволил сократить время колошения растений, в зависимости от сорта, до 19 дней (Лакербай, 1979; Звейнек, 1984). Выявлена зависимость экспрессии признака от погодных условий (Булавка, 1981; Лакербай, 1981), что согласуется с наблюдениями других авторов (Долгушин, 1935; Gott, 1957; Pugsley, 1966). Определена сильная корреляция ($r = 0,79 \pm 0,04$) между реакцией на яровизацию и продолжительностью периода от посева до колошения и средняя ($r = 0,34 \pm 0,09$) – с массой 1000 зерен.

Для анализа взаимодействия генов, контролирующих реакцию пшеницы на яровизацию, в наших опытах использовали гибриды от скрещивания 140 образцов яровой мягкой пшеницы различных экологических групп с озимым сортом Мироновская 808 (потребность в яровизации 55–60 дней) и 24 образца с озимым сортом Кооператорка (40–45 дней). Растения F₁ между яровыми и озимыми сортами оказались позднеспелее исходных материнских сортов яровой пшеницы. В этом эксперименте между продолжительностью периода посев – колошение растений F₁ гибридов и их яровых родителей обнаружена высокая связь: коэффициент корреляции между изучаемыми признаками равен $0,81 \pm 0,08$, коэффициент регрессии равен $1,2 \pm 0,08$. Отмечено влияние на время колошения растений F₁ не только ярового компонента, но и озимого. Вполне возможно, это явление связано с полигенным наследованием продолжительности вегетационного периода и зависит не только от генов, контролирующих потребность в яровизации, но и от различий скрещивающихся форм по другим факторам, в том числе по генам, определяющим скороспелость в узком смысле.

Влияние цитоплазмы на реализацию ядерных генов, обуславливающих реакцию на яровизацию, в наших опытах не наблюдалось, что согласуется с мнением большинства исследователей. Однако в литературе имеется сообщение (Стельмах, Бондарь, 1974) о существенном различии по длине вегетационного периода у реципрокных гибридов яровых сортов пшеницы с озимыми. Некоторые исследователи наблюдали изменение экспрессии ядерных генов, детерминирующих скорость развития, в цитоплазме другого вида. Так, определенное влияние на развитие вегетативных органов оказывает цитоплазма *Aegilops ovata*, которая при совмещении с ядром пшеницы способствует ускоренному прохождению периода вегетации и увеличивает чувствительность растений к яровизации (Tsunewaki, Endo, 1973; Cahalan, Law, 1979; Ло и др., 1981). При совмещении цитоплазмы *Ae. ovata* с ядром Chinese Spring наблюдали переход растений от ярового развития к озимому типу (Kinoshita

et al., 1979). Отмечено изменение чувствительности к яровизации и фотопериоду у растений при совмещении ядра *T. aestivum* с цитоплазмой *T. timopheevii* (Ward et al., 1983).

Во втором поколении гибридов яровых сортов пшеницы с озимыми существует значительная изменчивость растений по времени колошения и типу развития: от яровых до типично озимых, причем количество и характер таких промежуточных форм зависят от генотипов родителей. В некоторых популяциях F₂ виден почти плавный переход от яровых растений к озимым, с наличием трансгрессий в сторону ярового компонента скрещивания. Это свидетельствует о полифакторном различии скрещиваемых форм, когда исходные родительские формы пшеницы отличаются по большому числу генов, включающих и факторы, модифицирующие их, в том числе и гены скороспелости в узком смысле. Характер распределений растений F₂ по времени колошения может, кроме того, зависеть от присутствия в яровых компонентах разных аллелей одних и тех же генов. О наличии множественного аллелизма известных генов, обуславливающих тип развития мягкой пшеницы, можно предположительно судить из опытов С. Н. Звейнек (1984). Так, этим явлением объяснен факт отзывчивости на яровизацию (слабой, но статистически достоверной) растений сорта Санзар (к-54397) с геном *Vrn1*. Напротив, растения-двуручки сорта Magali (к-45032), тип развития которых детерминирован доминантным аллелем *Vrn2*, на яровизацию не реагировали. Возможность существования различных аллелей локусов, контролирующих реакцию растений *T. aestivum* на яровизацию, рассматривалась в ряде работ (Law, 1972; Klaimi, Quaset, 1974; Law, 1981; Flood, Halloran, 1983; Roberts, MacDonald, 1984).

Расщепление по типу развития F₂ яровой × озимый соответствует моногенной, дигенной или тригенной схеме (Powers, 1934; Лепин, 1960). Описан генотип пшеницы с четырьмя доминантными генами типа развития. У мягкой пшеницы чаще встречается дигенный контроль ярового типа развития (66,5% случаев), реже – моногенный (24,2%), тригенный отмечен у сравнительно небольшого (9,3%) числа образцов (Лакербай, 1979; Ригин, Лакербай, 1982).

А. Т. Pugsley (1968, 1971, 1972) с использованием генотипа сорта TripleDirk создал почти изогенные линии по четырем доминантным аллелям генов, контролирующим тип развития. Путем моносомного анализа и изучения линий *T. aestivum* с межсортовым замещением выявлены наиболее эффективные гены, определяющие тип развития, в хромосомах 5A, 5D, 2B, а также в 5B и 7B. Помимо главных генов, в ряде опытов локализованы в разных хромосомах гены-модификаторы и гены с плейотропным действием на тип развития (Morrison, 1960; Tsunewaki, Jenkins, 1961; Tsunewaki, 1966; Driscoll, Jensen, 1963; Жарков, 1984). Наиболее полно литературные сведения по этому вопросу приведены в сводках (Дыленок, Яцевич, 1984; Гончаров, 1985, 2002; Ригин, Гончаров, 1989). Н. В. Булавка (1984) провела генетический анализ типа развития сортов пшеницы Мироновская 808 яровая и Мироновская ранняя. Были использованы тестерные линии Triple Dirk, а также моносомные серии сортов озимой пшеницы Скороспелка 35 и Мироновская 808. Обнаружен контроль ярового типа развития сортов доминантным геном *Vrn3* и подтверждена его локализация в хромосоме 5D.

По последним данным реакция мягкой пшеницы на низкую положительную температуру, или яровизацию (тип развития), определена экспрессией генов *Vrn-A1* (прежнее обозначение *Vrn1*), *Vrn-B1* (*Vrn2*), *Vrn-D1* (*Vrn3*) и *Vrn-D4* (*Vrn4*). Они локализованы соответственно в хромосомах 5A, 5B, 5D и 5D (Гончаров, 2002; Yan et al., 2006; Yoshida et al., 2010). Гены *Vrn-A1*, *Vrn-B1* и *Vrn-D1* клонированы (Yan et al., 2006). В коротком плече хромосомы 7B обнаружен пятый ген, влияющий на время колошения мягкой пшеницы (Law, 1968). Ген *Vrn-A1* является самым сильным ингибитором требовательности растений к яровизации.

Гены системы *Vrn* по силе фенотипического проявления располагаются в следующем порядке: *Vrn1* > *Vrn3* > *Vrn4* ≥ *Vrn2* > *Vrn5* (Гончаров, Гончаров, 2009).

Изучен эффект дозы каждого из известных генов. Для *Vrn1* не было зафиксировано эффекта дозы: растения с одной, двумя, тремя и четырьмя хромосомами 5A не реагировали

на воздействие яровизирующими температурами (Майстренко, 1973, 1981), в то же время достоверная реакция на этот фактор зарегистрирована у растений с доминантными генами *Vrn2*, *Vrn3* и *Vrn4* (в случае рецессивного состояния других факторов). С увеличением дозы генов растения по скорости развития приближались к тем, у которых доминировал *Vrn1*. У растений с четырьмя дозами хромосом 5D (*Vrn3*) реакция на яровизацию не наблюдалась, и в этом отношении они не отличались от растений с *Vrn1* (Halloran, 1967; Cahalan, Law, 1979). Во всех опытах длительность яровизации яровых сортов пшеницы в основном не превышала 30 дней. В экспериментах с более продолжительной яровизацией – пять недель или больше – у генотипов с *Vrn1* наблюдается четкая реакция с укорочением развития растений более чем на 10 дней (Berry et al., 1980).

Если ген *Vrn1* полностью эпистатирует другие гены, а *Vrn3* – частично ген *Vrn2*, то при наличии в генотипе доминантного *Vrn1* растения не реагируют на яровизацию независимо от присутствия доминантных или рецессивных аллелей других генов. Растения, не содержащие доминантный аллель *Vrn1*, в разной степени реагируют на яровизацию (Pugsley, 1983; Майстренко, 1973, 1981). Такое предположение послужило основой классификации сортов пшеницы по типу развития. К яровым отнесли образцы с доминантным *Vrn1* и не реагирующие на яровизацию, к полуозимым – с доминантными аллелями *Vrn2*, *Vrn3* или *Vrn4*; реакция на яровизацию таких форм в пределах 2–3 нед. Согласно использованию этой системы, озимыми являются образцы, у которых разнообразие реакции на яровизацию обуславливается множественными аллелями рецессивных генов, детерминирующих яровизационную потребность (Pugsley, 1983). Другим автором выделено два типа реакции растений пшеницы на яровизацию: кумулятивная и пороговая (Berry et al., 1980). Первый тип свойствен образцам, у которых ген *Vrn1* находится в рецессивном состоянии, а гены *Vrn2* и *Vrn3* могут быть представлены доминантными аллелями. Пороговая реакция установлена для линий с доминантным геном *Vrn1*, при котором продолжительность яровизации менее четырех недель не изменяет скорости перехода растений к генеративному развитию, в то время как более длительный период яровизации ускоряет начало колошения более чем на 10 дней. Классификации такого типа имеют скорее теоретический интерес и в практическом отношении малоинформативны.

Как показали дальнейшие исследования, в детерминации довольно значительных различий по потребности в яровизации среди яровых сортов пшеницы, помимо различных генов *Vrn*, принимают участие и другие гены (Miura et al., 1994; Lawet et al., 1998). «Если хромосома у замещенных линий влияет на выраженность признака «длина вегетационного периода», это еще не значит, что в ней расположен доминантный ген *Vrn*, контролирующий яровой тип развития» (Гончаров, 2002).

Среди сортов озимой пшеницы наблюдаются большие различия по потребности в яровизации: она составляет от 30 до 90 дней (Разумов, 1961; Gotoh, 1979). Высокая потребность в яровизации свойственна пшеницам Швеции, Голландии, Финляндии (Разумов, 1961).

Принято считать, что озимые сорта пшеницы несут рецессивные аллели генов *Vrn*. Различие между озимыми сортами по потребности в яровизации может быть обусловлено множественными аллелями. Возможно, множественные аллели озимых и яровых сортов пшеницы нетождественны (Майстренко, 1981, 1992). Обозначены первые (*vrn^w*) и вторые (*vrn^s*) типы аллелей. Возможно, озимые и яровые сорта имеют оба типа аллелей, что сказывается на различной потребности в яровизации озимых растений. У аллелей *vrn^s* отмечен эффект аддитивности, и в трех, четырех, пяти, шести дозах они способны подавлять влияние аллелей *vrn^w*. Присутствие слабых рецессивных аллелей *Vrn* может обеспечивать очень позднее колошение полуозимых сортов (Tsunewaki, Jenkins, 1961). Н. В. Булавкой (1984) в опытах с различными по яровизационной потребности озимыми сортами пшеницы Мироновского НИИССП выделено два неравнозначных по силе действия полимерных гена, которые детерминируют различную требовательность озимых сортов к яровизации. Аналогичные выводы получены с озимыми сортами Японии (Gotoh, 1980). Дальнейшие исследования подтвердили существование различных по силе рецессивных аллелей и

позволили выявить у озимых сортов Norin 66, Скороспелка 35, Альбидум 11, Украинка присутствие пары рецессивных аллелей типа *vrn^s* (Гончаров, Майстренко, 1983). Не исключена и связь экспрессии генов, детерминирующих тип развития с определенным этапом онтогенеза растений (Воронин, Стельмах, 1985). Установлены факторы, определяющие прохождение отдельных этапов развития. Так, образование пазушных почек и побегов кушения связано с генами хромосом 4A, 3B, 1D, 3D, скорость закладки цветковых бугорков – с хромосомой 2A (Scarth et al., 1985).

В наших опытах не было отмечено существенного влияния доминантных аллелей *Vrn* на изменение высоты растений пшеницы, а также признаков продуктивности – длины колоса, числа колосков и зерен, массы зерна в колосе. Возможно, это является следствием того, что основная функция генов реакции на яровизацию в онтогенезе растений – регуляторная и связана с торможением развития перед наступлением неблагоприятного сезона года.

Большинство сортов пшеницы способно выколоситься в условиях как длинного, так и короткого дня. Ряд сортов в условиях короткого дня значительно задерживает развитие (Разумов, 1961; Ford et al., 1981). Пока не совсем ясна продолжительность самого короткого светового периода, при котором растения пшеницы уже неспособны колоситься. Благоприятное влияние на процессы развития растений оказывает смена температурных режимов в ночное и дневное время (термопериодизм), что обусловлено адаптационными механизмами к определенным условиям существования (Разумов, 1961; Олейникова, 1961; Лимарь, 1975). Снижение чувствительности пшеницы к фотопериоду способствовало созданию высокопластичных и рано созревающих сортов, что особенно характерно для стран, расположенных в широтах с укороченным днем.

Генетика фотопериодизма пшеницы изучена недостаточно. Такие исследования начали развиваться приблизительно с 60-х годов прошлого века, когда к изучению генетической детерминации чувствительности к длине дня приступил А. Т. Pugsley (1965, 1966). Как оказалось, различная реакция на фотопериод у сортов мягкой пшеницы в основном зависит от главных генов и, отчасти, от генов с малым эффектом. Доминантным признаком является нечувствительность к фотопериоду. Определен моногенный, дигенный и тригенный контроль фотопериодической реакции растений мягкой пшеницы (Pugsley, 1968; Keim et al., 1973; Welsh et al., 1973; Pirasteh, Welsh, 1975; Стельмах, Кучеров, 1984; Гончаров, 1985, 2002). Наличие нескольких аллелей в одном локусе и генов с малым эффектом в какой-то мере объясняют количественный характер выражения фотопериодической реакции.

Фотопериодическую реакцию, согласно новой молекулярно-генетической системе обозначения, контролируют гены *Ppd-D1* (прежнее обозначение *Ppd1*), *Ppd-B1* (*Ppd2*) и *Ppd-A1* (*Ppd3*). Эти гены локализованы в коротких плечах хромосом 2D, 2B и 2A, соответственно (Law, 1968; Welsh et al., 1973; Snape et al., 2001; Гончаров, 2002). Нечувствительность к фотопериоду представителей мягкой пшеницы контролируют доминантные аллели *Ppd-D1a*, *Ppd-B1a* и *Ppd-A1a*. Чувствительность к фотопериоду детерминируют рецессивные гены *Ppd-D1b*, *Ppd-B1b* и *Ppd-A1b* (Dycket et al., 2004; Pugsley, 1966). Главные гены, детерминирующие реакцию растений на продолжительность фотопериода, неодинаковы по воздействию на этот признак и влияют на адаптацию растений к условиям внешней среды. Более сильным геном является *Ppd-D1*, эпистатичный по отношению к другим известным генам. Более слабый ген *Ppd-A1* (Pirasteh, Welsh, 1975). Гены системы *Ppd* по силе фенотипического проявления располагаются в следующем порядке: *Ppd-D1* > *Ppd-B1* > *Ppd-A1* (Worland et al., 1996). Созданы изогенные линии по генам, детерминирующим фотопериодическую чувствительность, и дан их анализ с использованием аллель-специфичных маркеров (Кошкин и др., 2009).

Гены, контролирующие реакцию на фотопериод, взаимодействуют с генами, определяющими длину стебля и ширину флагового листа, кустистость растений, размеры колоса, число зерен в колосе (Levy, Peterson, 1972; Лбова, 1980; Алиев, 1982), но они не взаимодействуют с генами отзывчивости на яровизацию (Flood, Halloran, 1984).

В опытах С. Н. Звейнек (1984) у яровых образцов и двуручек *T. aestivum* не удалось обнаружить четкой взаимосвязи между степенью реакции на фотопериод и реакцией на яровизацию: коэффициент корреляции этих признаков составил, соответственно, для первой группы $r = -0,25 \pm 0,18$, для второй $r = 0,14 \pm 0,21$. Однако имела место тенденция усиления реакции на яровизацию на коротком дне как яровых, так и двуручек. Так, моногенные по *Vrn1* сорта к-20415 Candeaal de Soria (Испания), к-25020 Kolben (Швеция); к-25089 Faillens Vein (Швейцария); к-24090 Huron on Fouches (Швейцария); к-41732 Fanfulla (Италия); к-45151 Целиноградка (Казахстан) не реагировали на яровизацию на длинном и коротком дне. Другие исследованные моногенные по *Vrn1* образцы: к-19014 (Эфиопия); к-46600 Sv-59433 (Швеция) и др. – реагировали на яровизацию на коротком дне, иногда даже сильнее, чем изогенная линия Triple Dirk D (*Vrn1*). Такая же неоднородность реакции на фотопериод характеризует группу с другими генами *Vrn*. Большинство исследованных сортов, реагирующих на яровизацию в условиях длинного дня, на коротком дне были гораздо реактивнее. Так, у сорта к-18580, Rieti (Италия) это увеличение составило около 4 дней, у образца к-29108 (Китай) – около 9 дней. Чувствительность мягкой пшеницы к низким положительным температурам в этих опытах зависела от погодных условий в большей степени, чем реакция на фотопериод. Перечисленные факты указывают на различие генетических систем, детерминирующих адаптационные механизмы (Звейнек и др., 1984; Ригин, 1986), и имеют методический подтекст – при изучении фотопериодической реакции исследуемые образцы пшеницы следует подвергать предварительной яровизации.

В наших опытах (Ригин и др., 1985) среди 85 образцов яровой мягкой пшеницы (исключая двуручки) выявлена встречаемость (в %) следующих сочетаний доминантных и рецессивных аллелей, детерминирующих яровой тип развития: *Vrn1 vrn2 vrn3* – 24,6; *vrn1 Vrn2 vrn3* – 15,3; *vrn1 vrn2 Vrn3* – 12,9; *Vrn1 Vrn2 vrn3* – 37,6; *Vrn1 vrn2 Vrn3* – 7,1; *vrn1 Vrn2 vrn3* – 1,3; *Vrn1 Vrn2 Vrn3* – 1,2. Сорта пшеницы, являющиеся продуктом деятельности одного селекцентра, часто связаны общим родством. Поэтому составление репрезентативных выборок сортимента мягкой пшеницы – весьма сложный процесс и практически не всегда выполним. Идентифицировать ген *Vrn4* (по молекулярно-генетической системе обозначения *Vrn-D4*) нам не удавалось и при оценке большего числа генотипов мягкой пшеницы различных экологических групп (Ригин и др., 1985). Проблема экспрессии гена *Vrn-D4* обсуждается в литературе (Goncharov, 2003; Yoshida, 2010). В настоящее время этот локус картирован близко к SSR-маркеру Xgdm3 на хромосоме 5D. Ген *Vrn-D4* обнаружен с большой частотой среди яровых сортов пшеницы Индии и других близкорасположенных стран. Сортимент пшеницы этих районов не был исследован нами.

В наших опытах, а также в экспериментах А. Ф. Стельмаха и В. И. Авсенина (1985) выявлено преимущественное распространение доминантного аллеля *Vrn1* ($70,5 \pm 4,89\%$). Широкое распространение гена *Vrn1* связано, видимо, с тем, что он обеспечивает скороспелый тип развития. Доминантный аллель *Vrn2* обнаружен в $55,2 \pm 5,38\%$ и *Vrn3* – в $22,2 \pm 4,47\%$ исследованных нами образцов яровой мягкой пшеницы. Не обнаружено случаев присутствия в каких-либо экологических группах пшеницы только определенных генотипов.

Работа селекционера прямо не направлена на создание сортов с определенной требовательностью к яровизации или длине дня. Это – результат отбора на продуктивность и устойчивость к факторам внешней среды. В связи с этим интересны выводы, сделанные Н. В. Булавкой (1984) на основе анализа сортов Мироновского НИИСС пшеницы. Как оказалось, сортимент мягкой пшеницы института имеет весьма разнообразный генофонд, определяющий продолжительность вегетационного периода и чувствительность к яровизации: выявлено присутствие доминантных аллелей известных генов типа развития (*Vrn1–Vrn3*). Генотипы сортов, созданных в одном селекционном центре, имеют разные сочетания генов, определяющих тип развития, и различаются способностью к адаптации по отношению к различным климатическим условиям. Это не позволяет однозначно связывать распространение генотипов мягкой пшеницы, детерминирующих тип развития, с конкретными

условиями произрастания. Механизмы адаптации растений к факторам среды сложны и не могут сводиться только к регулированию продолжительности вегетационного периода.

Ультраскороспелые формы с яровым типом развития. Большое разнообразие по темпу развития яровой пшеницы *T. aestivum* в период до колошения контролируется многими генами с различными эффектами их взаимодействия. Для F₁ разных по скороспелости сортов описаны случаи доминирования и сверхдоминирования большей скороспелости (Crumpacker, Allard, 1962; Tsunewaki, 1970; Постригань, 1976), промежуточного типа гибридов (Fonseca, Patterson, 1968; Tsunewaki, 1970; Bhatt, 1972; Цильке, 1977). Согласно диаллельному анализу, у пшеницы ускоренное развитие растений в период до колошения контролируется генами в основном с аддитивными и частично с доминантными и сверхдоминантными эффектами. Поэтому отбор по скороспелости рекомендуют в старших поколениях. Выявлено несколько хромосом разных геномов, гены которых в той или иной степени ответственны за проявление признака. Поэтому исследователи склоняются к мнению о полифакторном контроле скорости развития пшеницы. Различия между сортами по скороспелости (число дней до колошения) могут быть обусловлены и небольшим числом факторов: обнаружен моногенный и дигенный контроль (Ригин, 1984). В ряде опытов отмечали детерминацию раннего выколашивания растений тремя или четырьмя факторами и случаи трансгрессивного расщепления с более ранним и более поздним сроком колошения растений, чем у исходных сортов.

Скорость развития некоторых образцов яровой мягкой пшеницы в основном обусловлена, помимо *Vrn* и *Ppd*, также экспрессией генов *Eps* (*earliness per se*), которые ответственны за проявление собственно скороспелости или скороспелости *per se* (Snape et al., 2001). Эти гены контролируют наследственную изменчивость времени цветения, изменчивость реакции растений на яровизацию, фотопериод. Эффекты генов *Eps* можно наблюдать не только в вегетативную фазу, но и в ранний период репродуктивной, поэтому таких генов может быть много и не все из них зависят от внешней среды (Ригин, Пыженкова, 2011). Генетическая система *per se* может влиять на темпы прохождения отдельных периодов онтогенеза, которые могут зависеть от реакции генотипа на температуру, влажность и прочие факторы среды (Разумов, 1970; Keim et al., 1973; Halloran, 1976). В литературе отмечается существование большого числа генов *Eps* как у пшеницы, так и у других злаков (Cockram et al., 2007).

Осуществлено точное картирование локуса *Eps-A^m1*, контролирующего скороспелость *per se* *T. monosocum* L., расположенного в интервале 0,8 сМ на хромосоме 1A^mL (Scarth et al., 2008). Экспрессивность этого гена зависит от температуры и влияет на время прохождения фаз развития и число колосков в колосе, что в свою очередь связано с продуктивностью растения.

Для ультраскороспелых сортов *T. aestivum* характерны отсутствие реакции на яровизацию, слабая реакция на фотопериод и самый короткий период до колошения по сравнению с образцами мягкой пшеницы коллекции ВИР. К ультраскороспелым образцам яровой пшеницы относятся и-145274 Рико и и-145277 Фори 3 (Россия, Ленинградская обл.); к-55696 Фотон (Россия, Краснодарский край); к-38586 Камчадалка (Россия, Красноярский край); к-45970 Hybrid MG-16 (Мексика); к-40789 Луч Севера (Россия, Архангельская обл.) и к-50777 Таежная (Россия, Красноярский край); Линия СКФ селекции Р. М. Карамышева (Ригин, Пыженкова, 2011; Ригин и др., 2011; Вражнов и др., 2012). Скорость развития растений Рико сопоставима с темпами развития самых скороспелых образцов ячменя *Hordeum vulgare* L.

Реакцию на яровизацию ультраскороспелых образцов Рико (и-145274), Фори 3 (и-145277) и Фотон (к-55696) контролируют три доминантных гена *Vrn1*, *Vrn2*, *Vrn3*; сортов Луч Севера (к-40789), Таежная (к-50777) и Линии СКФ детерминирована двумя доминантными генами *Vrn1*, *Vrn2* (Карамышев, 1984; Нгуен Динь Лам, 1993; Зуев и др., 2009; Ригин, Пыженкова, 2011; Вражнов и др., 2012).

По нашему мнению, для гибридологического анализа темпов развития пшеницы ультраскороспелость *per se* Рико представляет собой хорошо идентифицируемый фен (Ригин, Пыженкова, 2011)

Возможно, ген *Eps*, контролирующий ультраскороспелость *per se* растений пшеницы, не представляет собой самостоятельную структурную единицу, а является блоком полигенов (модификаторов) с малым эффектом, определяющих непрерывную изменчивость и сцепленных с геном, который идентифицируется менделевскими методами. Вероятно, за счет рекомбинации генов, контролирующих скороспелость *per se*, были получены более скороспелые линии, чем исходные формы мягкой пшеницы, и, к тому же, такие формы выделены среди гибридов очень скороспелых родителей (Кошкин и др., 1994; Кошкин и др., 2009; Ригин и др., 2001; Ригин, Пыженкова, 2011).

Пшеницы двуручки. Двуручки представляют собой формы, способные развиваться и переходить к генеративному развитию как при весеннем, так и при осеннем посеве. Иногда их обособляют в отдельную от яровых и озимых группу (Чайлахян и др., 1982). Двуручки разнообразны по скорости развития: период всходы – колошение от 40 до 75 дней (табл.1). Это противоречит представлению о большой длительности вегетационного периода у всех двуручек и возможности отделения их по этому признаку от яровых сортов (Федоров, 1961).

Таблица 1. Реакция на фотопериод яровизированных растений двуручек и озимых сортов мягкой пшеницы

| № по каталогу ВИР | Сорт, образец | Происхождение | Доминантные аллели генов <i>Vrn</i> | Период всходы–колошение на 18- часовом дне, дни | Задержка колошения на 12- часовом дне, дни |
|-------------------|------------------------------------|---------------|-------------------------------------|---|--|
| 44671 | Elite Lepeuple | Франция | <i>Vrn2</i> | 56,6 ± 1,75 | кущение |
| 45032 | Magali | » | <i>Vrn2</i> | 57,8 ± 1,03 | » |
| 45121 | Noralter Dubus | » | <i>Vrn2</i> | 59,5 ± 1,33 | » |
| 33841 | Postoloprtska Presivka 58 | ЧССР | <i>Vrn2</i> | 57,6 ± 1,04 | » |
| 38717 | Dobrovička červená 19 | » | <i>Vrn2</i> | 64,0 ± 1,96 | » |
| 3015 | Česka presivka | » | <i>Vrn2</i> | 56,7 ± 1,00 | » |
| 45718 | Rosamova česká červená presivka | » | <i>Vrn1Vrn2</i> | 52,6 ± 0,40 | » |
| 10614 | – | Иран | <i>Vrn2</i> | 45,1 ± 0,29 | + 50,1 |
| 49077 | – | Афганистан | <i>Vrn3</i> | 57,4 ± 2,42 | кущение |
| 49089 | – | » | <i>Vrn2</i> | 60,2 ± 2,78 | » |
| 24084 | – | Индия | <i>Vrn1Vrn2</i> | 49,7 ± 0,88 | » |
| 25856 | – | Эфиопия | <i>Vrn1</i> | 49,1 ± 0,96 | + 37,1 |
| 25841 | – | США | <i>Vrn2</i> | 57,2 ± 2,14 | кущение |
| 29248 | Мильтурум 321 | Россия | <i>Vrn2</i> | 53,0 ± 0,64 | » |
| 55798 | Ульяновка 9 | » | <i>Vrn2</i> | 56,2 ± 0,68 | » |
| 55803 | РПГ-23 | » | <i>Vrn2</i> | 54,9 ± 1,16 | » |
| 49882 | Мироновская яровая | Украина | <i>Vrn1</i> | 53,8 ± 1,22 | + 35,8 |
| 51884 | (Аврора × Лютесценс 2) | Молдавия | <i>Vrn1</i> | 50,2 ± 0,79 | + 36,2 |
| 51887 | Д 999/31 × (Безостая 1 × Пионерка) | » | <i>Vrn3</i> | 62,3 ± 3,83 | + 33,9 |
| 52255 | (И-29037 × Мироновская 808) | » | <i>Vrn1</i> | 54,1 ± 1,14 | + 43,1 |
| 35803 | Галагос местный | Армения | <i>Vrn2</i> | 42,4 ± 1,00 | + 38,9 |
| 41633 | Казахстанская 126 | Казахстан | <i>Vrn2 Vrn3</i> | 47,4 ± 1,29 | + 45,8 |

| | | | | | |
|-------|-----------------|-------------|------------------|-------------|---------|
| 54397 | Санзар | Узбекистан | <i>Vrn1</i> | 46,0 ± 0,73 | кущение |
| 38352 | Ироды 1006 | Таджикистан | <i>Vrn1 Vrn3</i> | 55,0 ± 1,78 | » |
| 43920 | Мироновская 808 | Украина | – | 48,4 ± 1,16 | + 48,7 |
| 46731 | Альбидум 114 | Россия | – | 55,0 ± 0,68 | кущение |

Двуручкам свойственны яровой тип развития, высокая реакция на короткий день и морозостойкость, позволяющая им переносить неблагоприятные зимние условия (Скрипчинский, 1972). Согласно исследованиям (Звейнек, 1984; Звейнек и др., 1984; Ригин, 1986) подавляющее большинство двуручек в условиях короткого 12-часового дня оставалось в фазе кушения или существенно задерживало колошение по сравнению с условиями длинного дня (табл. 1).

Кроме того, отмечено существенное различие между образцами двуручек по реакции на 30-дневную яровизацию и усиление чувствительности к ней в условиях короткого 12-часового дня.

В наших экспериментах (Звейнек, 1984; Ригин и др., 1985; Ригин, Звейнек, 1985) при скрещивании двуручек с озимым сортом Мироновская 808 в F₁ доминировал яровой тип развития, но колошение гибридов наступало позднее, чем у яровых родителей (от 1 до 47 дней). В литературе упоминается случай, когда растения первого поколения от скрещивания двуручек с озимыми сортами при посеве весной не выколашивались (Лященко, 1956). Характеристика расщепления F₂ гибридов двуручек с озимым сортом Мироновская 808 и изогенными линиями Triple Dirk – D, B, E – дана в Каталоге (Ригин и др., 1985). В таблице 2 приведена встречаемость генотипов, детерминирующих яровой тип развития двуручек и образцов пшеницы с яровым типом развития.

Таблица 2. Распределение генотипов, обуславливающих яровой тип развития, среди 85 яровых образцов и 33 двуручек *T. aestivum*

| Тип развития | Величины | <i>Vrn1</i> | <i>vrn1</i> | <i>vrn1</i> | <i>Vrn1</i> | <i>Vrn1</i> | <i>vrn1</i> | <i>Vrn1</i> |
|--------------|------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|
| | | <i>vrn2</i> | <i>Vrn2</i> | <i>vrn2</i> | <i>Vrn2</i> | <i>vrn2</i> | <i>Vrn2</i> | <i>Vrn2</i> |
| | | <i>vrn3</i> | <i>vrn3</i> | <i>Vrn3</i> | <i>vrn3</i> | <i>Vrn3</i> | <i>Vrn3</i> | <i>Vrn3</i> |
| Яровой | Абсолютные | 21 | 13 | 11 | 32 | 6 | 1 | 1 |
| | Относительные, % | 24,6 | 15,3 | 12,9 | 37,6 | 7,1 | 1,3 | 1,2 |
| Двуручка | Абсолютные | 9 | 17 | 3 | 2 | 1 | 1 | – |
| | Относительные, % | 27,3 | 51,5 | 9,1 | 6,1 | 3,0 | 3,0 | – |

Как оказалось, фактическое распределение генотипов двуручек в исследованной нами выборке отличается от теоретического распределения, рассчитанного исходя из свободного сочетания гамет. Среди двуручек, как и среди яровых образцов, не выявлено иных доминантных генов, детерминирующих реакцию на яровизацию, кроме *Vrn1*, *Vrn2* и *Vrn3*. Распределение анализируемых генотипов яровых образцов пшеницы существенно отличается от распределения двуручек. Кстати, если сравнить распределение генотипов среди яровых образцов (табл. 2), то другие исследователи (Стельмах, Авсенин, 1985) с иным исходным материалом наблюдали сравнительно близкие значения встречаемости генотипов среди яровой пшеницы: 25,9; 7,3; 3,7; 52,1; 6,0; 4,6; 0,4, соответственно. Одной из главных причин отличий распределений может быть отсутствие случайности в подборе исходного материала.

Доминантный аллель *Vrn1* обнаружен среди 36,4% изученных нами двуручек, *Vrn2* – среди 60,6%, *Vrn3* – среди 15,1%. Это не согласуется с утверждением А. Ф. Стельмаха (1986), что в генотипах двуручек представлен только доминантный аллель гена *Vrn2* и в этом и особенность по сравнению с типичными яровыми формами пшеницы. Нам удалось выявить более разнообразный контроль типа развития двуручек мягкой пшеницы, чем об этом было известно ранее (Симинел, 1975; Стельмах, 1981, 1986). Для выяснения причин широкого распространения среди двуручек доминантного аллеля *Vrn2* (мы предполагаем наличие

множественных аллелей в данном локусе) требуются дополнительные исследования. Можно считать это следствием существования функциональной и, возможно, генетической связи между фотопериодизмом, чувствительностью к яровизации и морозостойкостью.

Степень зимостойкости и морозостойкости коллекции двуручек ВИР была оценена в полевых условиях и в фитотроне. Контролем служили сорта Мироновская 808 (высокая морозостойкость), Безостая 1 (средняя), Кооператорка (ниже средней). Свообразным стандартом «минимальной морозостойкости» использован озимый сорт Sava (к-46036), генотип которого *vrn1vrn2vrn3*. Согласно такой классификации, двуручки были определены как образцы с высокой морозостойкостью (15 форм), средней (2) и ниже средней (5). Таким образом, двуручки обладают определенным уровнем морозостойкости и способны к перезимовке.

Крайне низкая морозостойкость ряда двуручек может ставить под сомнение их принадлежность к изучаемой биологической группе (Звейнек, 1984). К таким относятся Санзар (к-54397, Узбекистан), Magali (к-45032, Франция), Галгаллос местный (к-35803, Армения), образцы к-24084 (Индия), к-25856 (Эфиопия), к-10614 (Иран), Ироды 1006 (к-38352, Таджикистан), Казахстанская 126 (к-41633, Казахстан). В то же время часть исследованных яровых образцов по наличию у них достаточного уровня морозостойкости и высокой чувствительности к фотопериоду оказались аналогичными двуручкам. К ним относятся Faillens veln (к-25089, Швейцария), образец к-19182 (Китай), Kolben (к-25020, Швеция), Бурятская 34 (к-48773, Россия) с генотипом *Vrn1 vrn2 vrn3*; Candéalde Soria (к-20415, Испания), Кзыл-быдай (к-1563, Узбекистан) с генотипом *vrn1 Vrn2 vrn3*; Hurou on Fouches (к-25090, Швейцария) с генотипом *Vrn1 Vrn2 vrn3*. В связи с этим целесообразно считать типичными двуручками те, устойчивость к морозу которых не превышает морозостойкость озимого сорта Sava (к-46036). По этому признаку можно отделять типичные двуручки от обычных яровых сортов с высокой фотопериодической реакцией.

Интересно отметить, что закаливание при непрерывном освещении и в условиях короткого светового периода обеспечивало более высокую морозостойкость двуручек с доминантным геном *Vrn2*. Наряду с ними довольно высокой морозостойкостью характеризовались двуручка к-51887 (Молдавия) с геном *Vrn3* и ряд яровых сортов с геном *Vrn1*. Таким образом, у двуручек наравне с доминантными генами *Vrn* могут успешно экспрессироваться гены, контролирующие морозостойкость (Звейнек, 1984).

Заключение

Генетическая детерминация продолжительности вегетационного периода пшеницы *T. aestivum* полигенна: она обусловлена не только экспрессией главных генов *Vrn*, *Ppd*, *Eps*, но и другими факторами, которые модифицируются условиями внешней среды. Вид *T. aestivum* разнообразен в отношении потребности в яровизации, и необходимая продолжительность этого периода связана с адаптацией растений к определенным климатическим условиям. Значительное разнообразие мягкой пшеницы ярового типа развития по реакции на яровизацию и функциональная связь этого процесса с фотопериодизмом создают сложность в решении проблемы влияния этих факторов на рост и развитие растений. Возможно, помимо генов *Vrn*, контролирующих тип развития, в контроле потребности пшеницы в яровизации участвуют и другие факторы, определяющие выраженность признака. Среди образцов *T. aestivum* с яровым типом развития (85 образцов) выявлена следующая встречаемость сочетаний доминантных и рецессивных аллелей генов *Vrn* (%): *Vrn1 vrn2 vrn3* – 24,6; *vrn1 Vrn2 vrn3* – 15,3; *vrn1 vrn2 Vrn3* – 12,9; *Vrn1 Vrn2 vrn3* – 37,6; *Vrn1 vrn2 Vrn3* – 7,1; *vrn1 Vrn2 Vrn3* – 1,3; *Vrn1 Vrn2 Vrn3* – 1,2.

Ультраскороспелые сорта *T. aestivum* не реагируют на яровизацию, обладают слабой реакцией на фотопериод и самым коротким периодом до колошения по сравнению с другими образцами мягкой пшеницы коллекции ВИР. Скороспелость *per se* таких форм обусловлена

экспрессией генов *Eps*, а также *Vrn* и *Ppd*. Выделены ультраскороспелые сорта, у которых реакция на яровизацию детерминирована сочетаниями генов *Vrn1 Vrn2 Vrn3* и *Vrn1 Vrn2*.

С генетической точки зрения двуручки не являются промежуточной разновидностью между яровым и озимым типом развития пшеницы. Для двуручек характерны сильная реакция на короткий 12-часовой день и определенный уровень морозостойкости, что позволяет им успешно перезимовывать и развиваться по «озимому» типу. Выявлена следующая встречаемость сочетаний генов, обуславливающих яровой тип развития двуручек (%): *Vrn1 vrn2 vrn3* – 27,3; *vrn1 Vrn2 vrn3* – 51,5; *vrn1 vrn2 Vrn3* – 9,1; *Vrn1 Vrn2 vrn3* – 6,1; *Vrn1 vrn2 Vrn3* – 3,0; *vrn1 Vrn2 Vrn3* – 3,0. Сочетание генов *Vrn1 Vrn2 Vrn3* в исследуемой выборке не обнаружено. У двуручек *T. aestivum*, наравне с доминантными генами *Vrn*, могут успешно экспрессироваться гены, контролирующие морозостойкость. По признаку слабой устойчивости к морозу, характерной для сорта Sava (к-46036) с генами *vrn1 vrn2 vrn3*, разумно отделять двуручки от типично яровых сортов. Крайне низкая морозостойкость ряда двуручек может ставить под сомнение их принадлежность к данной биологической группе.

Список литературы

- Алиев Э. Б. Цитогенетическое изучение фотопериодической реакции у мягкой пшеницы: Автореф. дисс. канд. биол. наук. Новосибирск, 1982. 16 с.
- Булавка Н. В. Изучение разнообразия мироновских сортов озимой пшеницы по длине стадии яровизации // Приемы и методы повышения урожайности полевых культур. 1981. С. 78-79.
- Булавка Н. В. Наследование различной потребности в яровизации при скрещивании озимых сортов мягкой пшеницы // Тр. по прикл. бот., генет. и селекции. 1984. 85. С. 37-42.
- Вавилов Н. И., Кузнецова Е. С. О генетической природе озимых и яровых растений // Изв. Агроном. Ф-та Саратовского ин-та. Саратов. 1921. Вып. 1. С. 1-25.
- Воронин А. Н., Стельмах А. Ф. Этапы органогенеза у почти изогенных по локусам *Vrn* 1-3 линий мягкой пшеницы // Науч.-техн. бюллетень Всес. селекц.-генет. ин-та. 1985, № 1/55. С. 19-23.
- Вражнов В. А., Кошкин В. А., Ригин Б. В., Потокина Е. К., Алексеева Е. А., Матвиенко И. И., Тюнин В. А., Шрейдер Е. Р., Пыженкова З. С. Экологическое испытание ультраскороспелых форм мягкой пшеницы в условиях разного фотопериода // Доклады РАСХН. 2012. № 2. С. 3-8.
- Гончаров Н. П. Наследование реакции на длину дня при скрещивании сортов мягкой пшеницы Cheyenne и Sonora 63 // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1985. Вып. 155. С. 6-8.
- Гончаров Н. П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. Новосибирск: Сибирское университетское издательство, 2002. 251 с.
- Гончаров Н. П., Головнина К. А., Коновалов Ф. А., Лебедева Т. В., Ляпунова О. А., Ригин Б. В. Мониторинг диплоидных видов пшениц и проблемы аутентичности локальных коллекций // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 166. С. 375-381.
- Гончаров Н. П., Гончаров П. А. Методические основы селекции растений. Новосибирск: Акад. изд-во «ГЕО», 2009. 427 с.
- Гончаров Н. П., Майстренко О. И. Моносомный анализ популяций растений F₂ и F₃ лишенных доминантного гена *Vrn3*, определяющего яровой тип развития растений // Проблемы селекции сельскохозяйственных растений. Новосибирск: Изд-во Сиб. отд-ния ВАСХНИЛ, 1983. С. 69-84.
- Долгушин Д. А. Мировая коллекция пшениц на фоне яровизации М.: Сельхозгиз, 1935. 112 с.
- Дыленок Л. А., Яцевич А. П. Моносомный анализ в генетических исследованиях пшеницы. Минск: Наука и техника, 1984. 111 с.
- Жарков Н. А. Генетический контроль образа жизни у сорта яровой мягкой пшеницы Мильтурум 553 // Генетика. 1984. т. 20. № 11. С. 1881-1886.
- Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М.: Наука, 1984. 424 с.
- Звейнек С. Н. Наследование типа развития и связь его с морозостойкостью и фотопериодической чувствительностью у двуручек мягкой пшеницы: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ВИР, 1984. 20 с.

- Звейнек С. Н., Ригин Б. В., Иванова О. А.* Реакция на фотопериод и яровизацию двуручек и яровых образцов мягкой пшеницы // Тр. по прикл. бот., генет. и сел. 1984. Т. 85. С. 42-50.
- Зуев Е. В., Брыкова А. Н., Никонов В. И., Захаров В. Г., Терехин М. В., Потоккина С. А.* и др. Результаты изучения коллекции яровой мягкой пшеницы на скороспелость в селекцентрах России // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 166. С. 101-106.
- Карамышев Р. М.* Наследование периода от всходов до колошения в F_1 и F_2 при скрещивании ультраскороспелых сортов яровой мягкой пшеницы разного географического происхождения (краткие сообщения) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Селекционно-генетическая характеристика сортов пшениц. 1984. Т. 85. С. 97-98.
- Костюченко И. А., Зарубайло Т. Я.* Естественная яровизация зерна на растении в период созревания // Селекция и семеноводство. 1935. № 3 (11). С. 39-42.
- Костюченко И. А., Зарубайло Т. Я.* Естественная яровизация зерна на растении в период созревания // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Сер. А. Соц. Растениеводство. 1936. № 17. С. 17-23.
- Кошкин В. А., Кошкина А. А., Матвиенко И. И., Прядыхина А. К.* Использование исходных форм яровой пшеницы со слабой фотопериодической чувствительностью для создания скороспелых продуктивных линий // Доклады РАСХН. 1994. № 2. С. 8-10.
- Кошкин В. А., Матвиенко И. И., Егорова Е. М., Потоккина Е. К., Мережко А. Ф.* Использование аллель-специфичных маркеров гена *Ppd-D1* для анализа изогенных линий яровой мягкой пшеницы // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 166. С. 151-156.
- Лакербай А. О.* Реакция представителей разных экологических групп мягкой яровой пшеницы на яровизацию // Бюл. ВНИИ растениеводства. 1979. Вып. 89. С. 34-37.
- Лакербай А. О.* Генетика типа развития мягкой пшеницы: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л.: ВИР, 1981. 23 с.
- Лбова М. И.* Моносомный анализ некоторых признаков радиационного сорта яровой пшеницы Новосибирская 67 и его исходной формы. Сообщение 3. Локализация генов чувствительности к фотопериоду // Генетика. 1980. Т. 16. № 6. С. 1068-1076.
- Летин Т. К.* К генетической природе озимости у пшеницы // Вопросы эволюции, биогеографии, генетики и селекции. М.-Л., 1960. С. 149-152.
- Лимарь Р. С.* Изменение фотопериодической чувствительности некоторых видов пшеницы под влиянием ночной температуры в условиях короткого дня // Доклады ВАСХНИЛ. 1975. Вып. 5. С. 11-14.
- Ло К., Ворланд А., Янг Л.* Изучение развития пшеницы с использованием линий с замещенной целой хромосомой // Генетика и благосостояние человечества. Тр. 14-го Междунар. генет. конгресса. 1978. М.: Наука, 1981. С. 451-460.
- Лященко И. Ф.* Гибриды между пшеницами-двуручками и озимыми пшеницами // Журн. общей биологии. 1956. 17. № 4. С. 296-301.
- Майстренко О. И.* Локализация хромосом, несущих гены *Vrn1* и *Vrn3*, подавляющие озимость у пшеницы // Цитологические исследования анеуплоидов мягкой пшеницы. Новосибирск: Сибирское отделение АН СССР, 1973. С. 169-179.
- Майстренко О. И.* Цитогенетические исследования типа развития и времени колошения пшеницы *Triticum aestivum* L. // Генетика и благосостояние человечества. Тр. 14-го междунар. генетического конгресса. Москва. 1978. М.: Наука, 1981. С. 439-451.
- Майстренко О. И.* Использование цитогенетических методов в исследовании онтогенеза мягкой пшеницы // Онтогенез высших растений: Сб. науч. тр. / Ин-т генетики АН Республики Молдова. Кишинев: Штиинца, 1992. С. 98-114.
- Малецкий С. И., Левитес Е. В., Батурин С. О., Юданова С. С.* Репродуктивная биология покрытосеменных растений. Новосибирск, 2004. 105 с.
- Медведев С. С.* Физиология растений. СПб.: Изд-во СПб. гос. ун-та, 2004. 336 с.
- Методика диагностики устойчивости растений (засухо-, жаро-, соле- и морозостойкости). Под ред. Г. В. Удовенко. Л.: ВИР, 1970. 74 с.
- Мигушова Э. Ф., Ремизова Е. П.* Озимость и яровость в роде *Aegilops* L. // Науч.-техн. бюл. ВНИИ растениеводства. 1978. Вып. 84. С. 62-64.
- Мошков Б. С.* Актиноритмизм растений. М.: Агропромиздат, 1987. 272 с.
- Нгуен Динь Лам.* Генетический контроль скороспелости растений мягкой пшеницы: Дис. на соиск. учен. степ. канд. биол. наук. СПб.: ВИР, 1993. 126 с.

- Олейникова Т. В. Влияние длины дня и температуры на формирование зачаточного колоса у хлебных злаков // Морфогенез растений. М., 1961. Т. 1. С. 166-170.
- Постригань В. Ф. Наследование продолжительности вегетационного периода у пшеницы // Создание новых гибридов и сортов кукурузы и озимой пшеницы. Днепропетровск, 1976. С. 85-87.
- Разумов В. И. Среда и развитие растений. Л.– М.: Сельхозгиз, 1961. 368 с.
- Разумов В. И. Реакция австралийских пшениц на яровизацию и длину дня // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1970. Т. 43. Вып. 1. С. 200-212.
- Ригин Б. В. Генетико-селекционные аспекты скороспелости мягкой пшеницы // Проблемы скороспелости зерновых культур. Л.: ВИР, 1984. С. 60-65.
- Ригин Б. В. Генетические основы и перспективы гибридизации *Triticum L.* × *Secale L.*: Дис. на соиск. учен. степ. д-ра биол. наук. Л.: ЛГУ, 1986. 404 с.
- Ригин Б. В., Гончаров Н. П. Генетика онтогенеза пшеницы // ВИНТИ. Сер. Генетика и селекция возделываемых растений. 1989. Т. 1. С. 1-148.
- Ригин Б. В., Звейнек С. Н., Булавка Н. В. Генотипы образцов яровой мягкой пшеницы по генам, контролирующим тип развития. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 427. Л.: ВИР, 1985. 37 с.
- Ригин Б. В., Звейнек С. Н. Генотипы, обуславливающие тип развития у двуручек мягкой пшеницы // Генофонд культурных растений для селекции в условиях орошаемого земледелия Южного Дагестана. Л.: ВИР, 1985. С. 34-39.
- Ригин Б. В., Кошкин В. А., Матвиенко И. И., Пыженкова З. С. Генетические особенности ультраскороспелости мягкой пшеницы // Генетические ресурсы культурных растений. Международная научно-практическая конф. 13 – 16 ноября 2001 г. СПб.:ВИР, 2001. С. 397.
- Ригин Б. В., Кошкин В. А., Зуев Е. В., Ковалева О. Н. Самые скороспелые образцы яровой пшеницы (*Triticum aestivum L.*) и ячменя (*Hordeum vulgare L.*) // Экология, генетика, селекция на службе человечества. Междунар. конф. Ульяновский НИИСХ, 28 – 30 июня 2011 г. п. Тимирязевский. 2011. С. 219-220.
- Ригин Б.В., Лакербай А.О. Число главных генов, контролирующих яровой тип развития сортов мягкой пшеницы различного происхождения // Бюл. ВИР. 1982. Вып. 122. С. 49-55.
- Ригин Б. В., Пыженкова З. С. Гены, контролирующие реакцию на яровизацию и скороспелость *per se* ультраскороспелых форм яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum L.*) // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 168. С. 39-49.
- Симинел В. Д. Закономерности формирования пшениц-двуручек. Кишинев: Штиница, 1975. 241 с.
- Скрипчинский В. В. Биология и хозяйственная ценность двуручек. М.: Россельхозиздат, 1972. 119 с.
- Скрипчинский В. В. Фотопериодизм его происхождение и эволюция. Л.: Наука. 1975. 299 с.
- Стельмах А. Ф. Генетика типа развития мягких пшениц // Доклады ВАСХНИЛ. 1981. № 1. С. 3-5.
- Стельмах А. Ф. О генетической природе типичных двуручек мягкой пшеницы // С.-х. биология. 1986. № 2. С. 22-30.
- Стельмах А. Ф., Авсенин В. И. Каталог сортов яровой мягкой пшеницы по генотипам системы локусов *Vrn* (чувствительность к яровизации). Одесса: ВСГИ, 1985. 72 с.
- Стельмах А. Ф., Бондарь Г. П. Генетический анализ типа развития при скрещивании яровых карликовых пшениц с озимыми сортами // Науч.-тех. бюл. ВСГИ. 1974. Вып. 23. С. 15-20.
- Стельмах А. Ф., Кучеров В. А. Различия генетической природы фотонейтральности некоторых озимых пшениц // Биол. и агротехн. основы выращивания зерн. и зернобоб. культур на юге Украины. Одесса. 1984 С. 11-14.
- Тахтаджян А. Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 146 с.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.
- Федоров А. К. О ранней реакции на световые условия как об одном из различий яровых растений, двуручек и озимых // Морфогенез растений. М.: 1961, С. 163-165.
- Фляксбергер К. А. Пшеницы – род *Triticum L.* // Культурная флора СССР. Т. 1. Хлебные злаки – пшеница /Ред. Е. В. Вульф. М. – Л.: Изд-во колх. и совх. лит-ры, 1935. С. 19-434.
- Фляксбергер К. А. Пшеницы. М. – Л.: Сельхозгиз, 1938. 296 с.
- Чайлахян М. Х., Бутенко Р. Г., Кулаева О. Н., Кефели В. И., Аксенова Н. П. //Терминология роста и развития высших растений. М.: Наука, 1982. 96 с.
- Цильке Р. А. Изучение наследования количественных признаков у мягкой яровой пшеницы в топкроссных скрещиваниях. Сообщение 2. Продолжительность периода всходы – колошение // Генетика. 1977. Т. 13. № 1. С. 5-14.

- Berry G. J., Salisbury P. A., Halloran G. M. Expression of vernalization genes in near-isogenic wheat lines: duration of vernalization period // *Ann. Bot.* 1980. V. 46. № 2. P. 235-241.
- Bhatt G. M. Inheritance of heading date, plant height and kernel weight in two spring wheat crosses // *Crop Sci.* 1972. V. 12. № 1. P. 95-98.
- Cahalan C., Law C. N. The genetic control of cold resistance and vernalization requirement in wheat // *Heredity.* 1979. V. 42, part 2. P. 3-8.
- Cockram J., Jones H., Leigh F. J., O'Sullivan D., Powell W., Laurie D. A. Greenland A. J. Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication and sustainable productivity // *J. Exp. Bot.* 2007. V. 58. № 6. P. 1231-1244.
- Crumpacker D. W., Allard R. W. A diallel cross analysis of heading date in wheat // *Hilgardia.* 1962. V. 32. № 6. P. 275-319.
- Driscoll C. J., Jensen W. F. Monosomic analysis of awned-ness and time of naturility in wheat // *Can. J. Genet. and Cytol.* 1963. V. 5. № 1. P. 98-99.
- Dyck J. A., Matus-Ca'diz M. A., Hucl P., Talbert L., Hunt T., Dubuc J. P., Nass H., Clayton G., Dobb J., Quick J. Agronomic performance of hard red spring wheat isolines sensitive and insensitive to photoperiod // *Crop Sci.* 2004. V. 44. P. 1976-1981.
- Flood R. J., Halloran G. M. The influence of certain chromosomes of the hexaploid wheat cultivar Thatcher on time to ear emergence in Chinese Spring // *Euphytica.* 1983. V. 32. № 1. P. 121-124.
- Flood R. J., Halloran G. M. The association of vernalization and photoperiod response in wheat // *Cereal Res. Commun.* 1984. V. 12. № 1-2. P. 5-11.
- Fonseca S., Patterson F. Hybrid vigor in a seven-parent diallele cross in common winter wheat (*T. aestivum* L.) // *Crop Sci.* 1968. V. 8. № 1. P. 85-88.
- Ford M. A., Austin R. B., Angus W. J., Sage G. C. M. Relationships between the responses the spring wheat genotypes to temperature and photoperiodic treatments and their performance in the field // *J. Agr. Sci.* 1981. V. 96. № 3. P. 114-120.
- Goncharov N. P. Genetics of growth habit (spring vs. winter) in common wheat: confirmation of the existence of dominant gene *Vrn4* // *Theor. Appl. Genet.* 2003. V. 107. P. 768-772.
- Goncharov N. P., Rigin B. V. Duration of the vegetation period and vernalization response in common wheat landraces // Abstracts of oral and poster presentations 6th International wheat conference (5-9 June, 2000). Martonvasar, 2000. P. 238.
- Gotoh T. Genetic studies of growth habit of some important spring wheat cultivars in Japan, with special reference to the identification of the spring genes involved // *Japan J. Breed.* 1979. № 2. P. 133-145.
- Gotoh T. Gene analysis of vernalization requirement in winter wheat // *Japan J. Breed.* 1980. V. 30. № 1. P. 1-10.
- Gott M. B. Vernalization of green plants or a winter wheat // *Nature.* 1957. V. 180. P. 714-715.
- Gregory F. G., Purvis O. N. Studies in vernalization of cereals. 11: The vernalization of excised mature embryos and of developing ears // *Ann. Bot.* 1938. V. 2. P. 237-351.
- Halloran G. M. Gene dosage and vernalization response in homologous group 5 of *Triticum aestivum* // *Genetics.* 1967. V. 57. № 2. P. 401-407.
- Halloran G. M., Gene for vernalization response in homologous group 5 of *Triticum aestivum* // *Can. J. Genet. and Cytol.* 1976. V. 18. № 2. P. 211-216.
- Keim D. L., Welsh J. R., Mc Connel R. L. Inheritance of photoperiodic heading response in winter and spring cultivars of bread wheat // *Can. J. Plant Sci.* 1973. V. 53. № 2. P. 247.
- Kihara H. Considerations on the evolution and distribution of *Aegilops* species based on the analyses method // *Cytologica.* 1954. V. 19. № 4. P. 336-357.
- Kinoshita T., Ohtsuka I., Kihara H. Alteration growth habit and variation of time induced by the alien cytoplasm in common wheats // *Wheat. Inform. Serv.* 1979. № 50. P. 65-70.
- Klaimi Y. Y., Quaset C. O. Genetics of heading time in wheat (*Triticum aestivum* L.). 2. The inheritance of vernalization response // *Genetics.* 1974. V. 76. № 1. P. 119-133.
- Keim D. L., Welsh J. R., MacConnell R. L. Inheritance of photoperiodic heading response in winter and spring cultivare of bread wheat // *Can. J. Plant Sci.* 1973. V. 53. № 2. P. 247-250.
- Kostjučenko I. A. and Zarubailo T. Ja. Vernalization of seed during ripening and its significance in practice // *Herbage Reviews.* Abler Ystwyth, Great Britian. 1937. V. 5. № 3. P. 146-157.

- Law C. N. Genetic analysis using inter-varietal chromosome substitution // Proc. 3rd Int. Wheat Genet. Symp. 1968. P. 331-342.
- Law C. N. The analysis of inter-varietal chromosome substitution in wheat and first generation hybrids // Heredity. 1972. V. 28. № 2. P. 169-179.
- Law C. N. The location of genetic factors controlling photoperiod sensitivity // Plant Breed. Inst. Annual Report. Wheat genetics 11. Cambridge. 1981. P. 117-120.
- Law C. N., Suarez E., Miller T. E., Worland A. J. The influence of the group 1 chromosomes of wheat on ear-emergence times and their involvement with vernalization and day length // Heredity. 1998. Vol. 80. № 1. P. 83-91.
- Levi J., Peterson M. L. Responses of spring wheats to vernalization and photoperiod // Crop Sci. 1972. V. 12. № 4. P. 487-490.
- Miura H., Worland A. J. Genetic control of vernalization, day length response, and earliness *per se* by homeologous group-3 chromosomes in wheat // Plant Breed. 1994. V. 113. P. 160-169.
- Morrison J. T. The monosomic analysis of growth in winter wheat // Z. Verarb.-Lehre. 1960. V. 91. № 2. P. 141-151.
- Pirasteh B., Welsh J. R. Monosomic analysis of photoperiodic response in wheat // Crop.Sci. 1975. V. 15. № 4. P. 503-505.
- Powers L. R. The nature and interaction of genes differentiating habit of growth in a cross between varieties of *Triticum vulgare* // J. Agr. Res. 1934. V. 49. № 7, P. 573-605.
- Pugsley A. T. Inheritance of correlated day-length response spring wheat // Nature. 1965. V. 207. № 4992. P. 108.
- Pugsley A. T. The photoperiodic sensitivity of some spring wheats with special reference to the variety Thatcher // Aust. J. Agric. Res. 1966. V. 17. P. 591-599.
- Pugsley A. T. Genetic studies of phasic and their application to wheat breeding // Proceed. 3rd Intern. Wheat Genet. Symp. Canberra. 1968. P. 288-293.
- Pugsley A. T. A genetic analysis of the spring-winter habit in wheat // Austr. J. Agr. Res. 1971. V. 22. P. 21-31.
- Pugsley A. T. Additional genes inhibiting winter habit in wheat // Euphytica. 1972. V. 21. P. 547-552.
- Pugsley A. T. Wheat physiologic in Australia // Euphytica. 1983. V. 32. № 3. P. 743-748.
- Roberts D. W. A., MacDonald M. D. Evidence for the multiplicity of alleles at *Vrn1*, the winter-spring habit locus in common wheat // Can. J. Genet. Cytol. 1984. V. 26. № 2. P. 191-193.
- Scarth R., Kirby E. J., Law C. N. Effects of the photoperiodic genes *Ppd1* and *Ppd2* on growth and development of the shoot apex in wheat // Ann. Bot. 1985. V. 55. № 3. P. 351-359.
- Snape J. W., Butterworth K., Whitechurch E., Worland A. J. Waiting for fine times: genetics of flowering time in wheat // Euphytica. 2001. V. 119. № 1. P. 185-190.
- Tsunewaki K. Comparative gene analysis of common wheat and its ancestral species. 2. weiness, growth habit and awnedness // Jap. J. Bot. 1966. V. 19. № 2. P. 175-229.
- Tsunewaki K. Basic studies on hybrid wheat breeding. 3. Heterosis in F₁ hybrid between Japanese and USA varieties // Japan J. Breed. 1970. V. 20. № 2. P. 69-76.
- Tsunewaki K., Endo T. Genetic relatedness among five cytoplasm in *Triticum* and *Aegilops* // Proc. 4th Intern. Wheat Genetics Symp. Missouri, 1973. P. 391-397.
- Tsunewaki K., Jenkins B. S. Monosomic and conventional gene analysis in common wheat. 2. Growth habit and awnedness // Japan J. Genet. 1961. V. 46. № 11/12. P. 428-443.
- Ward R. W., Heynne E. J., Paulsen J. M. Response of allaplasmic (cytoplasm = *Tr. timopheevii*) and euplasmic wheat (*Tr. aestivum*) to photoperiod and vernalization // Theor. Appl. Genet. 1983. V. 66. № 1. P. 59-61.
- Welsh J. R., Keim D. L., Pirasteh B., Richards R. D. Genetic control of photoperiod response in wheat // Proc. 4th Intern. Wheat Genet. Symp. Missouri, 1973. P. 879-884.
- Worland A. J., Börner A., Korsum V., Li W. M., Petrovic S., Sayers E. J. The influence of photoperiod genes on the adaptability of European winter wheats // Euphytica. 1996. V. 89. P. 385-394.
- Yan L., Fu D., Li C., Blechl A., Tranquilli G., Bonafede M., Sanchez A., Valarik M., Dubcovsky J. The wheat and barley vernalization gene *VRN3* is an orthologue of *FT* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2006. V. 103. P. 19581-19586

Yoshida T., Nishida H., Akashi Y., Kato K., Zhu J., Nitcher R., Distelfeld A., Dubcovsky J. Vrn-D4 is a vernalization gene located on the centromeric region of chromosome 5D in hexaploid wheat//Theor. Appl. Genet. 2010. V. 120. № 3. P. 543-552.

ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИЙ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР И ДИКИХ РОДИЧЕЙ ПО ПРИЗНАКАМ УСТОЙЧИВОСТИ К ТОКСИЧЕСКИМ ЭЛЕМЕНТАМ КИСЛЫХ ПОЧВ

И. А. Косарева

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: irkos2004@yandex.ru

Резюме

Изложены методологические подходы в диагностике кислотоустойчивости и представлены результаты скрининга коллекций наиболее важных сельскохозяйственных культур и диких родичей по признакам устойчивости к неблагоприятным факторам кислых почв.

Ключевые слова: повышенная почвенная кислотность, сельскохозяйственные культуры, кислотоустойчивость, алюмоустойчивость, диагностика, длина корня, источники устойчивости.

THE STUDY OF CROPS AND WILD RELATIVES COLLECTIONS FOR SIGNS OF RESISTANCE TO TOXIC ELEMENTS OF ACID SOILS

I. A. Kosareva

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: irkos2004@yandex.ru

Summary

Set out the methodological approaches in the diagnostic of high soil acidity resistance and the results of screening of the most important crops and wild relatives collections for resistance to unfavorable factors of acidic soils.

Key words: high soil acidity, high soil acidity resistance, crops, aluminium resistance, diagnostic, root length, sources of resistance.

Введение

Изучение научного наследия Н. И. Вавилова показывает, сколь важное внимание он уделял физиологическим исследованиям. В основе научной селекции, по мнению Н. И. Вавилова (1935), должны лежать точные ботанико-географические сведения и глубокое знание сортовой физиологии. Н. И. Вавилов считал, что важнейшей частью физиологической характеристики сорта является его отношение к экстремальным почвенно-климатическим условиям произрастания.

Проблема негативного влияния повышенной почвенной кислотности на продуктивность сельскохозяйственных культур – одна из актуальных для современного растениеводства. Кислые почвы лимитируют сельскохозяйственное производство на 30–40% мировых возделываемых земель (Naug, 1984). В Российской Федерации почти каждый третий гектар пахотных земель в разной степени закислен и имеет pH менее 5,0. В условиях кислых почв существенно нарушаются процессы поглощения и усвоения основных элементов питания растений, что приводит к торможению их роста и резкому снижению продуктивности (Климашевский, 1991).

Параллельно с агротехническими способами проблему кислых почв решают селекционным путем, создавая кислотоустойчивые сорта. Их культивирование в условиях повышенной почвенной кислотности обеспечивает более высокую продуктивность, способствует

снижению затрат природных ресурсов, поскольку такие сорта требуют меньших доз извести и минеральных удобрений. Так, согласно исследованиям М. Ф. Корнилова и др. (1971), для формирования удовлетворительной продуктивности большинству сортов пшеницы необходимо обеспечение рН 6,2–6,5, в то время как местным сортам из Нечерноземной зоны достаточно внесение дозы извести, доводящей рН до 5,2–5,5.

Эффективность растениеводства и селекции в регионах с кислыми почвами зависит от ряда факторов: реакции культур (сортов) на повышенную почвенную кислотность; степени изученности механизмов повреждения и защиты растений от стрессоров кислых почв (избыток в почвенном растворе водорода, алюминия, марганца, железа и др.); наличия методов массового скрининга селекционного материала и источников эффективных генов устойчивости.

Имеющиеся сведения о реакциях сельскохозяйственных культур на высокую почвенную кислотность противоречивы. Так, согласно Н. С. Авдониной (1969), к устойчивым культурам можно отнести тимофеевку, овес, кукурузу; к среднеустойчивым – люпин, горох, репу, фасоль; к чувствительным – пшеницу яровую, лен, турнепс; к очень чувствительным – клевер красный, свеклу столовую, свеклу кормовую, рожь и пшеницу озимые, люцерну, горчицу. С. Фоу (1965) распределил зерновые в следующий ряд (по убыванию уровня устойчивости): овес – пшеница – кукуруза – ячмень. Противоречивость имеющихся классификаций растений по кислотоустойчивости может быть связана с рядом причин: сильной внутривидовой вариабельностью признака, использованием различных сортов сельскохозяйственных культур, проведением испытаний на отличающихся по агрохимическим свойствам почвах, оценкой состояния растений в различные фазы роста и развития.

Как известно, избыточное содержание водородных ионов в кислых почвах приводит к увеличению растворимости и доступности для растений алюминия, марганца, железа и других металлов. Избыток доступного алюминия на фоне низкого рН наиболее негативно сказывается на жизнедеятельности растений. Повреждающее действие алюминия заключается в задержке роста и ограничении ветвления корней вследствие подавления митотической активности клеток. Алюминий мешает поглощению, транспорту и использованию ряда важнейших элементов, в том числе меди, цинка, кальция, магния, калия, фосфора и железа. В корнях снижается интенсивность дыхания в результате уменьшения растворимости углеводов, формирующих субстрат для дыхания (Sarkunanetal., 1989). В надземной части растений снижается содержание хлорофилла, нарушается процесс фотосинтеза. Быстро проникая в клетки, алюминий и водород разобщают окисление и фосфорилирование (Климашевский, Чернышева, 1980). Согласно А. R. Hede et al. (2001), наиболее важные внешние физиологические механизмы толерантности растений к избытку доступного алюминия сводятся к следующим процессам: эксудации органических кислот и фосфатов, хелатирующих алюминий; иммобилизации и закреплению алюминия в клеточных стенках; активному алюминиевому эффлаксу через мембраны плазмы; продукции клеточной слизи; эксклюзии алюминия из клеток корня в ризосферу; избирательной проницаемости мембран клеток корня. К внутренним механизмам авторы относят синтез алюмосвязывающих протеинов, хелатирование алюминия в цитозоле, компартментацию в вакуоле, присутствие алюмотолерантных ферментов и в целом повышенную ферментную активность растений в условиях стрессовой ситуации.

Методологические подходы в диагностике кислотоустойчивости растений

Имеющиеся методы оценки кислотоустойчивости растений можно разделить на полевые, вегетационные и лабораторные. При использовании полевого метода сопоставляют показатели продуктивности растений, выращенных на опытных участках с различным рН и содержанием токсичных металлов в почве. К недостаткам этого метода следует отнести сильную вариабельность рН почвенного раствора в поверхностном и подповерхностном горизонтах почвы, вероятность развития инфекций на произвесткованном контроле, а также его длительность и трудоемкость. При использовании вегетационного опыта стрессорный фон со-

здают искусственно или сопоставляют результаты выращивания растений в емкостях с кислой природной почвой и произвесткованным вариантом, являющимся контролем (Косарева и др., 1995; Кривченко и др., 1999).

В последние годы широкое распространение во многих селекционных учреждениях мира получили лабораторные скрининговые тесты на кислотоустойчивость, в основе которых лежат различные модификации метода водной культуры (культуры в питательных растворах). Такие способы диагностики позволяют избегать «шумов» и диагностировать генотипы на ранних этапах онтогенеза, что обеспечивает большую пропускную способность и невысокую стоимость исследований, позволяют проводить прижизненную диагностику и вести отборы ценных для селекции устойчивых особей.

Модификации метода водной культуры различаются технической оснащенностью и диагностическими критериями оценки. Так, например, метод рулонной оценки основан на выращивании растений в бумажных рулонах (Косарева и др., 1995), в наших исследованиях принята практика выращивания растений в специальных растильнях с ячейками для семян и сетчатым дном.

Первичной реакцией растений на низкий pH и металлотоксичность являются морфометрические изменения корневой системы, что обуславливает их применение в качестве диагностических критериев в оценке кислотоустойчивости растений. В качестве тестового признака при диагностике многих культур часто используют индекс длины корня (ИДК) (Методическое руководство, 1988), равный отношению длины или массы корней растений, подвергнутых длительному действию стрессора, к контрольным значениям.

Для исследования алюмоустойчивости зерновых культур широко применяются оригинальные способы, основанные на окрашивании зоны повреждения клеток корня алюминием специфическими красителями – гематоксилином (Polle et al., 1978) и эриохромцианином R (Aniol, 1991). Гематоксилиновый тест основан на учете интенсивности окрашивания красителем поврежденных клеток апикальной части корней проростков после кратковременного «шокового» воздействия низкого pH и алюминия. Поврежденные клетки окрашиваются в темно-синий цвет, интенсивность окрашивания зависит от концентрации алюминия в питательной среде и устойчивости генотипа. Неустойчивые образцы окрашиваются даже при небольшой концентрации алюминия, алюмоустойчивые могут не иметь окраски корней независимо от содержания алюминия в растворе. Эриохромцианиновый тест отличается от вышеописанного более низкими концентрациями солей питательных растворов. Показателем устойчивости является прирост корня после кратковременного воздействия алюминия, что указывает на восстановление митотической активности клеток корня или отсутствие восстановления. Наша модификация данного метода предусматривает, кроме того, замер величины точного прироста, характеризующего скорость репарации ростовых процессов в корне (Косарева, Семенова, 2005). Данный подход используется нами для оценки алюмоустойчивости пшеницы, эгилопса, тритикале, овса и кукурузы.

Таблица 1. Характеристики стрессорных фонов при проведении оценки зерновых культур на алюмоустойчивость эриохромцианиновым тестом

| Культура | pH | Концентрация 6-водного хлорида алюминия, мкМ |
|------------------|-----|--|
| Тритикале | 4,0 | 560 |
| Овес | 4,2 | 250; 300 |
| Пшеница, эгилопс | 4,5 | 100 |
| Кукуруза | 4,2 | 200 |

Следует отметить наиболее важные правила при проведении диагностики сельскохозяйственных культур на кислотоустойчивость. При апробации выбранного метода оценки следует уточнить рекомендуемые характеристики стрессорного фона (рН, концентрации алюминия или другого токсичного элемента). С этой целью используют сорта-классификаторы с известным уровнем устойчивости. В нашей практике при работе эриохромцианиновым методом мы используем характеристики стрессорных фонов, приведенные в таблице 1, при использовании ИДК – приведенные в таблице 2.

Таблица 2. Характеристики стрессорных фонов при проведении оценки различных культур на рН и алюмоустойчивость с использованием ИДК

| Культура | рН | Концентрация 6-водного хлорида алюминия, мкМ | Срок действия стрессора, сут |
|----------|----------|--|------------------------------|
| Рожь | 4,2 | 1000 | 7 |
| Ячмень | 4,5 | 21; 42 | 5 |
| Соя | 4,6 | 2,5; 5 | 2 |
| Донник | 4,5 | 18,5; 37 | 5 |
| Клевер | 4,5 | 18; 36 | 5 |
| Райграс | 4,2 | – | 5 |
| Лук | 3,5; 4,5 | 37 | 4 |

При проведении диагностики на кислотоустойчивость следует использовать качественный, откалиброванный по массе семенной материал одной репродукции с высокими всхожестью и энергией прорастания, поскольку эти свойства оказывают влияние на результаты оценки. Перед закладкой семена желательно стерилизовать. При проведении массовой диагностики следует соблюдать заданную стрессорную нагрузку на образец (соотношение между числом анализируемых образцов, семян и объемом раствора). Очень важно поддерживать заданные условия внешней среды, такие как температура, фотопериод и уровень освещенности, так как эти факторы влияют на степень неблагоприятного воздействия на растения. При проведении скрининга по ИДК (предусматривающем длительное действие токсических концентраций водорода и алюминия, марганца и т. д.) необходимо регулярно корректировать заданный рН, поскольку в процессе вегетации проростков наблюдается его сдвиг в сторону щелочных значений.

Результаты тестирования коллекций сельскохозяйственных культур и их диких родичей по признакам кислотоустойчивости

Рожь (*Secale L.*) относится к растениям, слабочувствительным к повышенной почвенной кислотности, за исключением периода перезимовки (Авдонин, 1969). Полученные нами результаты тестирования 40 районированных сортов озимой ржи рулонным способом указывают на узкий диапазон межсортовой изменчивости алюмоустойчивости (ИДК варьировал в пределах 0,43–0,67), хотя исследованные сорта были различного эколого-географического происхождения и из регионов, различающихся по почвенно-климатическим характеристикам. Выявлена сильная внутрисортовая изменчивость ростовых параметров корней при действии стрессора. Наиболее высокую устойчивость демонстрировали сорта Таловская 12 и Таловская 29 из Воронежской области (в родословных этих сортов присутствует сорт из Прибалтики), а также сорт Новозыбковская 150 из Московской области.

Тритикале (*Triticosecale Wittm. & A. Camus*), в целом, относительно устойчива к алюмотоксичности кислых почв, хотя, как и у других культур, у тритикале наблюдается значительное варьирование этого признака среди сортообразцов. Согласно Lopez-Benitez (1977),

устойчивость к повышенной почвенной кислотности у тритикале находится под контролем генома D, полученного от гексаплоидной пшеницы, и генома R ржи.

Эриохромцианиновым тестом нами проведена оценка около 600 гексаплоидных образцов тритикале различного эколого-географического происхождения (Европа, Северная и Южная Америка, Азия, Австралия) (Косарева и др., 2007; Каталог мировой коллекции ВИР. 2008). Яровых и озимых форм в наборе было приблизительно одинаковое количество. По алюмоустойчивости образцы озимых форм распределились следующим образом (%): 72 – неустойчивых, 6 – среднеустойчивых и 22 – высокоустойчивых; образцы яровых форм (%): 73 – неустойчивых, 10 – среднеустойчивых и 17 – высокоустойчивых.

Устойчивые озимые сортообразцы обнаружены среди растений северо-западного происхождения: Ленинградская область; центр европейской части России, Западная Европа. Яровые устойчивые образцы происходят из Аргентины, Мексики и Бразилии, а также из Испании и Португалии.

Овес (*Avena* L.) принято считать относительно устойчивой к эдафическим стрессам культурой. Согласно имеющимся классификациям, по уровню кислотоустойчивости он занимает промежуточное положение между рожью и пшеницей. Установлено, что степень негативной реакции сортов на почвенную алюмоотоксичность варьирует в зависимости от эколого-географического происхождения (Косарева и др., 1998).

Эриохромцианиновым тестом были проанализированы образцы дикорастущих видов овса (Kosareva et al., 2001). В исследования включены образцы диплоидных видов: *A. atlantica* Baum., *A. clauda*, *A. canariensis* Baum., *A. hirtula* Lag., *A. longiglumis* Dur., *A. wiestii* Steud., *A. pilosa*, *A. ventricosa*, тетраплоидных: *A. agadiriana*, *A. barbata* Pott., *A. insularis*, *A. magna*, *A. murphyi* Ladiz., *A. vaviloviana* Mordv. и гексаплоидных: *A. ludoviciana* Dur., *A. sterilis* L., *A. fatua* L., *A. occidentalis* Dur.

Результаты показали значительную межвидовую изменчивость признака алюмотолерантности среди изученных видов – усредненная величина прироста корня (ПК) после алюмостресса варьировала от 0,07 до 2,39 см. Низкую устойчивость демонстрировали образцы диплоидных и тетраплоидных видов: *A. clauda* из Азербайджана и Турции, *A. pilosa* из Азербайджана, *A. ventricosa* с Кипра, *A. magna*, *A. murphyi* и *A. agadiriana* из Марокко. Высокая устойчивость (ПК более 1 см) была характерна другим диплоидным, тетраплоидным и гексаплоидным видам: *A. longiglumis*, *A. atlantica*, *A. hirtula*, *A. wiestii*, *A. barbata*, *A. vaviloviana*, *A. ludoviciana*. Среди них вид *A. longiglumis* отличался наиболее высокой алюмоустойчивостью – прирост корня составил 2,39 см. Остальные изученные виды занимали промежуточное положение в ряду устойчивости.

Наиболее высокую алюмоустойчивость проявили следующие образцы: диплоидные – *A. longiglumis* из Марокко, к-1810 (ПК = 4,78), к-1811 (3,58), *A. wiestii* из Египта, к-94 (2,16); тетраплоидный – *A. vaviloviana* из Эфиопии, к-755 (2,22) и гексаплоидный – *A. ludoviciana* из Афганистана, к-90 (2,18).

Результаты показали, что виды (диплоидные и тетраплоидные), обладающие геномом С, имели низкий уровень устойчивости к избытку ионов алюминия и водорода в питательной среде, в то время как носители геномов А и В чаще отличались высокой алюмоустойчивостью. Анализ показал, что некоторые образцы, выделенные как устойчивые, происходят из регионов с избыточным увлажнением, а также горных областей. Произрастание в неблагоприятных почвенно-климатических условиях привело к формированию у этих генотипов эффективных механизмов защиты от неблагоприятных эдафических факторов.

Среди проанализированных 133 отечественных сортов овса посевного (*A. sativa*) наиболее высокую алюмоустойчивость демонстрировали следующие: из Московской области – Немчиновский 2 (к-13562) и Буланный (к-15277); из Кировской области – Орел × Мильфорд (к- 12466), Гигант Богемский × Орел (к-12475), Голозерный × Фаленский (к-12440), Фаленский 2 (к-13252), Буцефал (к-15274).

Пшеницу озимую (*Triticum L.*) Корнилов и др. (1971) характеризовали как довольно требовательную к условиям реакции почвенного раствора, оптимум pH водной вытяжки для нее составляет 6,3–7,6. Н. С. Авдонин (1972) отмечал, что озимая пшеница очень чувствительна к повышенному содержанию подвижных форм алюминия и марганца, особенно в период перезимовки. Яровая пшеница по отношению к избытку подвижного алюминия и марганца близка к озимой, отличаясь лишь несколько большей толерантностью к pH почвенного раствора.

По нашим данным, по уровню кислотоустойчивости пшеница занимает промежуточное положение между слабоустойчивым ячменем и более устойчивыми овсом, тритикале и рожью. Согласно результатам лабораторного скрининга, наиболее устойчивые образцы присутствуют среди гексаплоидных видов носителей геномов A⁴BD: *T. spelta*, *T. macha*, *T. compactum*, *T. aestivum* (Косарева, Семенова, 2005).

В наших исследованиях было установлено следующее распределение образцов по группам устойчивости к алюминию среди яровых форм мягкой пшеницы (%): 14 – высокоустойчивых, 18 – среднеустойчивых и 68 – неустойчивых. Среди озимых – соответственно (%): 17, 18 и 65. Таким образом, потенциал алюмотолерантности яровых и озимых форм пшеницы примерно одинаков (Косарева и др., 2001).

Анализ полученных результатов в связи с эколого-географическим происхождением образцов показал, что высокоустойчивые генотипы яровой мягкой пшеницы происходят из стран с широким распространением кислых почв: Финляндии, Швеции, Бразилии, а также США, Мексики, Чили, Аргентины. Российские источники алюмоустойчивости выявлены среди образцов из Ленинградской, Кировской, Амурской областей, Хабаровского края, Якутии. Наиболее высокий процент толерантных форм обнаружен среди скандинавских образцов (54%).

В коллекции озимой мягкой пшеницы выделены как устойчивые к алюмотоксичности кислых почв образцы из Средней полосы России: Московской, Тамбовской, Воронежской и Калужской областей (73% образцов из этого региона были высокоустойчивы к алюминию), а также образцы Северо-Запада России и Среднего Поволжья. Из зарубежных образцов высокой алюмоустойчивостью обладали генотипы из Скандинавских стран, Германии, Швейцарии, Китая.

Изучение озимой пшеницы показало, что частота встречаемости алюмоустойчивых форм значительно выше среди сортов, характеризующихся высокой зимо- и морозостойкостью (Косарева, Семенова, 2005). Можно предположить, что высокая устойчивость сортов озимой пшеницы к повышенной почвенной кислотности повышает их способность адаптироваться к неблагоприятным условиям перезимовки.

Эгилопс (*Aegilops L.*) представляет интерес для изучения алюмоустойчивости, так как является ближайшим диким родичем пшеницы, сыгравшим важнейшую роль в ее эволюции. Анализ 349 образцов различной видовой принадлежности эриохромцианиновым методом показал, что выделившиеся образцы диплоидных видов с геномом S (*Ae. bicornis*, *Ae. aucheri*), геномом D (*Ae. tauschii L.*) и тетраплоидных видов: *Ae. triuncialis L.* (геном UC), *Ae. ovate L.* (геном UM^o), *Ae. crassa (DM^{cr})* проявляют лишь средний уровень устойчивости. Высокую алюмоустойчивость демонстрировали образцы вида *Ae. ventricosa* (геном DM^v). Из 56 изученных образцов *Ae. ventricosa* только у 16 не наблюдалось отрастания корневой системы после действия алюминия, 16 были отнесены к высокоустойчивым и 26 – к среднеустойчивым. Аналогичные результаты, свидетельствующие о высокой алюмоустойчивости образцов *Ae. ventricosa*, получены W.A. Berzonsky, G. Kimber (1986).

Ячмень (*Hordeum L.*) слабоустойчив к повышенной почвенной кислотности, что связано со слаборазвитой корневой системой растения и низкой способностью к хелатообразованию. Одним из резервов роста продуктивности ячменя является повышение кислотоустойчивости вновь создаваемых сортов. В ВИР разработаны модификации способов скрининговой оценки генофонда ячменя на устойчивость к ионам H⁺, Al³⁺, Mn³⁺, позволяющие достаточно быстро и с минимальными затратами дифференцировать образцы на группы устойчи-

вости (Груздева и др., 1997). Эти модификации предполагают использование водной культуры с двумя вариантами стрессорных фонов – избыток алюминия при pH 4,5 и избыток марганца при pH 4,0. Диагностическим критерием способа служит ИДК 8-суточных проростков. Кроме того, нами определен интегрированный диагностический показатель, одновременно отражающий устойчивость генотипа к избытку подвижного алюминия и марганца, которым является коэффициент вариации индексов длины корня проростков, культивируемых в контрольных условиях и на двух стрессорных фонах (Al и Mn). Предложена следующая градация кислотоустойчивости по коэффициенту вариации ИДК (табл. 3).

Таблица 3. Градация групп устойчивости ячменя к алюмо- и марганцевой токсичности кислых почв

| Устойчивость | Высокая, I группа | Средняя, II группа | Низкая, III группа |
|---------------------|----------------------|-----------------------|-----------------------|
| к иону Al (ИДК) | > 0,65 | 0,38–0,64 | < 0,37 |
| к иону Mn (ИДК) | > 0,66 | 0,39–0,65 | < 0,38 |
| комплексная (Cv, %) | 11,3–47,4 | 47,5–83,6 | 83,7–120 |

Скрининг мировой коллекции ячменя, куда вошли образцы, различающиеся по видовой принадлежности и эколого-географическому происхождению, позволил выделить образцы как со специфической устойчивостью к отдельному стрессору, так и обладающие комплексной устойчивостью к двум наиболее токсичным подвижным металлам кислых почв (Al, Mn) (Каталог мировой коллекции ВИР. 1999). В большинстве случаев образцы, толерантные к Al, проявляли устойчивость и к Mn, что представляет большой интерес для дальнейшего изучения механизмов устойчивости растений к данным стрессорам. Как правило, высокую устойчивость демонстрировали образцы северных территорий – зон распространения кислых почв. Роль видовой принадлежности образца при этом нивелировалась. Выделены территории – источники ценной для селекции на кислотоустойчивость ячменя гермплазмы: Скандинавия (Финляндия, Швеция), Северный и Северо-Западный регионы России, Беларусь, страны Балтии. Анализ генеалогии выделенных источников показал, что в их родословные входят кислотоустойчивые сорта: Московский 121, Pirkka, Северный, Белогорский и Sv66905, что позволяет характеризовать их как доноры эдафической устойчивости.

Изучение контрастных по кислотоустойчивости сортов ячменя проводили в условиях почвенной культуры с использованием метода планированного многофакторного эксперимента (Косарева и др., 2000). Результатом явились математические модели, количественно описывающие изменения ростовых, фотосинтетических и продукционных характеристик сортов ячменя при комбинированном воздействии низкого pH, алюминия, марганца, а также влагообеспеченности и минерального питания. Анализ моделей показал неравнозначность вкладов отдельных компонентов комплексного эдафического стресса в изменчивость ростовых и продукционных признаков у контрастных по устойчивости сортов, позволил определить экстремальные и оптимальные почвенные характеристики, влияющие на продуктивность.

Кукуруза (*Zea mays* L.) относится к группе среднеустойчивых к высокой почвенной кислотности культур.

Апробация техники красителей на контрастных по алюмоустойчивости сортах кукурузы в наших экспериментах показала более высокую эффективность эриохромцианинового теста (Косарева, Олинга, 2007). В результате скрининга 285 образцов кукурузы (Косарева и др., 2007; Каталог мировой коллекции ВИР. 2010) разного эколого-географического происхождения и видовой принадлежности выделено 11% образцов, демонстрировавших восстановление митотической активности корневой системы после воздействия «шоковой» концентрации токсичного алюминия, т. е. обладающих устойчивостью. Средний прирост корней после действия алюминия варьировал у этих образцов от 0,02 до 2,05 см. Анализ внутрисор-

товой изменчивости алюмоустойчивости показал, что популяции проростков высоко- и среднеустойчивых образцов характеризовались выравненностью по величине прироста корней после алюмостресса. Наиболее устойчивые проростки обнаружены в популяциях образцов из Нидерландов и Судана (приросты корней после алюмостресса составили 3,8 см), России (1,9 см), Узбекистана и США (1,6 см), Кении (1,4 см), Германии (1,2 см).

Среди двух наиболее широко представленных в скрининге на устойчивость к Al видов большей устойчивостью к алюмотоксичности обладали образцы зубовидной кукурузы. Наиболее высокой устойчивостью к токсичному алюминию характеризовались африканские образцы, затем следовали европейские, американские и азиатские.

Высокой устойчивостью к подвижному алюминию характеризовались сорта Goldenbeauty из Судана и Местная из Узбекистана. Средний уровень устойчивости выявлен у образцов: Белая ночь (к-21446), Линия Б 157 из России; Местная из Кении (к-17210); Early King из Судана и Популяция 424 из Нидерландов. Происхождение алюмоустойчивых образцов кукурузы часто приурочено к регионам с кислыми почвами.

Соя (*Glycine max* (L.) Merr.) очень чувствительна к реакции почвенного раствора и лучше растет на нейтральных и слабокислых почвах (рН 5,5—6,5), несмотря на высокий уровень пластичности по отношению к эдафическим факторам. По данным В. Б. Енкена (1959), процессы формирования генеративных органов, оплодотворения, а также устойчивость к пониженным температурам воздуха у сои связаны с обеспеченностью растений элементами минерального питания (магнием, фосфором, железом), доступность которых зависит от рН почвенного раствора. Скрининг фрагмента коллекции сои проведен Т. В. Герасимовой (2009) с использованием модифицированного метода J. V. Sartain and E. J. Kamprath (1978), в основе которого лежит учет ростовых реакций корней при культивировании проростков в питательных растворах с различной концентрацией подвижного алюминия и расчет ИДК. К высокоустойчивым к алюмотоксичности были отнесены сорта, длина корней которых не снижалась при возрастающих концентрациях Al в питательных растворах: стандарт Brunatna SWHN (к-5774-St), Maple Ridge (к-9648), УСХИ-6 (к-9951), Соер 4 (к-9953), Соер 13-91 (к-10388), ПЭП 18 (к-10655), ПЭП 26 (к-10658), Степная 85 (к-10676), Степная 90 (к-10677), СибНИИК 15/83 (к-10678).

Донник (*Melilotus* Mill.). Бобовые травы слабоустойчивы к повышенной почвенной кислотности, что связано с рядом причин, одна из которых – низкая способность растений усваивать труднорастворимые фосфаты в условиях кислых почв (Авдонин, 1969). Низкий рН, подвижные формы алюминия и марганца в зоне корней приводят к нарушению углеводного и белкового обмена, что снижает устойчивость бобовых к неблагоприятным факторам и делает их восприимчивыми к болезням. Растения, выросшие на кислой почве, часто выпадают в период зимовки или в другие неблагоприятные периоды, в то время как выросшие на слабокислой и нейтральной почве полностью сохраняются. Другой важнейшей причиной угнетения бобовых трав на кислых почвах является неспособность клубеньковых бактерий накапливать азот.

Марганцевая токсичность у бобовых трав в условиях кислых почв проявляется реже, чем алюмотоксичность. Как правило, она наблюдается у чувствительных растений, листья которых начинают желтеть. Проявление марганцевой токсичности зависит от условий влажности (усиливается при избыточном увлажнении) и температуры.

В ВИРе проведено скрининговое изучение 147 образцов, относящихся к восьми видам рода *Melilotus* (*M. albus*, *M. altissimus*, *M. dentatus*, *M. hirsutus*, *M. indicus*, *M. officinalis*, *M. suaveolens*, *M. sulcatus*) по признаку алюмоустойчивости (Косарева и др., 2007; Каталог мировой коллекции ВИР. 2009). Результаты диагностики указали на относительно высокую межвидовую изменчивость признака внутри рода *Melilotus* Mill. Варьирование индекса длины корня у видов при средней концентрации Al в растворе составило 0,32–0,96, при высокой концентрации Al – 0,18–0,57.

По средней величине индекса корня и достоверности различий между ними изученные виды были распределены в гомогенные группы варьирования: слабоустойчивые виды – *M. sulcatus* (ИДК = 0,18), *M. hirsutus* (0,19), *M. indicus* (0,28); среднеустойчивые – *M. Dentatus*

(0,32), *M. albus* (0,34) и высокоустойчивые – *M. officinalis* (0,39), *Melilotus* sp. (0,39), *M. suaveolens* (0,57), *M. altissimus* (0,57).

Наиболее высокую алюмотолерантность проявили образцы донника желтого (к-32834, Канада; к-47451, Краснодарский край); донника душистого (к-40839, Якутия; к-42276, Читинская область), донника белого (к-47460, к-47463, Ростовская область; к-48731, Украина). Они могут представлять интерес для селекции на адаптивность в условиях кислых почв.

Райграс (*Arrhenatherum* L.). Злаковые травы проявляют более высокую устойчивость к токсикантам кислых почв, чем бобовые. Проведенная нами оценка фрагмента коллекции райграса (дикорастущие формы и сорта различного эколого-географического происхождения) на устойчивость к низкому рН питательного раствора выявила значительную долю устойчивых образцов (25%). Значения ИДК (0,71–0,83) позволяют отнести эти образцы к высокоустойчивым. Их перечень представлен ниже: к-27859 из Эстонии; к-27348 из РФ, к-25542 из Украины, к-30645 из Германии, к-44258 из Венгрии, к-30214 из Грузии, к-40391 из Югославии.

Томат (*L. esculentum* ssp. *cultum* Mill.) слабоустойчив к повышенной почвенной кислотности, оптимальный уровень рН для возделывания томата составляет 6,3–6,7 (Авдонин, 1972). Выделенные нами с использованием водной и почвенной культуры алюмоустойчивые сорта томата происходят из областей РФ с широким распространением кислых почв (Косарева и др., 2001). Опыты в почвенной культуре показали, что торможение ростовых процессов и снижение продуктивности у томата при действии повышенной почвенной кислотности сопровождалось морфоструктурными изменениями листа: снижалась поверхностная плотность, развивались признаки суккулентности. В зависимости от толерантности сорта и срока стрессорного воздействия изменялись также спектральные характеристики листа, наиболее существенно – в области поглощения хлорофилла. В качестве диагностических тестов при анализе генетического разнообразия томата на алюмоустойчивость, наряду с ИДК, выделены: индекс средней массы плода на растении и содержание хлорофилла в листе.

Лук (*Allium* L.) слабоустойчив к повышенной почвенной кислотности. Недостаток кальция в кислой среде вызывает отмирание листьев и гибель растений. Ослабленные растения сильнее повреждаются пероноспорой, особенно в северных регионах РФ. Все виды лука отзывчивы на известкование почвы, которое способствует нормализации поступления и усвоения растениями фосфора, серы, бора, меди (Трулевич, 1958; Казакова, 1970).

Нами разработан метод ранней диагностики кислотоустойчивости лука в фазе проростков (Кривченко и др., 1999). Установлено, что сорта лука-поррея (*Allium porrum*) значительно различаются по уровню устойчивости к низкому рН и избытку токсичного алюминия в питательной среде. Высокую степень устойчивости к низкому рН (3,5) демонстрировал сорт из Испании Verote Rocharea, к высокому содержанию алюминия – сорт из Греции Tres Long d’Huverde Paris.

Заключение

Разработана система ступенчатого скрининга коллекций сельскохозяйственных культур и диких родичей на кислотоустойчивость (Косарева, 2006). Первым ее этапом является массовая поточная оценка с помощью лабораторных методов, позволяющих проводить раннюю диагностику растений. К диагностическим критериям относятся характеристики корневых систем растений, подвергнутых неблагоприятному воздействию низкого рН и избытка токсичных металлов в питательной среде, в сравнении с контрольными значениями. Следующий этап скрининга – углубленное изучение выделенных генотипов в условиях вегетационного опыта в почвенной культуре. Тестовыми признаками на данном этапе являются ростовые и продукционные характеристики растений, культивируемых в оптимальных и стрессорных эдафических условиях. Наиболее информативные среди них: число выживших проростков в период всходов, общая и продуктивная кустистость, содержание пигментов и развитие некрозов листа, агрономическая и биологическая продуктивность.

Среди изученных видов зерновых, кормовых, зернобобовых, овощных культур и их диких родичей отмечена широкая изменчивость по устойчивости к низкому рН, избытку по-

движного алюминия и марганца в питательной среде. Напряженность стрессорных фонов, дифференцирующих образцы по группам устойчивости, в частности концентрации алюминия в растворах, различаются в десятки и сотни раз. Их сопоставление (с учетом срока действия стрессоров) позволяет ранжировать изученные культуры по уровню устойчивости к алюмотоксичности в следующий ряд: рожь>тритикале>овес>кукуруза>пшеница и эгилопс>ячмень>донник=томаты=лук >соя.

Проведенный широкомасштабный скрининг генетического разнообразия по признакам устойчивости к токсичным элементам кислых почв позволил выявить источники устойчивости к низкому рН, избытку подвижного алюминия и подвижного марганца.

Исследования по изучению генофонда растений на устойчивость к повышенной почвенной кислотности проводятся в русле обозначенной Н. И. Вавиловым задачи разработки физиологической классификации генетического разнообразия сельскохозяйственных культур и их диких родичей.

Список литературы

- Авдонин Н. С. Повышение плодородия кислых почв. М., 1969. 303 с.
- Авдонин Н. С. Научные основы применения удобрений. М., 1972. 318 с.
- Герасимова Т. В. Биологические особенности и селекционная ценность скороспелых образцов сои в условиях Северо-Запада РФ: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2009. 15 с.
- Груздева Е. В., Сахарова О. В., Косарева И. А. Скрининговое изучение генофонда ячменя на кислотоустойчивость. // Сборник тезисов 1-й Всероссийской конф. по ботаническому ресурсоведению. С-Пб.: БИН, 1997. С. 120-122.
- Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции // Теоретические основы селекции растений. М.–Л., 1935. Т. 1. С. 17-74.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Избранные произведения. Л., 1967. Т.1. С. 7-61.
- Енкен В. Б. Соя. М., 1959. 594 с.
- Казакова А. А. Лук. Л., 1970. 300 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Лабораторная оценка образцов ячменя на кислотоустойчивость (Al, Mn) / Под ред. Б. В. Ригина и И. А. Косаревой. СПб.: ВИР, 1999. Вып. 701. 28 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Мягкая пшеница. Лабораторная оценка образцов на устойчивость к алюмотоксичности / Под ред. И. А. Косаревой. СПб.: ВИР, 1999. Вып. 703. 31 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Редкие виды пшеницы. Лабораторная оценка образцов на устойчивость к алюмотоксичности / Сост.: И. А. Косарева и др. СПб.: ВИР, 2002. Вып. 736. 26 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Тритикале. Лабораторная оценка образцов на устойчивость к алюмотоксичности / Сост.: И. А. Косарева и др. СПб.: ВИР, 2008. Вып. 784.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Донник. Лабораторная оценка образцов на устойчивость к алюмотоксичности / Сост.: И. А. Косарева, О. В. Дук, Л. Л. Малышев, Г. В. Давыдова, М. Ю. Яковлева / Под ред. Н. И. Дзюбенко. СПб.: ВИР, 2009. Вып. 794. 45 с.
- Каталог мировой коллекции ВИР. Оценка образцов коллекции кукурузы на холодостойкость, фотопериодическую чувствительность и устойчивость к алюмотоксичности кислых почв / Сост.: И. А. Косарева, Т. Ж. Олинга, Г. В. Матвеева, В. А. Кошкин / Под ред. И. А. Косаревой. СПб.: ВИР, 2010. Вып. 803. 32 с.
- Климашевский Э. Л. Генетический аспект минерального питания растений. М., 1991. 415 с.
- Климашевский Э. Л., Чернышева Н. Ф. Генетическая вариабельность устойчивости растений к ионной токсичности (водорода и алюминия) в зоне корней: теория и практические аспекты. // Сельскохозяйственная биология. 1980. Т. 15. № 2. С. 270-277.
- Корнилов М. Ф., Небольсин А. Н., Семенов В. А., Козловский Е. В., Зяблов В. А. Известкование кислых почв Нечерноземной полосы СССР. Л., 1971. 256 с.
- Косарева И. А. Стратегия поиска эдафически ценных форм растений в генофонде культурных растений и диких родичей // Сб. тезисов конф. «Приемы повышения плодородия почв и эффективности удобрений», посв. 90-летию со дня рожд. засл. работника Высшей школы БССР А. А. Каликинского. Белорус. гос. с.-х. академия, 2006. С. 96-99.
- Косарева И. А., Груздева Е. В., Разоренов Г. И. Функциональное моделирование устойчивости ячменя к комплексному эдафическому стрессу. // Сб. тезисов конф. «Информационные технологии,

- информационно–измерительные системы и приборы в с.- х. процессах”. Новосибирск: СибФТИ, 2000. С. 278-288.
- Косарева И. А., Давыдова Г. В., Семенова Е. В.* Методические указания по определению кислотоустойчивости зерновых культур. СПб.: ВИР, 1995. 23 с.
- Косарева И. А., Давыдова Г. В., Семенова Е. В.* Диагностика устойчивости растений овса посевного к повышенному содержанию ионов алюминия в почвенном растворе. // Сельскохозяйственная биология. М., 1998. № 5. С. 73-76.
- Косарева И. А., Дзюбенко Н. И., Дук О. В., Мальшиев Л. Л., Яковлева М. Ю.* Изменчивость Al-толерантности в роде *Melilotus Mill* // Сб. тезисов межд. конф. «Генетические ресурсы растений в XXI веке» СПб., 2007.
- Косарева И. А., Мережко А. Ф., Павлов А. В., Семенова Е. В., Новикова Л. Ю.* Алюмотолерантность гексаплоидного тритикале // Сб. тезисов VI съезда ВОФР. Сыктывкар, 2007. С. 210-212.
- Косарева И. А., Олинга Т. Ж.* Алюмоустойчивость кукурузы на ранних этапах роста и развития. // Известия СПбГАУ. 2007. № 6. С. 47-49.
- Косарева И. А., Семенова Е. В.* Алюмотолерантность видов эгилопса. // Сб. тезисов межд. конф. «Проблемы физиологии растений Севера». Петрозаводск, 2004. С. 98.
- Косарева И. А., Семенова Е. В.* Лабораторный скрининг коллекции пшеницы на алюмотолерантность. // Доклады РАСХН. 2005. Т. 5. С. 5-7.
- Косарева И. А., Семенова Е. В., Анфилова Н. А., Брыкова А. Н.* Видовой потенциал алюмотолерантности рода *Triticum L.* // Сб. тезисов межд. конф. “Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших с.-х. культур для решения приоритетных задач селекции”. СПб.: ВИР, 2001. С. 315-316.
- Косарева И. А., Семенова Е. В., Дмитриева О. М.* Формирование и изучение генетической коллекции томата по признаку алюмотолерантности // В кн.: Генетические коллекции овощных культур. СПб.: ВИР, 2000. С. 131-140.
- Кривченко В. И., Буренин В. И., Барашкова Э. А., Косарева И. А., Давыдова Г. В., Семенова Е. В., Пережогина В. В., Булатова Н. А., Белова И. Г., Буренин С. В.* Диагностика абиотической и биотической устойчивости овощных культур // Методические указания. СПб.: ВИР, 1999. 31 с.
- Методическое руководство.* Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям/ Под ред. Г.В. Удовенко. Л., 1988. 227 с.
- Олинга Т. Ж., Косарева И. А., Кошкин В. А., Матвеева Г. В.* Скрининг коллекции кукурузы по селекционно ценным физиологическим признакам // Агро XXI. 2007. № 10-12. С.21-22.
- Трулевич В. К.* Лук репчатый и чеснок. М.–Л., 1958. 138 с.
- Aniol A.* Metody okreslenia tolerancji na toksyczne dzialanie ionow glinu // Bul. Inst. Hodowlii aklim. Roslin. 1991. № 143. S. 3-14.
- Berzonsky W.A., Kimber G.* Tolerance of Triticum Species to Aluminum // Plant Breeding. 1986. V. 97. P. 275-278.
- Foy C.* Plant adaptation to acid, aluminum toxic soils // Agron. J. 1965. V. 57. P. 64–67.
- Haug A.* Molecular Aspects of Aluminum Toxicity // Crit. Rev. Plant. Sci. 1984. V. 1. P. 345-373.
- Hede A. R., Skovmand B., Lopez-Cesati J.* Acid soils and aluminum toxicity // In: Application of Physiology in Wheat Breeding. CIMMYT. 2001. 240 p.
- Kosareva I. A., Loskutov I. G., Semenova E. V.* Features of aluminum resistance in oat wild species // Oat News letter. 2001. V. 47.
- Lopez-Benitez A.* Influence of aluminum toxicity in intergeneric crosses of wheat and rye // Dissertation. Oregon State Univ., Corvallis. Or. Diss. Abst. 1977. № 77. 153 p.
- Polle E. C., Konzak C. E., Kittrick J. A.* Visual detection of aluminium tolerance levels of wheat by hematoxilin staining of seedlings roots // Crop Sci. 1978. № 18. P. 823-827.
- Sarkunan V., Bidappa C. C., Nayak S. K.* Physiology of Al in rice // Cur. Sci. 1989. V. 53 (15). P. 822-824.
- Sartain J. B., Kamprath E. J.* Aluminum tolerance of soybean cultivars based on root elongation in solution culture compared with growth in Acid Soil // Agron. J. 1978. V. 70. P. 17-19

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСТОЙЧИВОСТИ К ТОКСИЧНЫМ ИОНАМ АЛЮМИНИЯ У РАЗНЫХ ВИДОВ ЗЛАКОВ

О. В. Яковлева, А. М. Капешинский

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: oly.yakovleva@mail.ru

Резюме

Представлены сведения о генетических основах устойчивости к токсичным ионам алюминия злаковых культур. Рассматривается межвидовое и внутривидовое разнообразие культивируемых видов злаков по признаку алюмоустойчивости. Приводятся сведения о характере наследования признака, локализации генов устойчивости к токсичным ионам алюминия у разных видов злаков. Обсуждаются современные направления исследований генетического контроля алюмоустойчивости.

Ключевые слова: злаковые, ячмень, пшеница, алюмоустойчивость, наследование.

GENETIC BASIS OF RESISTANCE TO TOXIC ALUMINUM IONS IN DIFFERENT SPECIES CEREALS

O. V. Yakovleva, A. M. Kapeshinskiy

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: oly.yakovleva@mail.ru

Summary

Data on genetic bases of stability to toxic ions of aluminum of cereal cultures are presented. An interspecific and intraspecific variety of cultivated types of cereals on the basis of an aluminum tolerance is considered. Data on nature of inheritance of a sign, on localization of genes of stability to toxic ions of aluminum at different types of cereals are given. The modern directions of researches of genetic control of an aluminum tolerance are discussed.

Key words: Poaceae, barley, wheat, aluminum tolerance, inheritance.

В мире почти 25% почв оказывают на растения вредное действие за счет влияния ионов металлов (Небольсин и др., 1989; Clark, 1982; Foy, 1983). Естественное развитие растительных сообществ на разных типах почв привело к образованию экотипов растений, в разной степени приспособленных к различным концентрациям токсичных ионов. Наиболее полно изучено накопление, перемещение и распределение токсичных ионов металлов у зерновых культур (Vlams, Williams, 1967; Foy, 1973; Stenstrom, Lonsjo, 1974; Mugwira et al., 1981; Duke, 1982; Chang et al., 1982; Sarić, 1983; Kuboi et al., 1986; Jackson, Alloway, 1992; Choudhary et al., 1994; Yang et al., 1995; Buckley et al., 1997; Clark et al., 1997). По степени токсичности и распространенности в кислых почвах фитотоксичные элементы образуют следующий ряд: Al>Mn>Fe>Cu>Zn, H. Токсичность ионов алюминия обычно усиливается низким рН почвы. Так как алюминий является наиболее распространенным металлом в земной коре, то его токсичность расценивается как главный вредный фактор для роста растений на почвах с рН < 5,0. Практически все дерново-подзолистые почвы содержат до 9% алюминия (Небольсин и др., 1985; 2000). В некоторых типах почв при низком значении рН марганец может быть главным токсичным элементом (Foy et al., 1988). Токсичность алюминия наиболее сказывается на развитии корневой системы, тогда как токсичность марганца больше на развитии надземной части растения. Предполагается, что устойчивость растений к токсичным ионам этих металлов обусловлена различными генетическими системами. В связи с этим, особое значение приобре-

тает изучение генетики устойчивости к ионной токсичности и, в частности, устойчивости растений к токсическому действию ионов алюминия в почве.

Терминология. В литературе существует много определений понятия «устойчивость». Под устойчивостью растений к стрессовым факторам внешней среды понимают способность организма осуществлять свои жизненные функции в неблагоприятных условиях среды. Различают устойчивость биологическую и агрономическую. Г. В. Удовенко (1995) считает, что «биологическая устойчивость характеризует тот предел стрессовой нагрузки, при которой растения еще могут образовывать жизнеспособные семена (функция сохранения вида как биологической единицы)... Агрономическая устойчивость отражает степень снижения урожая растений под влиянием стрессового воздействия среды; она выражается в долях изменения продуктивности растений под влиянием действующего стресса (проценты или иные единицы, характеризующие отношение продуктивности растений при стрессе к продуктивности их же в отсутствие стрессового давления)». Также устойчивость растений определяют как способность растений противостоять воздействию экстремальных факторов среды (почвенная или воздушная засуха, засоление почв, низкие температуры и т. д.) (Гиляров, 1986).

Термины «устойчивость» и «толерантность» в литературе используются неоднозначно, в данном случае они являются синонимами. Так, «толерантность – устойчивость живых организмов к действию факторов внешней среды: высокой температуре (термотолерантность), повышенной концентрации солей (галотолерантность), углеводов (осмотолерантность) и т. д.» (Дудка, 1984), или «толерантность – способность организмов выносить отклонения факторов среды от оптимальных для них» (Реймерс и др., 1982).

Генотипическая изменчивость по устойчивости к токсичным ионам алюминия

Различия по уровню устойчивости к подвижным ионам алюминия отмечаются между разными сельскохозяйственными культурами, отдельными их видами и даже сортами. Исследователи классифицируют основные сельскохозяйственные культуры по степени кислотоустойчивости. По одной из первых классификаций полевые культурные растения располагаются в следующем порядке в зависимости от степени чувствительности к алюминию: сахарная свекла > белая горчица > лен-догонец > конопля > яровая пшеница > яровой ячмень > морковь > картофель > кенаф > подсолнечник > овес > горох > гречиха > люпин > яровая рожь (Мещеряков, 1937). Растения разделяются на следующие группы по отношению к высокому содержанию алюминия в почве: устойчивые (тимopheевка, овес, кукуруза); среднеустойчивые (люпин, горох, репа, фасоль); чувствительные (ячмень, пшеница яровая, лен, турнепс); очень чувствительные (клевер красный, свекла, пшеница озимая, рожь, люцерна) (Авдонин, 1965). По чувствительности к избытку алюминия в почве Палавеев (1983) располагает некоторые культуры в следующем порядке: рис > табак > кукуруза > мята > сорго. По снижению урожайности в условиях повышенной концентрации подвижного алюминия некоторые культуры можно расположить в следующий нисходящий ряд: пшеница озимая > ячмень > клевер луговой > свекла > капуста белокочанная (Небольсин и др., 2000). Ряд растений зерновых культур, устойчивых к кислотному стрессу, представлен так: овес > пшеница > кукуруза > ячмень; устойчивость снижается от овса к ячменю (Foy et al., 1965). Ячмень (*Hordeum vulgare* L.) и пшеница (*Triticum aestivum* L.) выделяются как наиболее чувствительные к высокой концентрации алюминия, а овёс (*Avena sativa* L.) и рожь (*Secale cereale* L.) – как наиболее устойчивые (Kerridge et al., 1971). Большинство исследователей относят ячмень к культурам наиболее чувствительным к избыточной почвенной кислотности (Мещеряков, 1937; Богданов и др., 1989; Foy et al., 1965; Clarkson, 1966; Foy et al., 1967; Minella, 1989; Wang et al., 2006; Han et al., 2009).

Культивируемые злаки характеризуются межвидовым и внутривидовым разнообразием по признаку алюмоустойчивости. Так, изучалась изменчивость степени развития и глубине проникновения корневой системы на кислых почвах у различных видов зерновых:

T. aestivum L., *H. vulgare* L., *A. Strigosa* Schreb., *S. cereale* L. (Peruzzo, Arias, 1996). В полевых условиях в течение нескольких лет оценивали развитие корневой системы в почвенном горизонте до 60 см. Отмечено, что в кислых почвах у зерновых с низкой алюмоустойчивостью корни располагаются в верхнем слое почвы. Корни ячменя проникали на глубину всего лишь 25 см, тогда как отдельные корни других изучаемых видов зерновых проникали на глубину до 60 см. У пшеницы 2% всех корней достигали наибольшей глубины, у ржи и овса – 2,4 и 3,3% соответственно, что можно связать с их устойчивостью.

По отношению к почвенной кислотности изучено межвидовое разнообразие ячменя (*H. vulgare* L.), мягкой пшеницы (*T. aestivum* L.) и твердой пшеницы (*T. durum* Desf.) (Ben, Arias, 1996). Показателями устойчивости служили: высота растения, масса сухого вещества ростка и масса сухого вещества корня. Устойчивый сорт мягкой пшеницы BR 35 отличался наиболее высокими значениями исследуемых признаков. Твердая пшеница в этих опытах имела низкий уровень устойчивости. Среди изученных сортов бразильских ячменей выделены генотипы, превосходящие по устойчивости чувствительные сорта мягкой и твердой пшеницы. Таким образом, в пределах неустойчивого вида возможно выделение устойчивых генотипов.

Отмечено внутривидовое разнообразие по устойчивости к токсичным ионам алюминия у пшеницы и тритикале (Mugwira et al., 1976).

Изучена генетическая изменчивость толерантности к алюминию в трибе Triticeae (Sapra et al., 1979). Из диплоидных видов наиболее чувствительными к алюминию оказались *T. monococcum* L. (геном А) и *Agropirum elongatum* (Host.) Nevski (геном Е). Для *T. boeoticum* Boiss. характерна промежуточная устойчивость. Среди тетраплоидных видов повышенной чувствительностью к ионам алюминия отличается *T. turanicum* Jakubz. Сорта твердой пшеницы значительно варьировали по толерантности к алюминию. Присутствие генома Е обуславливает высокую чувствительность *Ag. elongatum* на гексаплоидном (ААВВЕЕ) и октоплоидном (ААВВДДЕЕ) уровнях. Гексаплоидные тритикале оказались более выносливыми, чем октоплоидные. Виды ржи по-разному реагировали на присутствие ионов алюминия в среде, но в целом были высокоустойчивы.

В других экспериментах (Гриценко, 1998) из 14 оцененных видов пшеницы наибольшую алюмоустойчивость проявили *T. spelta* L. и *T. macha* Desarg. et Men., наименее устойчивыми к токсическому действию ионов алюминия были тетраплоидные виды *T. dicoccoides* Schweinf. и *T. polonicum* L. У *T. spelta* отмечен широкий уровень варьирования образцов по устойчивости.

Толерантные формы обнаружены среди видов гексаплоидной пшеницы. Диплоидные и тетраплоидные пшеницы более чувствительны к токсичным ионам алюминия, тогда как среди гексаплоидных пшениц было найдено большое количество устойчивых генотипов (Lopez, 1976; Cosic et al., 1994).

Изучение алюмотолерантности пшениц (Косарева и др., 2001; Семенова и др., 2004) показало, что выносливыми к избытку подвижных ионов алюминия были виды с геномом D – *T. aestivum*, *T. spelta*, *T. macha* и *T. compactum* Host. Наибольшее число толерантных форм обнаружено среди видов гексаплоидной группы. Геном D участвует в формировании и экспрессии признака алюмотолерантности пшеницы.

Два вида овса *A. sativa* L. и *A. strigosa* Schreb. изучали по устойчивости к действию токсичных ионов алюминия (Floss et al., 1996). Наиболее чувствительные генотипы обоих видов при концентрации 7,5 мг/л алюминия в растворе снижали рост корня в два раза. У вида *A. sativa* отмечена широкая амплитуда изменчивости по изучаемому признаку, но в целом вид был менее устойчив к действию алюминия, чем *A. strigosa*. Среди генотипов овса посевного выделены формы, устойчивые ко всем исследуемым концентрациям токсиканта – UPF82079 и UFRGS6.

Подвиды кукурузы *Zea mays* L. также весьма специфично реагируют на ионную токсичность в зоне корней. По степени устойчивости к повышенным концентрациям ионов алюминия они располагаются в следующем порядке: кремнистая > зубовидная > крахмали-

стая > лопающаяся > сахарная (Климашевский, 1966; 1995). Для большинства сортов кремнистой кукурузы предельная концентрация ионов алюминия, при которой незначительно нарушаются ростовые процессы, составляет 6 – 8 мг/л. Подавление ростовых функций у сахарной кукурузы начинается при 1,8 – 2,4 мг/л алюминия, а при концентрациях 6 – 7 мг/л растения этого подвида почти полностью погибают. Гибридные растения от скрещивания кремнистых и сахарных форм кукурузы проявляют большую устойчивость к подвижным ионам алюминия и низким значениям pH почвенного раствора.

У зерновых культур отмечена большая амплитуда изменчивости по толерантности к подвижным ионам алюминия в пределах отдельных видов.

Разнообразие видов ячменя по признаку алюмоустойчивости недостаточно изучено, в последнее время для расширения генетического разнообразия используются дикие виды, в частности *H. spontaneum* С. Koch. (Яковлева, 1999; Яковлева и др., 2009; Minella, Silva, 1996). Много работ посвящено оценке толерантности различных сортов ячменя к токсичным ионам алюминия (Трофимовская, 1972; Родина, 1986; Климашевский, 1991; Косарева и др., 1995; Груздева и др., 1998; Родина, Щенникова, 1998; Яковлева, 1998; Яковлева, Капешинский, 2007; Яковлева и др., 2009). Отмечена различная реакция сортов ячменя на повышенную почвенную кислотность; выделены сорта с высокой устойчивостью: Московский 121, Полярный 14, Винер, Джин, Джюгяй, Абава, Pirkka, Jo 1389, Jo 1209, FaustI, Potra, Скиф, Беркут, Сибиряк, Вакула, Prestige и другие. Часто различия между сортами превосходят межвидовые. Отмечено, что устойчивые сорта происходят из регионов с кислыми почвами.

Естественный ареал обитания культуры считается первым источником алюмотолерантности. Так, бразильские сорта пшеницы, произрастающие на кислых почвах, имеют большую устойчивость к алюминию по сравнению с этими же сортами из других частей мира (Foy et al., 1965).

Изучение устойчивости 156 образцов мягкой пшеницы показало, что 54% образцов оказались восприимчивыми к повышенной концентрации токсичных ионов алюминия, 15% – средневосприимчивыми, 14% – с промежуточной реакцией и 17% отнесены к группе устойчивых образцов. Высокую устойчивость некоторых сортов можно объяснить общностью происхождения и сходными источниками устойчивости (Sonora 64, Trapper). У ряда сортов такую связь выявить не удалось, поэтому сделан вывод о перспективности поиска новых генов, контролирующих высокую устойчивость к повышенному содержанию алюминия в почве (Carver et al., 1988).

Несмотря на обширную информацию о генетической изменчивости реакции растений дикорастущих и культивируемых видов зерновых на высокую кислотность и алюминиевую токсичность, информация о генетических системах, контролирующих эти отклики, несколько ограничена и фрагментарна.

Генетический контроль устойчивости к токсичным ионам алюминия

Наиболее полные данные опубликованы по генетике толерантности к ионам алюминия и марганца у пшеницы (Blum, 1988; Foy et al., 1988; Aniol, Gustafson, 1989; Aniol, 1991; McKendry et al., 1996; Johnson et al., 1997; Sasaki et al., 2004). Подтверждается, что источниками алюмоустойчивости являются высокоустойчивые бразильские сорта пшеницы и сорта из США, имеющие в родословной бразильские пшеницы. Для риса и пшеницы установлена высокая положительная корреляция между устойчивостью к ионам алюминия в водной культуре и к кислым почвам.

Многочисленные исследования по устойчивости пшеницы к токсичному действию ионов алюминия выделяют сорта Atlas 66 и Seneca как наиболее устойчивые (Kerridge et al., 1971; Campbell, Lafever, 1981; Berzonsky, 1992; Rengel, Jurkic, 1992; Ruiz-Torres, Carver, 1992; Shuman et al., 1993), поэтому их часто используют в генетических экспериментах в качестве родительских форм.

Устойчивость к токсичному алюминию большинства злаков связана с экспрессией генов с сильным эффектом. Помимо главных генов, в ряде экспериментов отмечено влияние нескольких генов, однако с преобладанием главного гена (Mesdag et al., 1970; Grafton, 1977). Генотип мягкой пшеницы состоит из трех геномов А, В, D, поэтому наследование устойчивости у пшеницы более сложно, чем у ячменя. У некоторых сортов пшеницы оно находится под контролем двух или трех доминантных генов (Kerridge, Kronstad, 1968; Lafever, Campbell, 1978; Campbell, Lafever, 1981).

Изучение гибридов, контрастных по реакции на стресс, свидетельствует о доминировании высокой устойчивости к алюминию над слабой устойчивостью у пшеницы (Briggs, Nyachiro, 1988; Lagos et al., 1991; Peterson et al., 1997; Bona, Carver, 2000), риса (Wu et al., 1997), сорго (Gourley et al., 1990). Соотношение устойчивых и неустойчивых к алюминию растений во втором поколении гибридов (3:1, 15:1, 13:3) у мягкой пшеницы (Aniol, 1990; Lagos et al., 1991; Peterson et al., 1997; Taylor et al., 1997; Bona, Carver, 2000), ячменя (Aling et al., 1993; Minella, Sorrells, 1997) свидетельствуют о различиях по одному – двум генам. У гибридов второго поколения и растений анализирующих скрещиваний отмечается высокая степень наследуемости признака. Отбор по устойчивости к токсичному действию ионов алюминия наиболее эффективен в поколениях, полученных от скрещивания между растениями с крайними проявлениями данного признака (Campbell, Lafever, 1978 a, b). По мнению авторов, наследование признака алюмотолерантности у пшеницы связано с комплексом генов, а не с индивидуальными генами. Предполагается, что устойчивость к токсичности кислых почв никогда не контролируется одним геном (Duvick et al., 1981; Rajaram et al., 1986; Ittu, Săulescu, 1988).

Matzger (цит. по Aniol, 1983) сообщает о детерминации алюмотолерантности сорта Atlas 66 двумя доминантными генами, а у устойчивой бразильской пшеницы ВН 1146 – одним доминантным геном. Однако высказывается предположение о наличии двух независимых доминантных генов с высокой степенью аддитивного взаимодействия (Nodari et al., 1982), экспрессирующихся при концентрациях алюминия от 0,037 до 0,37 mM (Camargo, 1981, 1984, 1985). Другие исследователи сообщают о контроле устойчивости к алюминию у сорта ВН 1146 двумя, тремя или большим числом генов (Aniol, 1984, 1991).

Высказано предположение о локализации генов устойчивости к токсичным ионам алюминия у сорта Atlas 66 в хромосоме 5D (Prestes et al., 1975). Показано также, что D-геном является ответственным за алюмоустойчивость у пшеницы (Slootmaker, 1974). Более поздние работы по изучению признака алюмоустойчивости у мягкой пшеницы сорта Atlas 66 доказывают, что не все гены, контролирующие устойчивость, локализованы в хромосомах D-генома (Berzonsky, 1992).

Скрещивание эуплоида Chinese Spring, а также его анеуплоидных линий с устойчивым бразильским сортом ВН 1146 показало наличие других факторов в геномах Chinese Spring и ВН 1146, модифицирующих экспрессию выносливости к алюминию. Алюмотолерантность пшеницы сорта ВН 1146 детерминирована генами, локализованными в хромосомах А и D геномов (Aniol, Gustafson, 1984). Путем анализа нулли-тетрасомиков и дителосомиков определили влияние на устойчивость к стрессу генов хромосом 6AL, 7AS, 2DL, 3DL, 4DL, 4BL и 7D. Дальнейшее изучение этого признака позволило определить гены, которые локализованы в коротком плече хромосомы 5A у сорта Chinese Spring (Gustafson, Ross, 1990). Гены, локализованные в длинных плечах хромосом 2D и 4D, проявлялись при высоких концентрациях ионов алюминия в среде.

Определено, что в длинном плече хромосомы 2D сорта ВН 1146 локализован фактор, ответственный за выведение алюминия из кончиков корешков, что препятствует отравлению апикальной меристемы корня (Aniol, 1993). Возможно, устойчивость к алюминию является комплексным признаком, который контролируется несколькими доминантными генами, генами-модификаторами и, возможно, генами-супрессорами, подавляющими гены устойчивости к алюминию (Aniol, 1990).

Различия между сортами пшеницы ВН 1146 и Chinese Spring по устойчивости к ионному стрессу обусловлены геном, локализованным в хромосоме 4D (Lagos et al., 1991). В дальнейшем с использованием RFLP-маркеров у сорта ВН 1146 было определено положение гена *Alt_{ВН}*, контролирующего высокую алюмоустойчивость в длинном плече хромосомы 4D (Riede, Anderson, 1996).

Многие исследователи отмечают важную роль генома N в наследовании алюмоустойчивости растений. Виды *Aegilops* с этим геномом отличаются высокой устойчивостью к ионной токсичности (Berzonsky, Kimber, 1989). Возможна интрогрессия генов устойчивости в чувствительные АВ и АG геномы тетраплоидной пшеницы. В результате скрещиваний устойчивого к алюминию вида *Ae. uniaristatatum* Vis. с мягкой пшеницей получена серия пшенично-эгилопсных дополненных линий. В одной устойчивой дополненной линии выделена хромосома 3N, замещающая три гомологичных хромосомы третьей группы пшеницы 3A, 3B и 3D. Кроме толерантности к алюминию, данная линия несет признаки, характерные для третьей гомеологичной группы (красный цвет зерновки и др.) (Miller et al., 1987).

Однако в некоторых случаях возможно супрессирование генов алюмотолерантности при чужеродных замещениях. Aniol и Gustafson (1984) наблюдали возникновение такого эффекта у замещенных линий пшеницы и ржи. V. T. Saira с соавторами (1979) также отметили, что геном E пырея подавляет экспрессию генов алюмотолерантности пшеницы. Устойчивость к алюминию у тритикале находится под контролем генома D, полученного от гексаплоидной пшеницы, и генома R ржи (Lopez-Benitez, 1977). Ген, контролирующий алюмоустойчивость у двух видов ржи *S. cereale* L. (сорт King II) и *S. montanum* Guss., локализован в хромосоме 5R (Manyowa et al., 1988). Обнаружены гены, подавляющие экспрессию генов алюмотолерантности в геноме пшеницы. Существование генов-супрессоров было доказано при изучении гибридов и дополненных линий ржи-пшеницы и пшеницы *Haynaldia* (Aniol, Gustafson, 1989). Несколько таких генов супрессоров в геноме пшеницы были локализованы (Gustafson, Ross, 1990).

Важная роль в контроле устойчивости зерновых культур к токсичным элементам принадлежит факторам хромосом пятой гомеологичной группы видов субтрибы Triticinae. Так, устойчивость контролируется генами, локализованными в хромосоме 5R (*S. cereale*), 5EbL/6EbL (*Thinopyrum bessarabicum* (Savul.&Rayss) A. Love) и 5D (Atlass 66 – *T. aestivum*). Устойчивость к избытку бора связана с хромосомами 5R (рожь Imperial) и 5S¹ (*Ae. Sharonensis* Eig.), устойчивость к избытку меди – с генами хромосом 5A (*T. spelta*), 5Eb, 5EbL/6EbL (*Th. bessarabicum*) и 5R (*S. cereale*). Устойчивость к избытку марганца – с хромосомами 5Eb и 5EbL/6EbL (*Th. bessarabicum*). Гены, расположенные в хромосомах этой группы, контролируют также солеустойчивость, морозо- и жароустойчивость, реакцию растений на фотопериод (*Ppd1* и *Ppd2*), яровизацию (*Vrn1* и *Vrn3*), аккумуляцию ионов натрия и калия. Кроме хромосом пятой группы, в контроле устойчивости к токсичным элементам в субтрибе Triticinae принимают участие хромосомы второй и седьмой групп (Ригин, 1986; Manyowa, Miller, 1991).

Дальнейшие генетические исследования алюмоустойчивости зерновых культур позволили определить наличие генов устойчивости в хромосомах четвертой группы у пшеницы (4DL), ржи (4RL) и ячменя (4HL). Предполагается, что у риса устойчивость к токсичным ионам алюминия связана с генами, находящимися в хромосомах третьей группы. У ржи был идентифицирован новый ген устойчивости 7RS, названный *Alt4* (Matos et al., 2005).

Возникновение полиплоидов у некоторых видов растений привело к увеличению их устойчивости, в частности, устойчивости к токсическому действию ионов алюминия.

Изучению генетического контроля устойчивости ячменя к токсичным ионам алюминия в последнее время посвящено достаточно исследований, но в нашей стране их по-прежнему мало. Наследование алюмотолерантности ячменя обусловлено одним доминантным геном *Alp* (Reid, 1979). Впоследствии у ячменя сорта Dayton с использованием RFLP-маркеров локализован ген *Alp*, контролирующий его устойчивость к токсичным ионам алюминия в хромосоме 4HL (Tang et al., 2000). При концентрации 0,06 мМ алюминия в пи-

тательном растворе *Alp* наследовался как доминантный ген, при концентрации 0,09 мМ – как рецессивный. Ген *Alp* расположен в четвертой хромосоме дистально от центромеры. Полученные результаты подтверждают простой тип наследования алюмоустойчивости, но экспрессия устойчивости зависит от концентрации алюминия и дозы аллеля (Minella, Sorrells, 1997; Wang et al., 2006).

Генетическая детерминация высокой устойчивости к токсичным ионам алюминия растений ячменя (*H. vulgare*) исследована на сорте Faust I и образце к-9736 в сравнении с неустойчивым сортом Colseess IV. Анализ гибридов F₁, F₂BC₁, F₃ и F₄ показал, что развитие корня сорта Faust I в водной среде с ионами алюминия (185 мкМ, pH 4,0) детерминировано одним (*Alp_{F1}*) или двумя (*Alp_{F1}*, *Alp_{F2}*) генами, а образца к-9736 – двумя (*Alp_{k1}*, *Alp_{k2}*) генами. Высокая устойчивость роста сорта Faust I детерминирована главным фактором устойчивости и одним геном-ингибитором, тормозящим проявление доминантного аллеля гена устойчивости. Чувствительность к ионам алюминия корня и роста семидневных растений сорта Faust I определяется разными генетическими факторами. Реакцию растения ячменя на токсичные ионы алюминия могут детерминировать гены с малым эффектом (Ригин, Яковлева, 2006).

Для изучения генетики алюмотолерантности зерновых культур используются биохимические и молекулярные маркеры (Haug, 1984; Aniol, 1990; Ma et al., 1993; Riede, Anderson, 1996; Peterson et al., 1997; Tang et al., 2000; Miftahudin et al., 2002, 2004; Wang et al., 2006; Navakode et al., 2009). Одними из биохимических маркеров являются различные изоформы ферментов типа НАД-киназы. Алюминий воздействует на калмодулин – многофункциональный, регулирующий, кальций связывающий белок. Предполагается, что связывание алюминия с калмодулином стимулирует функциональные модификации этого белка и изменяет деятельность некоторых ферментов (Haug, Caldwell, 1985). Калмодулин-зависимый фермент НАД-киназа (E.C.2.7.1.23) был выбран для изучения эффекта, производимого алюминием на калмодулин.

Е. А. Allan и А. Trewavas (1985) отметили две формы НАД-киназы, присутствующие в меристеме корня гороха: калмодулин-зависимая и калмодулин-независимая формы. Самая высокая концентрация калмодулина была обнаружена в кончике корня и клеточной оболочке. Поэтому эффект, производимый ионами алюминия на этот фермент и на калмодулин, мог быть связан с механизмом алюмотолерантности.

Уровень алюмоустойчивости хлебных злаков (рожь, пшеница, ячмень и овес) соответствует уровню НАД-киназы в кончиках корня. У алюмоустойчивого овса этот уровень в пять раз выше, чем в алюмочувствительном ячмене. Алюминиевый стресс увеличивает общее количество НАД-киназы у хлебных злаков втрое, однако количество калмодулин-зависимых форм увеличивается в чувствительном генотипе и уменьшается в устойчивом (Slaski, 1989; Slaski, Aniol, 1989). Предполагается, что толерантный генотип при действии ионов алюминия снижает количество калмодулин-зависимой формы фермента и существенно увеличивает количество калмодулин-независимой формы. Алюмочувствительный генотип хлебных злаков, по-видимому, испытывает недостаток изменения этого механизма, так как количество обеих форм фермента в поврежденной ионами алюминия корневой меристеме одинаково.

Изучение дителосомных линий пшеницы сорта Chinese Spring (Aniol, 1991) показало, что изменение фермента НАД-киназы от калмодулин-зависимой формы до калмодулин-независимой под влиянием алюминиевого стресса в толерантном генотипе связано с генами D-генома. При этом гены алюмоустойчивости, локализованные в геноме А гексаплоидных пшениц, не связаны с ферментативной деятельностью НАД-киназы.

Для оценки степени повреждения растений токсичными ионами алюминия в качестве маркеров использовали (1, 3)-β-глюканы (каллоза) и (1, 3)-β-глюканаза (Cruz-Ortega et al., 1995). У двух алюмоустойчивых сортов пшеницы (Atlas 66 и РТ741) и двух чувствительных (Scout 66 и Катерва) изучалось накопление каллозы в корнях и листьях растений (Schreiner et al., 1994). Отмечено незначительное повреждение листьев, каллоза не накапливалась у устойчивых сортов

даже при концентрации алюминия 400 μM . Напротив, в корнях алюмочувствительного сорта Scout 66 накапливалось в четыре раза больше каллозы, чем у устойчивого Atlas 66.

У пшеницы была изучена ассоциация RFLP-маркеров с генами, контролирующими устойчивость к алюминию. Среди банка фрагментов cDNA, выделенных из кончиков корня пшеницы, выявлены гены *wali1 – wali7*, экспрессирующиеся в различное время после обработки алюминием (Richards et al., 1994). Изучена структура белков, кодируемая этими генами, и связь их с устойчивостью к алюминию. На культуре клеток табака показано, что некоторые cDNA-фрагменты связаны не только с устойчивостью, но и с кислотным стрессом и фосфорным голоданием (Ezaki et al., 1997).

У наиболее выносливого к ионам алюминия ячменя сорта Dayton были идентифицированы микросателлитные маркеры, сцепленные с геном *Alp*. Наиболее тесное сцепление показано для маркеров HvM68 и Bmag353 – 3,5 и 3,1 сМ соответственно. Предполагается, что с помощью маркера Bmag353 можно прогнозировать выносливость к алюминию с точностью до 95% (Raman et al., 2002; 2003).

Толерантность к ионам алюминия обуславливается физиологическими механизмами устойчивости, которые делятся на экзогенные и эндогенные. Главный механизм алюмотолерантности – связывание алюминия в зоне корней с образованием стабильных нетоксичных соединений. В частности, считается, что одним из механизмов устойчивости к алюминию у ячменя является связывание солей лимонной кислоты (Ma et al., 2004). Позднее был определен ген *HvMATE*, активизирующий выделение цитратов корнями растений, предполагается также, что он обуславливает и алюмоустойчивость растений ячменя (Wang et al., 2007).

Одним из современных направлений исследований является изучение генов, контролирующих мембранный транспорт токсических веществ в растении.

J. Furukawa et al. (2007) изучали устойчивый (Murasakimochi) и восприимчивый (Morex) к алюминию сорта ячменя. В эпидермальных клетках корня ими был локализован ген *HvAACT1*, активизирующий транспорт цитратов. Также высказано предположение, что данный ген ответственен за алюмотолерантность растений ячменя.

С использованием современных молекулярно-генетических методов у других видов злаков были выделены гены, ответственные за транспорт цитратов и малатов в растении: рожь – *ScALMT1-M39.1* и *ScALMT1-M39.2* (Collins et al., 2008), рис – *OsCS1* (Han et al., 2009), *OsFRDL1* (Yokosho et al., 2009), кукуруза – *ZmALMT2* и *ZmASL* (Krill et al., 2010), сорго – *SbMATE* (Maron, Pineros, 2010), пшеница – *ALMT1* (Famoso et al., 2010).

Предполагается, что адаптация ячменя на кислых почвах происходит путем изменения одного гена *HvAACT1*, кодирующего транспорт цитратов. Основной функцией гена является высвобождение цитрата из клеток корня и облегчение переноса железа от корней к надземной части растения. Ген локализован в плазматической мембране эпидермальных клеток корня. Определено более высокое проявление действия гена у алюмотолерантных сортов, но механизмы, лежащие в основе этих проявлений у различных сортов ячменя, еще не изучены (Fujii et al., 2012).

Таким образом, устойчивость злаков к токсическому действию алюминия объясняется различными физиологическими механизмами и генетическими особенностями данной культуры. Генетическая детерминация признака обусловлена экспрессией определенных генов или системы генов и их взаимодействием. Изучение механизмов устойчивости и их генетического контроля – необходимое условие для создания сортов с высокой адаптивностью к алюмотоксичности кислых почв.

Список литературы

- Авдонин Н. С. Свойства почвы и урожай: Влияние свойств почвы и удобрений на стойкость и урожайность растений. М. 1965. 271 с.
Биологический энциклопедический словарь / Под. ред. М. С. Гилярова. М. 1986. 831 с.

- Богданов И. Н., Бондарь Р. С., Васильев В. А. и др. Химизация в отраслях АПК. Растениеводство. Справочник. М. 1989. 320 с.
- Гриценко М. А. Алюмоустойчивость представителей разных видов пшеницы // Бюлл. ВИР. СПб, 1998. Т. 4. Вып. 236. С. 47-49.
- Груздева Е. В., Сахарова О. В. Комплексная оценка генофонда ячменя на кислотоустойчивость // Бюлл. ВИР. СПб, 1998. Т.4. Вып. 236. С. 34-37.
- Климашевский Э. Л. Физиологические основы питания разных сортов кукурузы. М., 1966. 152 с.
- Климашевский Э. Л. Генетический аспект минерального питания растений. М. 1991. 415 с.
- Климашевский Э. Л. Физиолого-генетические основы агрохимической эффективности растений // В кн.: Физиологические основы селекции растений. СПб: ВИР, 1995. Т. 2. Ч. 1. С. 97-157.
- Косарева И. А., Давыдова Г. В., Семенова Е. В. Определение кислотоустойчивости зерновых культур. Методические указания. СПб: ВИР, 1995. 24 с.
- Косарева И. А., Семенова Е. В., Анфилова Н. А., Брыкова А. Н. Видовой потенциал алюмотолерантности рода *Triticum* L. // Тез. докл. Междунар. науч.-практ. конференции «Генетические ресурсы культурных растений». СПб, 2001. С. 315-316.
- Мещеряков А. И. Влияние кислотности и алюминия на рост растений // Труды ВИУА. 1937. Вып. 16. С. 166-182.
- Небольсин А. Н., Небольсина З. П. Динамика кислотности дерново-подзолистой почвы за 20-летний период // Бюл. ВИУА. 1985. №72. С. 36-39.
- Небольсин А. Н., Небольсина З. П., Русак М. В., Ешибаева Н. Г. Алюминий в кислых и известкованных почвах Северо-Запада РСФСР // Повышение плодородия почв и урожайности с.-х. культур. Сб. науч. тр. Л., 1989. С. 4-12.
- Палавеев Т., Тотев Т. Кислотность почв и методы ее устранения. М. 1983. 165 с.
- Реймерс Н. Ф., Яблоков А. В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. М. 1982. 144 с.
- Ригин Б. В. Генетические основы и перспективы гибридизации *Triticum* L. × *Secale* L. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. Л.: ЛГУ, 1986. 32 с.
- Ригин Б. В., Яковлева О. В. Генетический анализ устойчивости ячменя к токсичным ионам алюминия // Генетика. 2006. Т. 42. № 3. С. 301-305.
- Родина Н. А. Оценка сортов ячменя на устойчивость к кислым почвам и алюминию // Селекция зерновых культур на устойчивость к болезням и неблагоприятным факторам среды в Волго-Вятском регионе. Сб. тр. НИИСХ Северо-Востока. Киров, 1986. С. 47-55.
- Родина Н. А., Щенникова И. Н. Скрининг генотипов ячменя на дерново-подзолистых кислых почвах // Материалы научной сессии «Научные проблемы создания новых сортов сельскохозяйственных культур, адаптированных к современным условиям производства и переработки». СПб, 1998. С. 39-40.
- Семенова Е. В., Косарева И. А., Митрофанова О. П. Выделение источников и создание доноров алюмотолерантности мягкой пшеницы // Мат. III съезда ВОГиС. М., 2004. С. 79.
- Словарь ботанических терминов / Под ред. И. А. Дудка. Киев, 1984. 308 с.
- Трофимовская А. Я. Ячмень. М., 1972. 296 с.
- Физиологические основы селекции растений / Под ред. Г. В. Удовенко, В. С. Шевелухи. СПб., 1995. Т. II. Ч. 1. 293 с.
- Эколого-экономические основы и рекомендации по известкованию, адаптированные к конкретным почвенным условиям / Под ред. А. Н. Небольсина, В. Г. Сычева. М., 2000. 80 с.
- Яковлева О. В. Наследственная изменчивость кислотоустойчивости растений культурного ячменя // Бюлл. ВИР. СПб, 1998. Вып. 236. С. 49-51.
- Яковлева О. В. Алюмоустойчивость образцов культурного и дикорастущего ячменя // Бюлл. ВИР. СПб, 1999. Вып. 237. С. 39-40.
- Яковлева О. В., Капешинский А. М. Изучение устойчивости ячменя (*H. vulgare* L.) к токсичным ионам алюминия // Мат. II Вавил. Междунар. конференции. СПб, 2007. С. 148-149.
- Яковлева О. В., Капешинский А. М., Ковалева О. Н. Устойчивость культурного и дикого ячменя к действию токсичных ионов алюминия // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции. СПб., 2009. Т. 165. С. 51-54.
- Aling X., Miuyan Z., Benyuan D., Miaobao Y. Hangzhou daxue xuebao. Ziran kexue ban // J. Hangzhou Univ. Natur. Sci. Ed. 1993. V. 20. № 1. P. 88-92.
- Allan E.A., Trewavas A. Quantitative changes in calmodulin and NDA kinase during early development in the root apex of *Pisum sativum* L. // Planta. 1985. V. 165. P. 493-501.

- Aniol A. Introduction of aluminium tolerance into aluminium sensitive wheat cultivars // *Z. Pflanzenzuechtg.* 1983. V. 93. P. 331-339.
- Aniol A. Induction of aluminum tolerance in wheat seedlings by low doses of aluminum in nutrient solution // *Plant Physiol.* 1984. V. 75. P. 551-555.
- Aniol A. Genetics of tolerance to aluminium in wheat (*T. aestivum* L.) // *Plant and Soil.* 1990. V. 123. №2. P. 223-227.
- Aniol A. Genetics of acid tolerant plant // In R.J. Wright et al. (Eds.). *Plant interactions at low pH.* 1991. P. 1007-1017.
- Aniol A. Aluminium uptake by root tips of nearly isogenic wheat (*T. aestivum* L.) lines of different tolerance to aluminium toxicity // *Struct. and Funct. Roots: 4-th Int. Symp.: Book Abstr. and Program.* Bratislava, 1993. P. 12.
- Aniol A., Gustafson J. P. Chromosome location of genes controlling aluminum tolerance in wheat, rye, and triticale // *Canad. J. Genet. Cytol.* 1984. V. 26. P. 701-705.
- Aniol A., Gustafson J. P. Genetics of tolerance in agronomic plants // In: *Heavy metal tolerance in plants: Evolutionary aspects.* Ed. J. Shaw. CRC Press, Boca Ration, FL. 1989. P. 255-267.
- Ben J. R., Arias G. Development of barley and wheat genotypes as a function of soil acidity // *Abstr. V Int. Oat Conf. & VII Int. Barley Genetics Symposium.* 1996. P. 602-603.
- Berzonsky W. A. The genomic inheritance of aluminum tolerance in Atlas 66 wheat // *Genome.* 1992. V. 35. № 4. P. 689-693.
- Berzonsky W. A., Kimber G. The tolerance to aluminum of Triticum N-genome amphiploids // *Plant Breed.* 1989. V. 103. № 1. P. 37-42.
- Blum A. *Plant breeding for stress environments* // CRC Press, Boca Ration, FL. 1988. P. 133-162.
- Bona L., Carver B. F. Interitance of aluminum tolerance of winter wheat in acid soil and solution culture // *Mendel Centenary Congress.* Brno, Czech Republic. March 7-10, 2000. P. 21.
- Briggs K. G., Nyachiro J. M. Genetic variation for aluminum tolerance in kenyan wheat cultivars // *Commun. Soil Sci. and Plant Anal.* 1988. V. 19. № 7-12. P. 1273-1284.
- Buckley W. T., Buckley K. E., Grant C. A. Adsorption, absorption and translocation of cadmium in high-cadmium and low-cadmium accumulating lines of durum wheat // In: I. K. Iskandar, S. E. Hardy, A. C. Chang, G. M. Pierzynski. (Eds) *Proc. Fourth International conference on the biogeochemistry of trace elements.* Berkeley, CA. 1997. P. 129-130.
- Camargo C. E. O. Wheat breeding. I. Inheritance of tolerance to aluminum toxicity in wheat // *Bragantia.* 1981. V. 40. P. 33-45.
- Camargo C. E. O. Wheat improvement. VI. Heritability studies on aluminum tolerance using three concentrations of aluminum in nutrient solutions // *Bragantia.* 1984. V. 43. P. 279-291.
- Camargo C. E. O. Influence of calcium levels combined with salt concentrations on the tolerance of wheat to aluminum toxicity in nutrient solution // *Bragantia.* 1985. V. 44. № 2. P. 659-668.
- Campbell L. G., Lafever H. N. Heritability of aluminum tolerance in wheat // *Commun. Soil Sci. Plant Anal.* 1978a. V. 9. P. 281-287.
- Campbell L. G., Lafever H. N. Heritability and gene effects for aluminum tolerance in wheat // *Proc. 5-th Int. Wheat Genetics Symposium.* New Delhi. 1978b. P. 963-977.
- Campbell L. G., Lafever H. N. Heritability of aluminum tolerance in wheat // *Cereal Res. Commun.* 1981. V. 9. № 4. P. 281-287.
- Chang A. C., Page A. L., Foster K. W., Jones T. E. A comparison of cadmium and zinc accumulation by four cultivars of barley grown in sludge-amended soils // *J. Environ. Qual.* 1982. V. 11. № 3. P. 409-412.
- Choudhary M., Bailey L. D., Grant C. A. Effect of zinc on cadmium concentration in the tissue of durum wheat // *Can. J. Plant Sci.* 1994. V. 74. P. 549-552.
- Clark J. M., Leisle D., De Pauw R. M., Thiessen L. L. Registration of five pairs of durum wheat genetic stocks near-isogenic for cadmium concentration // *Crop Sci.* 1997. V. 37. P. 97.
- Clark R.B. Plant response to mineral element toxicity and deficiency // In: *Breeding Plants for Less Favorable Environments.* Eds. N. N. Christiansen and C. F. Lewis. Chapt. IV. Wiley, New York. 1982.
- Clarkson D. T. Effect of aluminium on the uptake and metabolism of phosphorus by barley seedlings // *Plant Physiol.* 1966. V. 41. № 1. P. 165-172.
- Collins N. C., Shirley N. J., Saeed M., Pallotta M., Gustafson J. P. An ALMT1 gene cluster controlling aluminum tolerance at Alt4 locus of rye (*Secale cereale* L.) // *Genetics.* 2008. V. 179. № 1. P. 669-682.
- Cosic T., Poljak M., Custic M., Rengel Z. Aluminium tolerance of durum wheat germplasm // *Euphytica.* 1994. V. 78. № 3. P. 239-243.

- Cruz-Ortega R., Cushman J. C., Ownby J. D.* Nucleotide sequence of cDNA for a 1,3-beta- glucanase associated with aluminum toxicity in wheat roots // *Plant Physiol.* 1995. V. 109. P. 722.
- Duke J.A.* Plant germplasm resources for breeding of crops adapted to marginal environments // In: N.N. Christiansen, C.F. Lewis (Eds) *Breeding plants for less favourable environments.* John Wiley, New York, 1982. P. 407.
- Duvick D. N., Klesse R. A., Frey N. M.* Breeding for tolerance of nutrient imbalances and constraints to growth in acid, alkaline and saline soils // *J. Plant Nutr.* 1981. V. 4. № 2. P. 11-129.
- Ezaki B., Koyannagi M., Gardner R. C., Matsumoto H.* Nucleotide sequence of a c DNA for GDP dissociation inhibitor (GDI) which is induced by aluminium ion stress in tobacco cell culture // *Plant Physiol.* 1997. V. 115. P. 314-315.
- Famoso A., Clark R. T., Shaff J. E., Craft E., McCouch S.R., Kochian L. V.* Development of a Novel Aluminum Tolerance Phenotyping Platform Used for Comparisons of Cereal Aluminum Tolerance and Investigations into Rice Aluminum Tolerance Mechanisms // *Plant. Physiol.* 2010. V. 153(4). P. 1678-1691.
- Floss E. L., Dechen A. R., Carmelo Q. A. C., Monteiro F. A.* Oat genotypes evaluation to aluminum toxicity // *Abstr. V Int. Oat Conf. & VII Int. Barley Genetics Symposium.* 1996. P. 623-625.
- Foy C. D.* Manganese and plants // In: *Manganese.* Washington D.C., Natl. Acad. Sci. Natl. Res. Council. 1973. P. 51-76.
- Foy C. D.* The physiology of plant adaptation to mineral stress // *Iowa St. J. Res.* 1983. V. 57. P. 355-391.
- Foy C. D., Fleming A. L., Bums G. R., Arming W. H.* Characterization of differential aluminum tolerance among varieties of wheat and barley // *Soil Sci. Soc. Am. Proc.* 1965. V. 31. P. 513-521.
- Foy D. C., Arming W. H., Fleming A. L., Zaunmayer W. J.* Differential tolerance of dry bean, snapbean and lima bean varieties to an acid soil high in exchangeable aluminium // *Agr. J.* 1967. V. 59. P. 561-563.
- Foy D. C., Scott B. J., Fisher J. A.* Genetic differences in plant tolerance to aluminum // In: *Manganese in Soil and Plants.* Eds. R.D. Greham, R.J. Hannam, N.C. Uren. Kluwer Acad. Pubishn. Dordrecht, The Netherlands. 1988. P. 293-307.
- Fujii M., Yokosho K., Yamaji N., Saisho D., Yamane M., Takahashi H., Sato K., Nakazono M., Ma J. F.* Acquisition of aluminium tolerance by modification of a single gene in barley // *Nat. Commun.* 2012. <http://www.nature.com/ncomms/journal/v3/n3/full/ncomms1726.html>.
- Furukawa J., Yamaji N., Wang H., Murata Y., Sato K., Takeda K., Ma J. F.* An aluminum-activated citrate transporter in barley // *Plant. Cell. Physiol.* 2007. V. 48(8). P. 1081-1091.
- Grafton K. F.* Combining ability for aluminum tolerance in wheat // *MSc Thesis, Ohio State. Univ., Columbus, Ohio.* 1977. P. 1-213.
- Gustafson J. P., Ross K.* Control of alien gene expression for aluminum tolerance in wheat // *Genome.* 1990. V. 33. P. 9-12.
- Han Y., Zhang W., Zhang B., Wang W., Ming F.* One novel mitochondrial citrate synthase from *Oryza sativa* L. can enhance aluminum tolerance in transgenic tobacco // *Mol. Biotechnol.* 2009. V. 42. № 3. P. 299-305.
- Haug A.* Molecular aspects of aluminum toxicity // *CRC Crit. Rev. Pl. Sci.* 1984. V. 1. P. 345-373.
- Haug A., Caldwell C. R.* Aluminum toxicity in plants: The role of the root plasma membrane and calmodulin // In: J.B. St. John, E. Berlin, P.C. Jackson (eds), *Frontiers of membrane research in agriculture.* Rowman et Allanheld, Totowa. 1985. P. 359-381.
- Ittu Gh., Săulescu N. N.* Cercetari privind crearea de soiuri de criu de toamna tolerante la toxicitatea produsa de ionii de alumini // *Probl. genet. teor. si apl.* 1988. V. 20. № 3. P. 139-149.
- Jackson A. P., Alloway B. J.* The transfer of cadmium from agricultural soils to the human food chain // In: D. C. Adriano (Ed) *Biogeochemistry of trace metals,* Lewis Publishers, Boca Raton, FL. 1992. P. 109-158.
- Johnson J. P., Carver B. F., Baligar V. C.* Expression of aluminum tolerance transferred from Atlas 66 to hard winter wheat // *Crop Sci.* 1997. V. 37. P. 103-108.
- Kerridge P. C., Kronstad W. E.* Evidence of genetic resistance to aluminium toxicity in wheat // *Agron. J.* 1968. V. 60. P. 710-711.
- Kerridge P. C., Dawson D. M., Moore D. P.* Separation of degrees of aluminum tolerance in wheat // *Agron. J.* 1971. V. 63. P. 586-591.
- Krill A., Kirst M., Kochian L. V., Bukler E. S., Hoekenga O. A.* Association and linkage analysis of aluminum tolerance genes in maize // *PLoS One.* 2010. V. 5(4). P. 9958. <http://www.plosone.org/article/info%3Adoi%2F10.1371%2Fjournal.pone.0009958>.
- Kuboi T., Noguchi A., Yazaki J.* Family-dependent cadmium accumulation characteristics in higher plants // *Plant Soil.* 1986. V. 92. P. 405-415.

- Lafever N. H., Campbell G. L. Inheritance of aluminum tolerance in wheat // *Can. J. Genet. Cytol.* 1978. V. 20. P. 355-364.
- Lagos M. B., Fernandes M. I. M., Camargo C. E. do O. et al. Genetics and monosomic analysis of aluminum tolerance in wheat (*T. aestivum* L.) // *Rev. bras. genet.* 1991. V. 14. № 4. P. 1011-1020.
- Lopez A. Reaction to different levels of aluminum concentrations in wheat, rye, and their contributions to tolerance in triticale // *Abst. Western Soc. Crop.Sci.* 1976. 11 p.
- Lopez-Benitez A. Influence of aluminum toxicity in intergeneric crosses of wheat and rye // *Dissertation. Oregon State Univ., Corvallis. Or. Diss. Abst.* 1977. № 77. 153 p.
- Ma Z. Q., Gill B. S., Sorrells M. E., Tanksley S. D. RFLP markers linked to two Hessian fly-resistance in wheat (*T. aestivum* L.) from *T. tauschii* (Coss.) Schmal. // *Theor. Appl. Genet.* 1993. V. 85. P. 750-754.
- Ma J. F., Nagao S., Sato K., Ito H., Furukawa J., Takeda K. Molecular mapping of a gene responsible for Al-activated secretion of citrate in barley // *J. Exp. Bot.* 2004. V. 55. № 401. P. 1335-1341.
- Manyowa N. M., Miller T. E. The genetics of tolerance to high mineral concentrations in the tribe Triticeae // *Euphytica.* 1991. V. 57. № 2. P. 175-185.
- Maron L. G., Pineros M. A., Gumaraes C. T., Magalhaes J. V., Pleiman J., Mao C., Shaff J., Belicuas S. N., Kochian L. V. Two functionally distinct members of the MATE (multi-drug and toxic compound extrusion) family of transporters potentially underlie two major aluminum tolerance QTLs in maize // *Plant. J.* 2010. V. 61. № 5. P. 728-740.
- Matos M., Camacho M. V., Pérez-Flores V., Pernaute B., Pinto-Carnide O., Benito C. A new aluminum tolerance gene located on rye chromosome arm 7RS // *Theor. Appl. Genet.* 2005. V. 111. № 2. P. 360-369.
- McKendry A. L., Tague D. N., Somers D. J. Aluminum tolerance of 1BL.1RS and 1AL.1RS near-isolines in soft red winter wheat // *Crop Sci.* 1996. V. 36. P. 987-990.
- Mesdag J., Sloomaker L. A. J., Post J. Jr. Linkage between tolerance to high soil acidity and genetically high protein content in the kernel of wheat, *Triticum aestivum* L. and its possible use in breeding // *Euphytica.* 1970. V.19. P. 163-174.
- Miftahudin, Scoles G. J., Gustafson J. P. AFLP markers tightly linked to the aluminum-tolerance gene *Alt3* in rye (*Secale cereale* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2002. V. 104. P. 626-631.
- Miftahudin, Scoles G. J., Gustafson J. P. Development of PCR-based codominant markers flanking the *Alt3* gene in rye // *Genome.* 2004. V. 47. № 2. P. 231-238.
- Miller T. E., Reader S. M., Mahmood A. et al. Chromosome 3N of *aegilops uniaristata* – a source of tolerance to high levels of aluminium for wheat // *Wheat Genet. Symp.* 1987. P. 114.
- Minella F. Aluminum tolerance in barley: Inheritance, chromosome location, genetic relationship of sources of diverse origin, and breeding implications // *Ph. D. diss. Cornell. University. Ithaca, NY.* 1989. V. 50: 9B.
- Minella E., Silva M. S. Breeding barley for aluminum tolerance in Brazil // *Abstr. V Int. Oat Conf. & VII Int. Barley Genetics Symposium.* 1996. P. 528-529.
- Minella E., Sorrells M. E. Inheritance and chromosome location of *Alp*, a gene controlling aluminum tolerance in Dayton barley // *Plant Breed.* 1997. V. 116. № 5. P. 465-469.
- Mugwira L. M., Elgawhary S. M., Patel K. I. Differential tolerance of triticale, wheat, rye and barley to aluminium in nutrient solution // *Agron. J.* 1976. V. 68. P. 782-787.
- Mugwira L. M., Floyd M., Patel S. U. Tolerances of triticale lines to manganese in soil and nutrient solution // *Agron. J.* 1981. V. 73. P. 319-322.
- Navacode S., Weidner A., Lohwasser U., Roder M. S., Borner A. Molecular mapping of quantitative trait loci (QTLs) controlling aluminium tolerance in bread wheat // *Euphytica.* 2009. V. 166. P. 283-290.
- Nodari R. O., de Carvalho F. I. F., Federizzi L. C. Genetic bases of the inheritance of Al-toxicity tolerance in wheat genotypes // *Pesq. Agropec.Bras.* 1982. V. 17(2). P. 269-280.
- Peruzzo G., Arias G. Barley and other cereals root development in a Brazilian acid soil // *Abstr. V Int. Oat Conf. & VII Int. Barley Genetics Symposium.* 1996. P. 662-623.
- Peterson G. W., Good A. G., Taylor G. J. Molecular markers for aluminum tolerance in bread wheat // *Plant Physiol.* 1997. V. 114. № 3. P. 303.
- Prestes A. M., Konzak C. F., Hendricks J. W. An improved seedling culture method for screening wheat for tolerance to toxic levels of Al // *Agron. Abst.* 1975. P. 60-67.
- Rajaram S., Matzenbacher R., Sousa Rosa O. Developing bread wheats for acid soils through shuttle breeding // *CIMMYT Research Highlights.* 1986. P. 37-47.
- Raman H., Moroni S., Sato K., Read J., Scott J. Identification of AFLP and micrisatellite markers linked with an aluminium tolerance gene in barley (*Hordeum vulgare* L.) // *Theor. Appl. Genet.* 2002. V. 105. P. 458-464.

- Raman H, Karakousis A, Moroni J. S., Raman R, Read B, Garvin D. F., Kochian L. V., Sorrells M. E. Development and allele diversity of microsatellite markers linked to the aluminium tolerance gene *Alp* in barley // Aust. J. Agric. Res. 2003. V. 54. № 12. P. 1315-1321.
- Reid D. A. Genetic control of reaction to aluminum in winter barley // In R.A. Nilan (ed.) Barley genetics II. Washington State University Press. 1979. P. 409-413.
- Rengel Z., Jurkic V. Genotypic differences in wheat Al tolerance // Euphytica. 1992. V. 62. № 2. P. 111-117.
- Riede C. R., Anderson J. A. Linkage of RFLP markers to an aluminum tolerance gene in wheat // Crop Sci. 1996. V. 36. P. 905-909.
- Richards D. K., Snowden K. C., Gardner R. C. *Wali6* and *wali7*. Genes induced by aluminium in wheat (*Triticum aestivum* L.) roots // Plant Physiol. 1994. V. 105. P. 1455-1456.
- Ruiz-Torres N. A., Carver B. F. Genetic expression of aluminum tolerance in hard red winter wheat // Cereal Res. Commun. 1992. V. 20. № 3-4. P. 233-240.
- Sapra V. T., Choudhry A. M., Mugwira L. M. Genetic variability in aluminum tolerance of *Triticinae* // Wheat Inf. Serv. 1979. № 50. P. 47-50.
- Sarić M. R. Theoretical and practical approaches to the genetic specificity of mineral nutrients in plants // In: M. R. Sarić, B. C. Loughman (Eds) Genetic aspects of plant nutrition. Martinus Nijhoff Publishers, The Hague, Boston, Lancaster. 1983. P. 1-14.
- Sasaki T., Yamamoto Y., Ezaki B., Katsuhara M., Ahn S. J., Ryan P. R., Delhaize E., Matsumoto H. A wheat gene encoding an aluminum-activated malate transporter // Plant J. 2004. V. 37(5). P. 645-653.
- Schreiner K. A., Hoddinott J., Taylor G. J. Aluminum-induced deposition of (1,3) - β -glucans (callose) in *Triticum aestivum* L. // Plant and Soil. 1994. V. 162. P. 273-280.
- Shuman L. M., Wilson D. O., Duncan R. R. Screening wheat and sorghum cultivars for aluminum sensitivity at low aluminum levels // J. Plant Nutr. 1993. V. 16. № 2. P. 2383-2395.
- Ślaski J. J. Effect of aluminium on calmodulin-dependent and calmodulin-independent NAD kinase activity in wheat root tips // J. Plant Physiol. 1989. V. 133. P. 696-701.
- Ślaski J. J., Aniol A. Effect of calmodulin inhibitors on aluminium toxicity in cereals // Acta Physiol. Plant. 1989. V. 9. P. 13-23.
- Slootmaker L. A. J. Tolerance to high soil acidity in wheat related species, rye, and triticale // Euphytica. 1974. V. 23. P. 505-513.
- Stenstrom T., Lonsjo H. Cadmium availability to wheat: A study with radioactive tracers under field conditions // Ambio. 1974. V. 3. P. 87-90.
- Tang Y., Sorrells M. E., Kochian L. V., Garvin D. F. Identification of RFLP markers linked to the barley aluminum tolerance gene *Alp* // Crop Sci. 2000. V. 40. P. 778-782.
- Vlamis J., Williams D. E. Manganese and silicon interactions in the Gramineae // Plant Soil. 1967. V. 28. P. 131-140.
- Wang J. P., Raman H., Zhang G. P., Mendham N., Zhou M. X. Aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.): physiological mechanisms, genetics and screening methods // J. Zhejiang Univ. Sci. B. 2006. V. 7. № 10. P. 769-787.
- Wang J. P., Raman H., Zhou M. X., Ryan P. R., Delhaize E., Hebb D. M., Coombes N., Mendham N., High-resolution mapping of the *Alp* locus and identification of a candidate gene *HvMATE* controlling aluminium tolerance in barley (*Hordeum vulgare* L.) // Theor. Appl. Genet. 2007. V. 115. № 2. P. 265-276.
- Yang X., Baligar V. C., Martens D. C., Dark R. B. Influx, transport and accumulation of cadmium in plant species grown at different cadmium²⁺ activities // J. Environ. Sci. Health. 1995. V. 30. P. 569-583.
- Yokosho K., Yamaji N., Ueno D., Mitani N., Ma J. F. OsFRDL1 in a citrate transporter required for efficient translocation of iron in rice // Plant. Physiol. 2009. V. 149. № 1. P. 297-305.

УДК 634.23:631.526.2(089)

ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ РОДА *CERASUS* MILL. ГЕНОФОНДА ВИР

А. А. Юшев, С. Ю. Орлова

Резюме

На опытных станциях ВИР сохраняется генофонд рода *Cerasus* Mill., насчитывающий 1734 образца генотипа. В статье сообщается о видах, составляющих генофонд, их приуроченности к регионам произрастания на территории России и селекционной значимости. Многолетнее изучение позволило выделить генотипы, представляющие интерес для селекции на различные признаки.

Ключевые слова: генофонд, виды вишни, источники ценных признаков.

SPECIFIC DIVERSITY OF *CERASUS* MILL. GENEPOOL AT VIR

A.A. Yushev, S. Yu. Orlova

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: a.yushev@vir.nw.ru, s.orlova@vir.nw.ru.

Summary

The diversity of the genera *Cerasus* Mill. conserved at experiment stations in the VIR network numbers 1734 genotypes. The paper describes the species representing this genetic diversity, their association with certain regions in Russia, as well as their importance for breeding. The perennial studies have resulted in the identification of genotypes of interest for breeding for various traits.

Key words: genepool, cherry species, sources important characteristics.

Существуют два взгляда на систематическое положение вишен в подсемействе *Prunoideae* Focke. Одни исследователи, большей частью зарубежные, относят вишню к роду *Prunus* L., в широком его понимании, куда причисляют также сливы, абрикосы, персики, миндали, черемухи и др. Другие – признают вишни в ранге самостоятельного рода *Cerasus* Mill. – Вишня. Отечественная ботаническая наука придерживается именно этого мнения (Воронов, 1931; Комаров, 1932; Гроссгейм, 1934; Пояркова, 1941; Васильченко, 1954; Соколов, 1954; Запрягаева, 1964; Ворошилов, 1966; Черепанов, 1973, 1981, 1995; и др.). В историческом развитии так считали и многие зарубежные ботаники, среди которых Р. Miller, 1768; М. Е. Spach, 1843; Е. Boissier, 1872; К. Browicz, 1969; А. L. Jussieu, 1789 и др. Несомненно, разные взгляды на таксономическое положение видов вносили и вносят до сих пор путаницу в систему косточковых плодовых растений. В 17 – 18 вв., когда разрабатывались первые ботанические системы растений, число обнародованных таксонов было невелико, но в дальнейшем ориентироваться в родовой принадлежности видов по ботаническим терминам стало сложнее. В 1941 г. вышла в свет «Флора СССР», для которой А. И. Пояркова провела ревизию видов вишни, отнеся их к роду *Cerasus*, что было принято отечественными исследователями. С. К. Черепанов обобщающими сводками «Свод дополнений и изменений к Флоре СССР» (1973), «Сосудистые растения СССР» (1981), «Сосудистые растения России и сопредельных государств» (1995) подтвердил правомерность мнений отечественных исследователей. Мы в своей работе придерживаемся взглядов отечественной ботанической школы и считаем, что род *Cerasus*, имеет право на существование в качестве самостоятельного. Род *Cerasus* включает два подрода: *Typocerasus* Koehne и *Pseudocerasus* (Koehne) Yushev.

Организатором планомерных экспедиций по обследованиям и сборам местного сорти-мента и дикорастущих форм плодовых растений на территориях, наиболее насыщенных по их ботаническому составу и полиморфизму, был Н. И. Вавилов. В дальнейшем для расширения генофонда стали также широко практиковать обмены с отечественными и зарубежными научными, селекционными учреждениями и держателями коллекций.

Таблица 1. Состав генофонда ВИР родов *Cerasus* и *Microcerasus* (2012)

| Род, вид | Сорта, кол-во | Видообразцы, кол-во |
|-------------------------|---------------|---------------------|
| CERASUS | | |
| <i>C. avium</i> | 331 | 28 |
| <i>C. vulgaris</i> | 365 | – |
| <i>C. fruticosa</i> | 71 | 27 |
| <i>C. sachalinensis</i> | – | 174 |
| <i>C. kurilensis</i> | – | 54 |
| <i>C. maximowiczii</i> | – | 72 |
| <i>C. mahaleb</i> | – | 346 |
| <i>C. maackii</i> | – | 62 |
| Другие | – | 30 |
| ВСЕГО | 767 | 793 |
| MICROCERASUS | | |
| <i>M. glandulosa</i> | – | 26 |
| <i>M. microcarpa</i> | – | 5 |
| <i>M. incana</i> | – | 7 |
| <i>M. araxina</i> | – | 4 |
| ВСЕГО | 33 | 141 |
| ИТОГО | 800 | 934 |

Генетические коллекции плодовых растений ВИР, начиная с 1925 г., в процессе их формирования претерпели существенные изменения по объемам сохраняемого материала, особенно в 1991 г., когда к странам СНГ отошли бывшие опытные станции института, в результате чего генофонд значительно сократился. К 1991 г. он составлял более 34 тыс. образцов, а сократился до 20 тыс. Генофонд родов *Cerasus* и *Microcerasus* в настоящее время составляет 1734 образца генотипа (табл. 1).

Приоритетным направлением изучения генофонда вишни в ВИРе во все времена было выделение лучших образцов – источников ценных биолого-хозяйственных признаков – для практического и селекционного использования. Итоги изучения по выделению источников на опытных станциях за 25-летний период исследований приведены в табл. 2.

К подроду *Typocerasus* Коehne относятся виды, среди которых лишь вишня обыкновенная (*Cerasus vulgaris* Mill.), вишня кустарниковая (*C. fruticosa* Pall.) и вишня птичья, черешня (нар.назв.) (*C. avium* (L.) Moench) нашли широкое применение в селекции сортов. Из общего числа имеющихся генотипов в селекции использована лишь незначительная часть. К подроду *Pseudocerasus* относят многие виды из флоры Юго–Восточной Азии, которые не нашли использования в селекции сортов и в своем предназначении пока играют преимущественно роль декоративных плодовых растений. Основными составляющими генофонда рода *Cerasus* являются генотипы, относящиеся к видам *C. avium* (359 образцов) и *C. vulgaris* (365 образцов).

Таблица 2. Сведения о выделенных источниках селекционно-ценных признаков рода *Cerasus* Mill. за 25-летний период наблюдений (1987–2012)

| Селекционный признак | Вид | | | | | |
|----------------------|-----------------|--------------------|---------------------|-------------------------|----------------------|------------------------|
| | <i>C. avium</i> | <i>C. vulgaris</i> | <i>C. fruticosa</i> | <i>C. sachalinensis</i> | <i>C. kurilensis</i> | <i>C. maximowiczii</i> |
| | | | | | | |

| Селекционный признак | Вид | | | | | |
|---|-----------------|--------------------|---------------------|-------------------------|----------------------|------------------------|
| | <i>C. avium</i> | <i>C. vulgaris</i> | <i>C. fruticosa</i> | <i>C. sachalinensis</i> | <i>C. kurilensis</i> | <i>C. maximowiczii</i> |
| Высокая морозо- и зимостойкость | 21 | 51 | 27 | 23 | – | – |
| Сдержанный рост | 15 | 25 | 1 | 2 | 1 | – |
| Компактность кроны | 1 | – | – | – | – | – |
| Ранние сроки цветения | – | 1 | – | – | – | – |
| Поздние сроки цветения | – | 32 | 1 | – | – | – |
| Раннее созревание плодов | – | 32 | – | 1 | – | – |
| Позднее созревание плодов | – | 27 | – | – | – | – |
| Высокая самоплодность | 1 | 45 | 5 | – | – | – |
| Скороплодность | – | – | – | – | – | – |
| Высокая продуктивность | 26 | 34 | 2 | – | – | – |
| Крупноплодность | 20 | 26 | 1 | 3 | – | – |
| Темная окраска плодов | 31 | 32 | – | – | – | – |
| Десертный вкус плодов | 20 | 18 | – | – | 1 | – |
| Высокие технологические качества плодов | 21 | 27 | – | 3 | – | – |
| Легкая отделяемость плода от плодоножки | – | 26 | – | – | – | – |
| Засухоустойчивость | 1 | 1 | – | – | – | – |
| Полевая устойчивость к коккомикозу | 30 | 55 | 6 | – | 4 | – |
| Полевая устойчивость к монилиозу | – | 3 | – | – | – | – |

| | | | | | | |
|---|---|---|---|----|---|----|
| Устойчивость к подмерзанию и зимнему иссушению побегов | – | – | – | 31 | 1 | 13 |
| Высокая зимостойкость и полевая устойчивость к коккомикозу | – | 1 | – | 2 | – | 1 |
| Высокая продуктивность, устойчивость к позднеосенним заморозкам и высокое качество плодов | 8 | – | – | – | – | – |
| Комплекс показателей химического состава плодов | 2 | – | – | – | – | – |
| Высокая морозостойкость цветковых почек и комплекс показателей химического состава плодов | – | 1 | – | – | – | – |
| Высокое качество плодов и крупноплодность | – | 7 | – | – | – | – |
| Высокая продуктивность и сдержанный рост | – | – | 1 | – | – | – |
| Высокие продуктивность, | 7 | – | – | – | – | – |

| | | | | | | |
|---------------------------------------|-----|-----|----|----|---|----|
| качество плодов и скоро- плодность | | | | | | |
| ВСЕГО | 208 | 457 | 44 | 65 | 7 | 14 |

Генетическим центром происхождения вида *C. avium* являются горы Средиземноморского бассейна и Кавказа. Плоды современных сортов по массе в несколько раз превзошли своих дикорастущих родичей и достигают 10 г и более. Основным регионом, благоприятным для возделывания черешни в России, является Северо-Кавказский, где в районировании находятся 24 сорта. Среди них такие прекрасные по комплексу биологических свойств и вкусовых показателей сорта как Валерий Чкалов, Гедельфингер (Исполинская), Дайбера черная, Францис, Французская черная. Благодаря селекционной деятельности, осуществляемой в СКЗНИИСиВ, в Государственный реестр включены сорта Алая, Бархатная, Кавказская, Контрастная и Южная. В Дагестане выведены сорта Берекет, Горянка, Дагестанка, Дагестанская ранняя, Лезгинка, Любимица Корвацкого, Память Покровской.

Значительный скачок в селекции черешни произошел в Центральной России, где черешня продолжает завоевывать признание садоводов. Среди районированных в Центральном регионе к прошедшим многолетнюю проверку в садах относятся сорта Ипуть, Овстуженка, Радица, Речица, Тютчевка, Теремощка. Самые северные сорта черешни были выведены в середине прошлого столетия во ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, из которых Ленинградская желтая, Ленинградская розовая, Ленинградская черная, Красная плотная, обладающие высоким запасом морозостойкости, были использованы в селекции сортов Средней России.

Вишня обыкновенная – *C. vulgaris* – произошла в археисторические времена от гибридизации черешни и вишни кустарниковой. Вид культивированный, в дикорастущем состоянии неизвестен, а существует в виде обширного культивируемого сортимента, одна часть которого по своим признакам и свойствам тяготеет к вишне кустарниковой, другая – несет явные черты черешни. Основная масса сортов носит промежуточный характер – Владимирская, Гриот Остгеймский, Васильевская, Лотовая, Любская, Шубинка и др. В России сорта вишни обыкновенной возделывают преимущественно в европейской части страны, и северная граница их возможного выращивания пролегает по линии Санкт-Петербург – Киров. В районировании Российской Федерации находятся более 80 сортов. Многие местные сорта народной селекции не включены в Государственный реестр, однако продолжают служить населению в домашних садах. Сохранение их в генофонде обосновано высокой адаптивностью к различным условиям среды. Многие генотипы вишни обыкновенной обладают сразу несколькими селекционно-ценными качествами, поэтому выделение по отдельным признакам привело к условному увеличению их фактического числа (457).

В Средней полосе (Центральный и Центрально-Черноземный регионы) России из сортов народной селекции в Госреестре сохранены лишь Аморель розовая, Владимирская, Лотовая, Любская, Растунья, Украинка и Шубинка, однако выращивают здесь также Альферовскую, Васильевскую, Левинку, Сайку, Склянку и различные местные «шпанки». Все более внедряются в сады новые селекционные сорта: Брюнетка, Булатниковская, Бусинка, Быстринка, Волочаевка, Малиновка, Молодежная, Мценская, Октава, Памяти Вавилова, Ровесница, Тамарис, Тургеневка, Харитоновская, Фея, Шоколадница и др.

В южной зоне плодоводства (Северо-Кавказский регион), где в районировании состоят 10 сортов обыкновенной вишни, основу сортимента в садах по-прежнему составляют Подбельская, Анадольская, Любская, Украинка, Чернокорка. В последние годы сортимент вишни здесь пополнили новые сорта: Кирина, Краснодарская сладкая, Облачинская и др., которые показывают относительную полевую устойчивость к грибным заболеваниям – монилиозу и коккомикозу, сводящим на нет культуру вишни по всему Северному Кавказу.

Из Северо-Кавказского региона в генофонд привлечены образцы вишни магалевской – *C. mahaleb* (L.) Mill. – вида широко используемого в питомниководстве южной зоны. Его распространение в природе приурочено к горам Средней Азии, Кавказа и юга Европы.

Для северных регионов (Северо-Западный и Волго-Вятский) используемый генофонд составляют сорта, относящиеся к сортогену народной селекции Шубинка: Антропшинская, Краснопахарская, Коростынская. Сейчас сортимент расширяется: в западной части Северо-Запада в частных садах встречаются Любская, Лотовая, Гриот Остгеймский, в восточных – Маяк, Уральская рубиновая, Щедрая, в центральной – Апухтинская, Горьковская, Рубиновая.

Весьма интересен сортовой набор интродуцированный из Средне-Волжского региона и представленный гибридами вишни обыкновенной с кустарниковой. Повсеместно по Среднему Поволжью распространены сорта народной селекции, относящиеся к сортогену Растунья, и имеющие местные названия – Алатырская, Ашинская, Горьковская, Метелка волжская. Также хорошо известны другие народные сорта – Аморель розовая, Костычевская, Красная плакучая, Поздняя розовая, Расплетка. Местные сорта Поволжья характеризуются устойчивостью к низким отрицательным температурам. Многие новые сорта селекции Татарского НИИСХ представляют ценность для практического и селекционного использования: Заря Татарии, Краса Татарии, Нижнекамская, Севастьяновская, Тверитиновская, Труженица Татарии, Шакировская, Юбилей Казани. Они представляют интерес также для выращивания за пределами Среднего Поволжья на территориях с суровыми климатическими условиями.

Оригинальностью характеризуются сорта из Уральского региона, по своему генетическому происхождению тесно связанные с самым морозостойким и низкорослым видом вишни кустарниковая – *C. fruticosa*. В генофонде сохраняется 71 сорт и 27 видов образцов. В садах Урала и Предуралья распространены внесенные из природных условий многие ее отборные формы, такие как Грядневская, Загребинская. В связи с малой перспективой выращивания на Урале вишни обыкновенной (недостаточная морозостойкость) на Свердловской селекционной станции садоводства выведены многие выносливые сорта: Болотовская, Гномик, Изобильная, Маяк, Мечта Зауралья, Ожерелье, Пламенная, Свердловчанка, Стандарт Урала, Уральская рубиновая, Щедрая, унаследовавшие от вишни кустарниковой низкорослость и устойчивость к морозам.

Самым восточным регионом, где культивируется вишня кустарниковая, является Западно-Сибирский. В НИИ садоводства Сибири им. М. А. Лисавенко выведены многие низкорослые сорта: Алтайская ласточка, Алтайская ранняя, Змеиногорская, Кристина, Максимовская, Селиверстовская, Субботинская, Шадринская. Высота растений составляет 1–2 м, а масса плодов – 2,5–4 г. В Омском СХИ получены самые низкорослые в России (до 1 м) сорта: Вузовская, Иртышская, Новоселецкая, Память Барсукова.

Собранные из лесов Приморского и Хабаровского краев в генофонде сохраняются растения с темно-зеленой глянцевой листвой и сильно шелушащейся корой, которые относили к виду *Padus maackii* Rupr. – Черемуха Маака. Исследования, свидетельствующие о легкой гибридизации с садовыми вишнями, позволили селекционерам отнести их к роду *Cerasus* (Еремин, Симагин, 1986). Другие виды черемух с вишнями не скрещиваются. Вид *C. maackii* (Rupr.) Erem. et Simag. играет важную роль в селекции сортов вишни на устойчивость к вредоносному заболеванию коккомикозу. Он обладает полным иммунитетом к этой болезни. В результате кропотливой работы на основе этого вида были получены доноры и источники, а также выведены сорта, проявляющие полевую устойчивость к коккомикозу, однако многое в этом направлении селекционерам еще предстоит сделать.

Хорошо известна на Дальнем Востоке вишня сахалинская – *C. sachalinensis* (Schmidt Fr.) Kom. (= *C. sargentii* (Rehd.) Pojark.), в дикорастущем состоянии произрастающая в широколиственных лесах на юге Приморского края и острова Сахалин, островах Кунашир и Итуруп. Этот вид нашел свое признание в качестве красивейшего декоративного растения и широко используется в озеленении, в лесопарках в виде групповых посадок и отдельно растущих экземпляров. Вишня сахалинская вполне может быть использована для озеленения в европейской части России. Она является одним из прародителей знаменитых «сакур», которых сейчас в мире насчитывается несколько сотен. Среди ее разнообразия выделены фор-

мы с махровыми белыми и розовыми цветками и с плакучими ветвями. В селекционном отношении вид затронут незначительно и может быть использован в выведении генотипов, устойчивых к грибным болезням.

Очень близка к вишне сахалинской вишня курильская – *C. kurilensis* (Miyabe) Kaban. et Vorobiev (= *C. nipponica* var. *kurilensis* (Miyabe) Erem. et Yushev), которая отличается от вишни сахалинской главным образом низкими (2 м) растениями. В природных условиях встречается в горных лесах на склонах островов Сахалин, Кунашир, Итуруп, Уруп. В целом вид изучен еще недостаточно. Среди его разнообразия имеются декоративные формы с ярко-розовыми, очень эффектными цветками.

Из смешанных тенистых лесов Приморского края, Сахалина, Курильских и прибрежных к материка островов известен еще один вид – вишня Максимовича – *C. maximowiczii* (Rupr.) Erem. et Yushev. На открытых местах он растет в виде деревьев, но чаще встречается в виде кустов, образуя куртины. Плоды мелкие, черные, блестящие, горькие, с сильно красящими мякотью и соком. Вид селекционно неосвоенный. Перспектива его использования ограничивается применением в качестве подвоя и декоративного растения.

Важная часть генофонда вишен – виды мелкоплодных вишен. Изучение генофонда вишен убедило нас в необходимости выделения их в самостоятельный род *Microcerasus* Webb emend. Spach, ранее имевший статус секции (Еремин, Юшев, 1980; Еремин, Юшев, Новикова, 1979; Юшев, 1990, 1992). Виды *Microcerasus* значительно разнятся от типичных вишен по габитусу растений, морфологическим признакам, характеру цветения и плодоношения. Они характеризуются несовместимостью с ними при скрещиваниях и в прививках.

В генофонде института сохраняются 132 сорто- и видообразца микровишни войлочной (*Microcerasus tomentosa* (Thunb.) Wall.) вида, своим происхождением приуроченного к Юго-Восточной Азии (Китай, Корея). На территории России микровишня войлочная распространена в садах Приморского и Хабаровского краев, однако сейчас ее можно часто встретить в садах европейской части России. В предшествующий 30-летний период в Приморском крае обращалось внимание на ее сортовое улучшение. В результате многолетней работы Дальневосточной опытной станции ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова выведены значительно превышающие показатели распространенных в садах популяций этого вида многие сорта: Алиса, Восторг, Восточная, Натали, Океанская ви ровская, Осенняя ви ровская, Сказка, Смуглянка восточная, Юбилейная и др. Наряду с хорошей устойчивостью к низким зимним температурам они имеют плоды светло- или темно-красной окраски, массой не менее 3 г, кисло-сладкого вкуса, которые различаются по срокам созревания и обладают хорошей способностью к размножению зелеными и одревесневшими черенками. Из коллекционного материала выделен 31 генотип с ценными селекционными признаками (табл. 3).

Таблица 3. Сведения о выделенных источниках селекционно-ценных признаков рода *Microcerasus* Webb emend. Spach за 25-летний период наблюдений (1987 – 2012)

| Признак | Вид | | |
|---|--------------------|---------------------|---------|
| | <i>M.tomentosa</i> | <i>M.glandulosa</i> | гибриды |
| Легкость укоренения зеленых черенков | – | – | 4 |
| Устойчивость к подмерзаниям и зимнему иссушению побегов | 17 | 1 | 3 |
| Устойчивость к монилиозу | 12 | – | – |
| Комплекс ценных биолого-хозяйственных признаков | 2 | – | – |
| ВСЕГО | 31 | 1 | 7 |

В Приморском крае известна также микровишня железистая – *Microcerasus glandulosa* (Thunb.) Roem.(= *C. glandulosa* (Thunb.) Loisel.). Высота растений составляет до 1,5 м; листья

тонкие, с мелкозубчатыми краями и остроконечными верхушками; цветки формируются по 1 – 2 из одной почки, розоватые; плоды темно-красные, с суховатой, кислой мякотью, съедобные. В культуре известна ее крупноплодная садовая разновидность – var. *japonica*, характеризующаяся более крупными плодами и наличием красивейших декоративных форм с белыми и розовыми махровыми цветками. Значительный генофонд, относящийся к мелкоплодным вишням, собран в результате экспедиционных обследований 70–80-х годов, территорий бывших среднеазиатских и кавказских республик. Основу сборов составили разновидности микровишни простертой – *Microcerasus prostrata* (Labil.) Roem., а также формы микровишни мелкоплодной – *M. microcarpa* (Meu. C. A.) Erem. et Yushev. Среди микровишни простертой – *M. prostrata* (Labil.) Roem.(= *C. prostrata*) – описаны три разновидности: двусторонняя (var. *bifrons*), бородавчатая (var. *verrucosa*) и Тяньшанская (var. *tianshanica*) и выделены формы: алайская, ложнопостертая, миндалецветная, туркменская и др. В горах Закавказья собрана микровишня седая – *M. incana* (Pall.) Spach (= *C. incana*), имеющая одну разновидность – араксинскую – var. *araxina*. Среднеазиатские и кавказские виды, разновидности и формы характеризуются исключительной засухо- и жаростойкостью. Не имея пищевого значения, они представляют большой интерес в селекции карликовых подвоев для косточковых плодовых растений.

Виды вишен, используемых на практике и в селекции, дополняют таксоны, интродуцированные из Восточно-Азиатского генцентра (Китай, Корея, Япония), преимущественно декоративного значения. В первую очередь из числа сохраняемых в генофонде к таким относятся *C. concinna* Koehne, *C. conradinae* (Koehne) Yu et Li, *C. serrulata* (Lindl.) Don G., имеющие формы с крупными махровыми розовыми цветками, а также гибридного межвидового происхождения: *C. × dawyckensis* Sealy, *C. × judii* Anders E., *C. × subhirtella* (Miq.) Sok., *C. × yedoensis* (Matsum.) Yu et Li. В результате сложной многовековой гибридизации они дали миру многие сорта декоративных вишен – сакур, распространившихся в генцентре и за его пределами. Большинство видов у себя на родине представляют собой высокорослые деревья от 10 м и более, однако среди них есть и низкорослые виды, такие как *C. canescens* и *C. concinna*, произрастающие в виде кустов высотой 2 м и более. Некоторые виды на их родине используют в качестве плодовых культур, например *C. pseudocerasus* (Lindl.) Don G. Как следовало ожидать, морозостойкость восточно-азиатских вишен весьма различна. Наиболее устойчив к низким температурам вид *C. sargentii* (= *C. sachalinensis*) – вишня Саржента, сахалинская, а *C. yedoensis* – вишня йедоская – оказался самым уязвимым для морозов. В целом морозостойкость восточноазиатских видов находится на уровне устойчивости персиков, поэтому их культура возможна лишь на незначительных территориях юга России и сопредельных государств.

Список литературы

- Васильченко И. Т. Новые для культуры виды вишни. М.–Л., 1954. 86 с.
Воронов Ю. Н. Флора Юго-Востока. 1931. Т. V. 554 с.
Ворошилов В. Н. Флора Советского Дальнего Востока. 1966. 478 с.
Гроссгейм А. Флора Кавказа. 1934. Т. IV. 341 с.
Еремин Г. В., Симагин В. С. Исследование систематического положения черемухи Маака – *Radus maackii* (Rupr.) Kom. в связи с ее селекционным использованием // Бюл. ВИР. 1986. Вып. 166. С. 56-63.
Еремин Г. В., Юшев А. А., Новикова Л. Н. Исследование видов рода *Microcerasus* Webb emend. Spach в связи с их селекционным использованием// Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1979. Т. 65, вып. 3. С. 65-69.
Еремин Г. В., Юшев А. А. Критический обзор среднеазиатских видов подрода *Microcerasus* (Spach) Pojark. // Мировые растительные ресурсы в Средней Азии. Ташкент, 1980. Вып. 7. С. 28-37.

- Запрягаева В. И. Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.–Л. 1964. 695 с.
- Комаров В. Л. Определитель растений Дальневосточного края. 1932. Т. II. 553 с.
- Пояркова А. И. *Cerasus* Juss. // Флора СССР. М.–Л., 1941. Т. X. 562 с.
- Соколов С. Я. Деревья и кустарники СССР. М.–Л., 1954. Т. III. 872 с.
- Черепанов С. К. Свод дополнений и изменений к Флоре СССР. Л., 1973. 668 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 509 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.
- Юшев А. А. Новое в систематике рода *Cerasus* Mill. // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1990. Т. 131. С. 56–63.
- Юшев А. А. Объем и систематика рода *Cerasus* Mill. и селекционное использование видového потенциала вишен // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1992. Т. 146. С. 16–26.
- Browicz K. *Cerasus* // In: Flora Iranica. N 66/30. 4. 1969. P. 187–201.
- Boissier E. Flora Orientalis. 1872. V. 2. 1159 p.
- Jussieu A. L. Genera plantarum. Paris, 1789. 498 p.
- Miller P. Gardeners Dictionary. London, 1731. 1768 p.
- Spach M. E. Monographia generis *Amygdalus* // In: Des Annales des Sciences Naturelles. 1843. 23 p.

УСТОЙЧИВОСТЬ КОСТОЧКОВЫХ КУЛЬТУР К КОККОМИКОЗУ

М. С. Ленинцева

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: len-masha@yandex.ru

Резюме

Приведены сведения об устойчивости генетических ресурсов косточковых культур к коккомикозу. Рассматривается вредоносность, типы и механизмы устойчивости растений. Обсуждаются возможности пополнения запаса эффективных генов устойчивости за счет изучения коллекции косточковых, интрогрессии. Представлен материал по генетическому разнообразию косточковых к болезни, а также селекционному использованию источников устойчивости.

Ключевые слова: косточковые, коккомикоз, устойчивость.

RESISTANCE OF STONE FRUITS TO LEAF SPOT

M. S. Lenivtseva

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: len-masha@yandex.ru

Summary

Data about stone fruit genetic resources resistance to leaf spot are presented. Injuriousness, as well categories and mechanisms of plant resistance are reviewed. The possibilities of effective genes for resistance replenishment for account of stone fruit genetic resources study, introgression development are discussed. Voluminous literature about leaf spot resistance inheritance in stone fruit and deployment of the resistance germplasms in plant breeding are reviewed.

Keywords: stone fruits, leaf spot, resistance.

Одна из главных причин сокращения площадей возделывания черешни и вишни – сильное поражение сортов и подвоев коккомикозом, самым вредоносным заболеванием этих культур. Болезнь поражает листья, плоды и побеги растений, вызывает преждевременный листопад, что ведет к ослаблению растений перед зимовкой и гибели при низких отрицательных температурах. В питомниководстве патоген поражает подвои, которые не вызревают для проведения прививок. Из-за поражения вишни и черешни коккомикозом значительно снизился удельный вес этих культур в садах. Так, в Центральном и Центрально-Черноземном регионах России до 1965 г. на долю вишни приходилось 30–35% площадей плодовых культур, а в настоящее время – около 3% (Колесникова и др., 2000).

Наиболее радикальный путь борьбы с прогрессирующим заболеванием – поиск и создание устойчивого сортимента черешни и вишни.

Биология и вредоносность возбудителя коккомикоза

Возбудитель коккомикоза – гриб *Coccomyces hiemalis* (Higg.), конидиальная стадия – *Cylindrosporium hiemale* (Higg.), syn. *Blumeriella jaarii* (Rehm) var. Arx. Заболевание проявляется на верхней стороне листа в виде угловатых или округло-угловатых пятен. Цвет их варьирует от светло-красного и красновато-бурого до коричневого. На нижней стороне листа образуется белый или светло-розовый налет конидиального спороношения гриба. В благопри-

ятные для развития годы болезнь проявляется также на плодоножках в виде вдавленных пятен коричневого цвета размером 0,1 – 0,4 мм и на плодах. В зависимости от места и способа зимовки гриба первичное заражение растений осуществляется аскоспорами и конидиями. Споры возбудителя переносятся большей частью ветром. За период вегетации возбудитель дает 8–10 генераций (Askerman, 1966).

Вредоносность болезни выражается в преждевременном опадении пораженных листьев, что резко снижает ассимиляционную деятельность и эффективность фотосинтеза растений, ведет к ослаблению деревьев, снижению урожайности, ухудшению зимостойкости и другим негативным последствиям. В отдельные годы поражение деревьев достигает 80 – 100%. В годы эпифитотий деревья в середине лета остаются без листьев. В питомниках, из-за эпифитотийного развития болезни, в последние годы резко уменьшилось количество семенных подвойных форм, особенно для вишни. Но даже при наличии достаточного количества семян, не удается вырастить стандартные подвои, так как необходимое загущенное расположение сеянцев в школке ведет к массовому поражению коккомикозом, вследствие чего снижается рост подвоев, они не вызревают или гибнут (Колесникова и др., 2000).

Типы и механизмы устойчивости

Существенно ограничить вредоносность коккомикоза может устойчивость растений. Н. И. Вавилов (1961, 1986) естественный (врожденный) иммунитет растений к вредным организмам подразделял на родовой, видовой (связан со специализацией паразитов) и сортовой. Ван дер Планк (1972) ввел понятие вертикальной и горизонтальной устойчивости. Теоретическую основу изучения генетического контроля устойчивости растений к вредным организмам разработал Х. Флор, который изучал наследование устойчивости льна к ржавчине и генетику вирулентности возбудителя этого заболевания *Melampsora lini*. Согласно постулату Флора «ген для гена», каждому гену устойчивости хозяина соответствует специфичный ему ген вирулентности паразита (Flor, 1956).

Были выявлены образцы косточковых культур родов *Cerasus* Mill. и *Padellus* Vass. с различными типами устойчивости к болезни: вертикально, горизонтально устойчивые и образцы с поздним развитием инфекции (Чеботарева, 1986). На первом этапе был подобран набор сортов-дифференциаторов (табл.). Для расовой дифференциации реакции поражения объединены в две категории, обозначаемые R (устойчивость, соответствует баллам шкалы 0, 1) и S (восприимчивость, соответствует баллам шкалы 2, 3, 4). Контролями служат восприимчивый сорт вишни Любская и устойчивый образец *C. serrulata* Б1.

Ключ для определения рас *B. jaapi*

| Номер расы | Тип поражения сортов–дифференциаторов | | |
|------------|---------------------------------------|------------|-------|
| | Сеянец №1 | Мутант 561 | Алмаз |
| 1 | S | R | R |
| 2 | R | R | R |
| 3 | S | S | R |
| 4 | S | S | S |

К основному набору добавлялись дополнительные сорта. Таким образом, фиксировались отдельные биотипы в составе основных рас гриба. Добавление сортов преследовало цель ввести дополнительные источники устойчивости для селекции на иммунитет и одновременно выявить гетерогенность отдельных рас. Наиболее вирулентна раса 4. Внутри этой расы выделен биотип 1 МС, вирулентный к образцу *Cerasus sargentii* БГ-35 (Ленивцева и др., 2010).

Для определения эффективности устойчивости выделенного в полевых и лабораторных условиях образца оценивается реакция на заражение клонами гриба. Сорт, иммунный к

популяциям гриба на естественном фоне и при искусственном заражении, оценивают по устойчивости к выделенным из популяции патогена клонам (не менее 50). Если образец не поражен ни одним из клонов, говорят о 100%-ной эффективности устойчивости. Если образец поражен хотя бы одним клоном из любой популяции, говорят о степени эффективности генов устойчивости данного образца против определенных популяций патогена. Так, сортодифференциаторы Сеянец № 1, Плотнолистный мутант черешни 561, Алмаз устойчивы либо восприимчивы к различным расам гриба (см. табл.). Дифференциальное взаимодействие образцов с *V. jaapi* свидетельствует также о различии генетического контроля устойчивости к грибу у этих форм.

Горизонтальную устойчивость тестируют по латентному периоду при искусственном заражении, числу спор с 1 см² и устойчивости к популяциям, расам и клонам гриба. По продуктивности спорообразования (спор с 1 см² листа) образцы классифицируют следующим образом:

- 1 × 10 – 1 × 100 – очень слабая продуктивность спорообразования;
- 1 × 100 – 1 × 1000 – слабая продуктивность спорообразования;
- 1 × 1000 – 1 × 10000 – средняя продуктивность спорообразования;
- 1 × 10000 – 1 × 100000 – высокая продуктивность спорообразования;
- 1 × 100000 – 1 × 1000000 – очень высокая продуктивность спорообразования.

По длительности инкубационного периода (6 – 11 дней):

- от 6 до 7 дней – высокая скорость нарастания инфекции;
- от 7 до 9 дней – средняя скорость нарастания инфекции;
- от 9 до 11 дней – низкая степень нарастания инфекции.

Позднее развитие инфекции (ПРИ) определяют по степени поражения образцов в период вегетации растений. Проводят учет поражения образцов во весь период вегетации с интервалом 10 – 15 дней, начиная с июня до сентября – октября. Так, если восприимчивые образцы поражаются уже в июне, образцы с ПРИ начинают поражаться только в конце августа – начале сентября. При этом поражение может достигать 4-х баллов, однако в конце вегетации растений это уже не столь вредоносно для растений. С другой стороны, все типы устойчивости могут проявляться одновременно у одного растения-хозяина и, более того, могут обуславливаться одним и тем же фактором (Ленивцева, 2010).

Взаимодействие возбудителя коккомикоза с растениями

Научно обоснованная селекция растений на иммунитет неразрывно связана с изучением внутривидовой специализации возбудителей болезней. Основоположник учения об иммунитете растений Н. И. Вавилов писал: «Исследованию на иммунитет сортов логически должно предшествовать изучение специализации паразитов» (Вавилов, 1964). Ранее (Ищенко, 1971; Прохоров, 1972; Бондаренко, 1973) была выявлена внутривидовая неоднородность возбудителя коккомикоза вишни на территории Советского Союза. В основном этими авторами изучены культурально-морфологические и физиологические признаки штаммов. М. И. Вышинской (1984) установлено, что природная популяция возбудителя коккомикоза вишни и черешни в Белоруссии неоднородна. Выявлено 12 штаммов патогена, различающихся по скорости роста, интенсивности спороношения, форме и окраске колоний, наличию или отсутствию зональности, отношению к источникам углеродного и азотного питания, а также по агрессивности. По культуральным признакам штаммы были разделены на 3 морфотипа: мицелиальный, спороносящий и промежуточный. Доказано, что популяция возбудителя болезни состоит из высоко- (Гл.-8, Сев.-1, Ж.-1, М.-II, С.-10), средне- (Г.о.-9, Сев.-18, Г.о.-12, Д.ч.-3) и слабоагрессивных (Л.-7, Г.о.-17, Г.о.-22) групп штаммов. Различие сортов вишни и черешни по устойчивости в различных зонах выращивания указывает также на неоднородность популяций возбудителя коккомикоза (Вольвач, Куприй, 1977; Плотникова, 1981).

Исследованиями М. С. Чеботаревой (1986) подтверждена неоднородность возбудителя коккомикоза, у которого выявлены 4 расы, а в дальнейшем и биотипы 1 МС и 3 КМ, различающиеся по вирулентности к дополнительным сортам, не входящим в стандартный

набор. Эти биотипы рекомендуется включать в состав инокулюма при исследовании устойчивости черешни и вишни к коккомикозу (Ленивцева и др., 2010).

Генофонд и селекция черешни и вишни на устойчивость к коккомикозу

Выявление новых генов устойчивости в коллекции косточковых культур – самый простой способ пополнения их запаса. Остановимся несколько подробнее на результатах скрининга косточковых по устойчивости к коккомикозу.

Изучение особенностей развития коккомикоза на вишне в Тамбовской области началось сразу же при его появлении. В создании устойчивых сортов участвовали О. С. Жуков, Л. А. Ищенко, Л. А. Щекотова, Л. Е. Курсакова и другие исследователи. Во Всероссийском научно-исследовательском институте генетики и селекции плодовых растений имени И. В. Мичурина (ВНИИГиСПР им. И. В. Мичурина) получен гибрид А-135 (Алмаз) с участием генов черемухи (вишни) Маака – *Cerasus maackii*. (Rupr.) Erem. et Simag. [= *Padus maackii* Rupr. Kom.], иммунной к коккомикозу и обладавшей высоким уровнем зимостойкости. В последствии было получено много вишне-черемуховых гибридов, которые, наряду с устойчивостью в данном регионе к этой опасной болезни, имели хорошее качество плодов: Бриллиант, Коралл, Луч, Степной родник, Фея, Харитоновская и др. (Жуков, Щекотова, 1981; Жуков, Харитонов, 1988).

В 1971–1985 гг. во Всероссийском НИИ селекции плодовых культур (ВНИИСПК) в отдаленную гибридизацию был вовлечен тот же вид вишни Маака (*C. maackii*). От скрещивания с ним сортов вишни обыкновенной были созданы гибриды первого поколения (F₁) и отобраны доноры устойчивости к коккомикозу: ВП-1, Рубин, № 28889. Затем проведены беккроссные скрещивания сортов вишни обыкновенной с этими донорами. В результате отобраны доноры устойчивости второго поколения: Возрождение № 1, Олимп, № 30014, 31414 и др. (Колесникова и др., 1985; Колесникова, Щекотова, 1985; Колесникова, Джигадло, 1995; Колесникова, Джигадло, 1998; Федотова, Колесникова, 2001).

В восьмидесятые годы прошлого века в результате изучения коллекции ВИР выделены источники устойчивости, среди которых образцы вишни курильской *Cerasus nipponica* var. *kurilensis* (Miyabe) Erem. et Yushev [= *Cerasus kurilensis* (Miyabe) Kaban. et Vorobiev], сахалинской *Cerasus sargentii* (Rehd.) Erem. et Yushev – вишня Саржента [= *Cerasus sachalinensis* (Schmidt Fr.) Kom. et Aliss.], вишни Маака *C. maackii*, вишни Максимовича *Padellus maximowiczii* (Rupr.) Erem. et Yushev [= *Cerasus maximowiczii* (Rupr.) Kom.], *Cerasus serrulata* var. *lannesiana* (Carr.) Erem. et Yushev (№ 1), *Cerasus serrulata* (Lindl.) G. Don. (№12), *Cerasus incisa* (Thunb.) Loisel, *Cerasus dawyckensis* Sealy, *Cerasus conradinae* (Koehne) Yu. et Li, *Cerasus concinna* Koehne, *Cerasus canescens* (Bois.) Erem. et Yushev, *Cerasus judii* Anders. E., виды черемухи и микровишни (Чеботарева, 1986). Изучение косточковых культур коллекции ВИР (2500 образцов) позволило обнаружить различные типы устойчивости к коккомикозу. В результате углубленного изучения коллекции (500 образцов) и параметров различных типов устойчивости выделены образцы, которые представляют интерес как для селекции, так и для производственного испытания.

Сорта черешни Кусумкент 8, Плотнолистный мутант черешни 561, Чернушка рекомендованы для использования в селекции, сорта Sweet September и Цешенская Октябрьская – для селекции и возможного производственного испытания. Сорта вишни Бирюлевская 4-10, Меченая, Тургеневка, Комсомольская, Ребатская Красавица, Украинка, Votevgradska рекомендованы как для селекции, так и для производственного изучения. Сорта черешни с поздним развитием инфекции Вишневая Ранняя, Крупноплодная, Мечта, Солнечный Шар, Степная Поздняя также предлагаются и для селекции, и для производственного испытания. Высокоэффективные образцы видов вишни *C. incisa*, *P. maximowiczii* (БГ-2), *C. nipponica* var. *kurilensis* (И-2), *C. sargentii* (БГ-30), *C. serrulata* var. *lannesiana* (№ 2), *C. serrulata* (№ 12) рекомендуются для использования в селекции при создании устойчивых сортов и подвоев (Чеботарева, 1986; Ленивцева, 2007; Ленивцева, 2009).

Среди сортового разнообразия вишни и черешни в России до 1990 г. не имелось ни одного сорта, характеризующегося высокой устойчивостью к коккомикозу (Жуков, Щекото-

ва, 1981; Чеботарева, 1986; Голяева и др., 1989). В целях создания устойчивых образцов и подвоев селекционеры обычно проводили отдаленную гибридизацию с использованием восточноазиатского вида *C. maackii* последующими беккроссами (Жуков, Щекотова, 1981; Колесникова, Щекотова, 1985). Привлечение в селекцию более широкого видового разнообразия вишни из Восточноазиатского генцентра происхождения растений явилось перспективным направлением в селекции сортов и подвоев вишни и черешни (Чеботарева, 1986; Голяева и др., 1989; Джигадло, 2007). С использованием предложенных образцов различных видов вишни коллекции ВИР в селекцентрах созданы гибриды и подвои, устойчивые к коккомикозу (Голяева, 1992; Голяева и др., 1989; Джигадло, 2007; Федотова, Колесникова, 2007). В среднем регионе России (Орловский государственный университет, г. Орел) в гибридном потомстве от скрещивания вишни обыкновенной с диплоидными дальневосточными видами выявлено достаточно большое количество (30,92%) легко укореняющихся зелеными черенками, устойчивых к коккомикозу гибридов. Лучшей укореняемостью отличились семь гибридных семян: № 1-26 (Любская × *C. sachalinensis* Edwin Muller); 1-69, 2-29, 2-63 (Шоколадница × *C. incisa*); 1-42 (Ровесница × *C. serrulata* Hally Tolivetta), 2-5 (Шоколадница × *C. kurilensis* Долинск-5), 1-48 (Шоколадница × *C. serrulata* Hally Tolivetta). Для производственного испытания в качестве клоновых подвоев для Центрального региона России рекомендованы гибриды: 1-69, 2-29, 2-63, 1-42, 2-5, 1-48. В качестве источников признаков устойчивости к коккомикозу и адаптивности предлагаются гибриды Возрождение № 1 (Золушка × ВП-1), ЭЛС ПИ 15-21 (ВП-1 × Муза F₂) и ЭЛС ПИ 14-1 (Муза × Возрождение № 1 F₃), тетраплоид №1-36 (Шоколадница × *C. serrulata* Hally Tolivetta), триплоиды № 1-13 (Шоколадница × *C. incisa*) и № 2-13 (Шоколадница × *C. kurilensis* Долинск-5). Для получения устойчивых гибридов при скрещивании сортов вишни обыкновенной и диплоидных видов можно вовлекать в селекцию любые из испытанных сортов и видов: среди сортов предпочтительна Ровесница, среди видов *C. serrulata* предпочтительна форма *lannesiana* № 1. Для получения большего числа относительно зимостойких и более адаптированных гибридов при гибридизации сортов вишни обыкновенной и диплоидных видов лучше использовать в качестве материнской формы сорт Шоколадница, в качестве отцовской – видовые формы *C. sachalinensis* БГ-30 и *C. serrulata lannesiana* № 1 (Федотова, 2000).

С участием образцов видов вишни *C. nipponica* var. *kurilensis* № 4, *C. sargentii* Edwin Muller, *C. serrulata* Hally Tolivetta, *C. serrulata* var. *lannesiana* № 2, *Padellus maximowiczii* во ВНИИСПК созданы новые доноры устойчивости косточковых к коккомикозу. Вишня Ливенская, Мценская, Новелла, Орлица, черешня Поэзия и клоновые подвои В-2-180, В-2-230, В-5-88, В-5-182 занесены в Госреестр (Джигадло, 2007).

В настоящее время районированы 4 клоновых подвоя: В-2-180, В-2-230, В-5-88, В-5-172, являющиеся гибридами вишни обыкновенной (сорт Владимирская) и подвойной формы ВП-1 (Золушка × *C. maackii*). Они обладают высоким процентом укоренения, высокой зимостойкостью корневой системы при искусственном промораживании (до 1,8 балла), высокой (0,9–1,7 балла) устойчивостью к коккомикозу (Голяева и др., 2007).

При изучении сортов и гибридов в последние годы в Центральном регионе России (Орловский государственный университет) выделены устойчивые к коккомикозу образцы, которые разделены следующим образом: высокоустойчивые (поражение от 0,5 до 1,50): 09-00, и 05-29; с повышенной устойчивостью (поражение от 1,51 до 2,50): Новелла, ЭЛС 14-1, 10-26, 10-29, ЭЛС Сюрприз, 05-00, 08-00, 09-23. За счет интрогрессии олигогенов иммунного к коккомикозу вида вишни Маака получены генотипы, которые даже в поколениях F₂ – F₄ проявляют устойчивость к болезни: высокую – 09-00, 05-29, повышенную – Новелла, ЭЛС 14-1, 10-26, 10-29, ЭЛС Сюрприз, 05-00, 08-00, 09-23. В качестве генотипов с оптимальным комплексом компонентов адаптивности и ценных хозяйственно-биологических признаков выделены ЭЛС Сюрприз, ЭЛС 14-1, 05-00, 05-29. Высокой экономической эффективностью при уровне рентабельности более 140 % характеризуются генотипы, полученные при использовании вишни Маака – Новелла, ЭЛС Сюрприз (Острикова, 2010).

В ГНУ Всероссийский НИИ люпина работы по устойчивости к грибным болезням выходят на передний план при создании адаптивных сортов вишни. Комплексную устойчивость

к грибным болезням проявили сорта Игрицкая, Шпанка Брянская, 2-11-9, Морель Брянская, Радонеж, Чудо-вишня, Д 54-26, Памяти Щербакова, Новелла (Каньшина, Астахов, 2008).

Во ВНИИГ и СПР им. И. В. Мичурина в селекции на устойчивость к коккомикозу перспективны отдаленные скрещивания с видами *P. maackii*, *Padus capulii* Cav., *Cerasus avium* (L.) Moench, *Cerasus pennsylvanica* L. f. [= *Padellus pennsylvanica* (L. f.) Erem. et Yushev], *Cerasus besseja*, вишне-черемуховыми сортами и формами: Харитоновская, Алмаз, Коралл, Луч, Устойчивая, Падоцерус Коралловый, Падоцерус Сладкоплодный, Падоцерус, Падоцерус-3, НЛ-2, Восторг; сортами и формами черешни: Надежда, 1314/11, Рубиновая Никитина, Весна, Козловская, 1-68, О-3, 1295/7, 1290/1, 1075/2, 4-68, 3-68, Ю-2, 1420/23, 1290/1, 1452/2, 1475/2. Высокой устойчивостью к коккомикозу (поражение не выше 1 балла) характеризуются сорта и формы вишни Памяти Вавилова, Акварель, Практичная; вишне-черемуховые гибриды Падоцерус «Б», 3385, Пушкинская, Джусси Фрут, Бриллиант, Фея; черешни 5-68, 1301/7, 1529/9, 1275/27, 1427/2, 1421/1, 1426/2, 1426/7, Орион, Краса Лета, Первенец, 8, 1275/14, Памяти Никитина, 1527/2, Итальянка. Для производственного испытания в условиях Средней полосы России рекомендуются сорта вишни Десертная Тихоновой, Харитоновская, Пушкинская и черешни Заря Жукова, Обильная, Родина, Итальянка с высоким адаптивным потенциалом, высококачественными плодами и высокой рентабельностью производства (Чмир, 2003).

В дальнейших исследованиях высокая степень устойчивости к коккомикозу отмечалась у сортов вишни Десертная Морозовой, Морозовка, Фея, Харитоновская и межвидового гибрида С-39-1 (поражение до 1,0 балла). В группу устойчивых (степень поражения 1,0–2,0 балла) вошли сорта вишни Жуковская, Муза, Подарок Учителям, Превосходная Веньяминова, Романтика, Стойкая, Шоколадница. У большинства изученных сортов и форм черешни выявлена высокая степень устойчивости к коккомикозу. Сорта Фатеж, Чермашная и Этика не имели признаков поражения, а сорта Ариадна, Венера, Данна, Донецкий Уголек, Заря Жукова, Итальянка, Краса Жукова, Новинка, Приусадебная Желтая и элитные формы О-3, Ю-2, 4-23, 6-9, 1420/23 поражались незначительно (до 1,0 балла). В группу устойчивых (степень поражения 1,1–2,0 балла) вошли сорта Аннушка, Валерий Чкалов, Иринка, Придонская. Сорта вишни Десертная Морозовой, Жуковская, Муза, Подарок Учителям, Превосходная Веньяминова, Фея, Харитоновская; сорта и элитные формы черешни Ариадна, Валерий Чкалов, Венера, Данна, Иринка, Итальянка, Краса Жукова, Новинка, Придонская, Приусадебная Желтая, Родина, 4-23, 6-9, 1420/23 характеризуются групповой устойчивостью к коккомикозу и монилиальной плодовой гнили (Абызова, 2009).

Во Всероссийском селекционно-технологическом институте садоводства и питомниководства (ВСТИСП, Москва) выделены сорта вишни Русинка, Юбилейная-3, Шакировская, Баллада, Полянка, Память Сахарова, слабо поражаемые коккомикозом (развитие болезни до 17%) (Карташова, 2009).

В Краснодарском крае, Северокавказском зональном научно-исследовательском институте садоводства и виноградарства (СКЗНИИСиВ) выделены лучшие по устойчивости к коккомикозу образцы черешни Винка, клон Дайбера Черная – 12-20, Киевская, 2-16, Аэлита, к монилиозу – Орлеанская Красавица, 13-23, Гинь Ранняя Риверса, Кавказская Плотная, Бигарро Тараса (Кузнецова, 2003).

Выявлены сорта вишни с высокой устойчивостью к коккомикозу: Избранница, Жуковская, Казачка, Конкурентка, Краснодарская Сладкая, Молодежная, Новелла, Нора, Чудо-вишня, Эффектная. По устойчивости к коккомикозу и монилиозу выделены сорта Избранница, Казачка, Чудо-вишня, Новелла и Эффектная (Говорущенко, 2009).

В результате селекционной работы, а также благодаря использованию метода биотехнологии в СКЗНИИСиВ получены отдаленные гибриды, на основе которых создана коллекция иммунных декоративных растений (более 200 образцов), обладающих оригинальными внешними признаками. Растения варьируют от карликовых, пригодных для выращивания в стиле бонсаи, до высоких с пирамидальной формой кроны. Цветки колокольчатые и розовидные, белые, розовые, красные, а также изменяющие окраску в процессе расцветания. Коллекция включает не только красивоцветущие растения, но и декоративно-лиственные. Среди первых особо выделяется несколько форм: 3-90 (*C. incisa* × *C. avium*

Бигарро Оратовского), 11-17 (*C. lannesiana* №1×*C. avium* Франц Иосиф), АИ-1 (*C. vulgaris* Студенческая × *C. lannesiana* № 2), *C. avium* Франц Иосиф × *C. lannesiana*, *C. lannesiana* × *C. avium* Франц Иосиф, 3-115 (*C. serrulata* Hally Tolivetta × *C. avium* Полянка), 10-15 (*C. lannesiana* × *C. avium* Франц Иосиф), клон ВСЛ-2, 58-VI-7 (*C. vulgaris* Булатниковская × 11-17 (*C. lannesiana* №1 × *C. avium* Франц Иосиф), АИ-71 (*C. vulgaris* Молодежная × *C. lannesiana* № 2) (Кузнецова, Воронов, 2010).

Проанализированы данные укореняемости зелеными черенками отдаленных гибридов 1-го и 2-го поколений от восточноазиатских видов из разных семей, предположительно устойчивых к коккомикозу. Высокий процент укореняемости в потомстве отмечен в тех комбинациях, где использовались *C. lannesiana* № 2 и вишня сахалинская доктор Мюллер (*C. sachalinensis* Edwin Muller, гибриды 6-34, 3-20, 3-65-1-68, 3-11-1), а также в семьях Булатниковская × 11-17 (*C. lannesiana* №1×*C. avium* Франц Иосиф), Молодежная × 7-41 (*C. lannesiana* × *C. avium* Франц Иосиф) № 23 и № 2 (Кузнецова и др., 2010).

По результатам тестирования эндофитной микробиоты наиболее высоким уровнем бактериальной активности характеризуются подвойные формы СВГ (показатель развития бактериальной микробиоты – 75,6%), ВСЛ-2 (66,7%), 5-40 (62,2%), Зеленый Шар (62,2%), Степной Родник (62,2%). Данные формы также имеют низкую частоту тестирования грибной и смешанной микробиоты (от 0 до 13,3%), а также невысокое значение процента отрицательных тестов (менее 40%) (Кузнецова и др., 2011).

В результате совместных с республикой Беларусь исследований размножены гибриды из семей Молодежная × АИ 11-18 (*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф), Норд Стар × АИ 11-17 (*C. lannesiana* № 2 × Франц Иосиф), Норд Стар × 3-112 (*C. serrulata* Hally Tolivetta × Полянка), Молодежная × АИ 11-18 (*C. lannesiana* № 2 × Франц Иосиф), представляющие собой третье поколение, потенциально обладающее высокой устойчивостью к коккомикозу (Кузнецова и др., 2011).

Привлеченные в результате экспедиции по Дальнему Востоку России образцы вишни оценены по устойчивости к болезни. Выделены образцы вишни сахалинской КП-8, КП-12, Курильск-4, курильской – Буревестник 1, Ветровое 1, Курильск 12, Сентябрьское 1 и Максимо-вича Парусное 2, Горячие Ключи, Горячие Ключи 1, Хмельницкий 2 со 100% эффективностью устойчивости (0 баллов при искусственном заражении популяциями и 50-ю клонами гриба), которые рекомендуются для селекции на устойчивость к коккомикозу (Ленивцева, 2011).

Основное направление селекции вишни и черешни за границей – это получение высококачественных, самофертильных сортов, плоды которых не растрескиваются, с длительным сроком хранения и транспортабельностью, пригодные для механизированной уборки, устойчивые к монилиальному ожогу *Monilinia* ssp., к коккомикозу *B. jaapii* и вирусу некротической пятнистости.

В Белоруссии при изучении устойчивости к коккомикозу среди 42 диких и полудиких видов косточковых выделено 9 иммунных форм: *Microcerasus tomentosa* (Thunb.) Erem. Et Yushev [= *Cerasus tomentosa* (Thunb.) Wall.], *Microcerasus glandulosa* var. *Japonica* (Thunb.) Erem. et Yushev [= *Cerasus japonica* (Thunb.) Lois], *P. maximowiczii*, *C. sachalinensis*, *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Padus virginiana* (L.) M. Roem, *P. virginiana* × *P. racemosa*, *Padus greyana*, *Padus serotina* Ehrh. и 9 высокоустойчивых – *P. maackii*, ВП-1, Возрождение, Падодерус, 30013, 30019, ЛЦ-5, 31470, ЦШ-50. Наиболее устойчивы к коккомикозу сорта вишни Глубокская, Звездочка, Комсомольская, Найраннейшая, Памяти Вавилова, Гриот Серидко, Тургеневка, Nord Star. Относительно устойчивы сорта черешни Аэлита, Белобокая Ранняя, Красавица, Орловская Розовая, Северная (Вышинская, 1984).

В последние годы выделен устойчивый к коккомикозу сорт вишни Живица (Гриот Остгеймский × Дениссена Желтая) (Сюбарова и др., 2002).

На Украине (Прикарпатье) из подвоев черешни меньше поражались формы Городецка (ПГ-1) и Жовта № 2, вишни – Лашківська (Л1) и Облочинська. В среднем по всем формам подвоев на конец вегетации сохранялось до 70% листового аппарата (Михайлевский, Дроник, 2004).

Исследования, проведенные в Никитском ботаническом саду (Украина), позволили выделить высокоустойчивые к коккомикозу образцы вишни Hindenbург, Уйфехертой Фюр-

тош, Подбельская, Обновленная, Lunered Mont Burhholder, Ночка 2, Д-41-47, 21/25, 21/26, 3/2, 3/11, 3/140, 3/150. По комплексу признаков для районирования в степной зоне Крыма рекомендуются следующие сорта и формы, способные давать хорошие урожаи даже в критические годы: Подбельская, Обновленная, Афродита, Уйфехертой Фюртош, Октава, Ночка 2, Вянок, Превосходная Веняминова, Анадольская, 21/25 и 21/26 (Лукичева, 2010). При оценке 510 образцов черешни и вишни (354 образца черешни и 156 образцов вишни) Никитского ботанического сада выделено 8 относительно устойчивых (до 2 баллов поражения при искусственном заражении) образцов черешни: Мускатная Красная, Орловская (3734), Планета, Полянка 1043, Ройяль 23/16, Ламори Гинь, Сладкая Сентябрьская, Цешенская Октябрьская и 1 образец вишни – Ранняя 2 (Ленивцева и др., 2010).

Разнообразие сортов черешни в Республике Молдова по поражаемости их коккомикозом среднее (32,2%). Более устойчивы к заболеванию сорта Карешова, Каштанка, Винка, Масловская и Поздняя Лермонтова (Чебан, 2005).

В 2001–2003 гг. в Литве (Институт садоводства) исследована устойчивость сортов вишни к коккомикозу. Стабильно устойчивы Big Starking, Griot Ukrainskij, Maraska, Samsonovka, Oblacinska, Vytėnų žvaigždė, Recta и M323 (Gelvonauskien et al., 2004)

Шесть подвоев и 12 сортов черешни из Чехословакии (Институт помологии Holovousy) были исследованы по устойчивости к биотическим и абиотическим факторам. Показано, что РНЛС – лучший из карликовых подвоев. Сорт Karešova среднеустойчив к коккомикозу (Blažková, 2004).

В 1997 г. около 100 генотипов оценены в Польше (Skierniewice). Исследования показали, что большая часть сортов была высоковосприимчива к коккомикозу. Четыре сорта Melitopolska, Fortuna, Minister Podbielski, Zagoriewskaja и 3 польских генотипа Jareniówka, Wloszkowice и Wtóbłe слабовосприимчивы к *B. jaapi*. Эти генотипы рекомендуется включать в селекционные программы (Hodun, Grzyb, 2000). В течение 2002–2003 гг. 107 сортов вишни из той же коллекции в Польше оценили по устойчивости к коккомикозу; 12 генотипов были устойчивы, из них 7 – высокоустойчивы: W 2/02, W 4/02, W 5/02, W 8/02, W 10/02, W 11/02 и W 12/02, 5 – среднеустойчивы: W 1/02, W 6/02, W 7/02, W 9/02 и W 13/02. Сорта Stevensbaer, Pomiaty Vavilova, Oblacińska высокоустойчивы к болезни, Vladimirskaja – среднеустойчива (Grzyb, Rozpara, 2004).

В 2004–2005 гг. в Венгрии изучен 21 сорт черешни. Минимальное поражение имели сорта Linda и 11/106 (Király, Szentpéteri, 2006).

В Болгарии с 1997 по 2003 г. изучали устойчивость 12 сортов черешни. Наиболее устойчив сорт PatriotcaKrima (Borovinova et al., 2007).

В Германии выделены 4 новых сорта вишни: Karneol (Köröser × Schattenmorelle), Morina (Köröser × Reinhardts Ostheimer), Safir (Schattenmorelle × Fanal) и Topas (Fanal × Kelleris 16) и три слаборослых клона: 5,55 (Köröser × клон 2,40), 13,122 (Kelleris16 × клон 17,5) и 19,130 (Köröser × Röhrigs Weichsel). По сравнению с сортом Schattenmorelle они более устойчивы к бурой гнили (*Monilinia* spp.) и пятнистости листьев (*B. jaapii*), хорошо подходят для консервирования и переработки (Wolfram, 2000). Изучили также 51 сорт вишни, 7 сортов черешни и 11 видов вишни. Виды *Prunus subhirtella*, *Prunus sargentii*, *Prunus serrulata* var. *spontanea*, *P. subhirtella pendula rosea*, *Prunus incisa*, *Prunus canescens*, *Prunus kurilensis*, *Prunus nipponica*, *Prunus maackii* высокоустойчивы (1 балл), сорт Almaz – 0 баллов поражения, Ciganus 59 – 2 балла, Morina – 2 балла, Paljus – 2 балла, Hartei – 1 балл, Karneol – 1 балл, Korai Pipacsmegegy – 1 балл, Köröser Gierstädt – 2 балла (Schuster, 2004).

Сорта вишни Morina, Köröser Gierstädt, Hartai и Karneol (устойчивость к коккомикозу – 2 балла) могут быть использованы в селекции на иммунитет. Тетраплоидный сорт Almaz высокоустойчив. Сорт Morina из Германии (Köröser × Reinhardts Ostheimer) может быть использован в производстве. Сорт толерантен к монилии. *P. maackii* рекомендуется как донор устойчивости (Schuster, 2008).

В Италии (провинция Бари) изучено 15 сортов черешни в 2003 г. Менее восприимчивы сорта Celeste и Giorgia (Romanazzi et al., 2005).

В США также изучают устойчивость черешни и вишни к коккомикозу. Образцы Almaz (Алмаз) и Gisela 6 [GI 148-1 (*Prunus cerasus* cv. Schattenmorelle × *Prunus canescens*)] в

первом поколении при свободном опылении показали высокую устойчивость к коккомикозу (Wharton et al., 2003; Wharton, Iezzoni, 2004).

Анализ литературы показывает, что устойчивый к болезни генофонд черешни и вишни как в России, так и за рубежом представлен достаточно обширно. Есть образцы с групповой устойчивостью к коккомикозу и монилиозу. Такие образцы вишни, как Алмаз (Алмаз), Новелла, Жуковская, Памяти Вавилова, Луч, Степной родник, Фея, Харитоновская, ВП-1, Рубин и др. устойчивы к болезни в различных регионах России и за рубежом. Сорты черешни Сладкая Сентябрьская и Цешенская Октябрьская устойчивы к болезни в Краснодарском крае и на Украине (Крым). С использованием выделенных в коллекции ВИР дальневосточных образцов вишни в селекцентрах созданы устойчивые к коккомикозу сортовые гибриды и подвои. Однако следует отметить, что изучение устойчивости к болезни проводится в большинстве случаев в полевых условиях; как правило, не отмечается тип устойчивости, не учитывается изменчивость популяций патогена. Анализ устойчивости проводится при беккроссных скрещиваниях сортов вишни и черешни с вишней Маака.

Наследование устойчивости черешни и вишни к коккомикозу

Работы по наследованию устойчивости к коккомикозу единичны и преимущественно описывают результаты экспериментов с вишней Маака. В селекцию этот вид был вовлечен еще И. В. Мичуриным. При скрещивании вишни степной с черемухой Маака (вишня Маака) И. В. Мичурин получил Церападус № 1. В дальнейшем был получен ряд Церападусов и Падоцерусов. О. С. Жуковым во ВНИИСиГПР в результате отбора из гибридной популяции (Падоцерус М × вишне-черешня Новоселка) × Памяти Вавилова получен гибрид А-135 (Алмаз). На его основе созданы устойчивые к коккомикозу адаптивные доноры, подвои и сорта. Сорт имеет ген устойчивости к коккомикозу А. Впоследствии получили вишне-черемуховые гибриды, которые наряду с устойчивостью в данном регионе к этой опасной болезни обладали хорошим качеством плодов: Бриллиант, Коралл, Луч, Степной родник, Фея, Харитоновская и др. (Жуков, Щекотова, 1981; Жуков, Харитонова, 1988).

От беккроссных скрещиваний сортов вишни Памяти Вавилова, Любская, Владимирская, Золушка, Муза, Тургеневка и др. с донорами F_1 и F_2 во ВНИИСПК создан гибридный фонд, выделены и размножены перспективные сеянцы (F_2 и F_3). Сравнение поражения листьев и в целом деревьев отборных сеянцев гибридов F_2 и F_3 не показало достоверных различий, у F_2 они составляли соответственно 2,05 и 2,00 балла, у F_3 – 2,07 и 2,00. Не выявлены также различия по устойчивости к коккомикозу между реципрокными комбинациями как у гибридов F_2 , так и у F_3 . В связи с увеличением возраста деревьев, ухудшением их общего состояния, массовым накоплением возбудителя коккомикоза значительная часть высокоустойчивых гибридов проявила среднюю устойчивость. Число высокоустойчивых форм снизилось с 34,21 до 15,79% у F_2 и с 40,74 до 14,81% – у F_3 . Таким образом, при беккроссных скрещиваниях гибридов этих видов (мать – вишня обыкновенная) генетический потенциал признака устойчивости вишни Маака сохраняется на достаточно высоком уровне не только во втором (F_2), но и в третьем (F_3) поколениях (Федотова, Колесникова, 2001).

Изучили наследование устойчивости к болезни у сорта Csengödi. В качестве материнских сортов использовали Érdibötermö, Meteorkorai, Érdinagygyümölcsü, М 221, III-43/60, IV-2/152, отцовскими сортами служили Csengödi, Érdibötermö, Meteorkorai и IV-2/152. Выделено 35 устойчивых сеянцев, 13 были толерантны (Apostol, 2000). Csengödi рекомендуется в качестве отцовской формы, а устойчивость к коккомикозу у вишни определяется рецессивными полигенами (Apostol, 2000; Apostol, 2000; Apostol, 2008).

Полигенной устойчивостью к коккомикозу обладают образцы Падоцерус «Б», Пушкинская, Акварель, Джусси Фрут, Бриллиант, Фея, Практичная, Памяти Вавилова, Харитоновская, Устойчивая, Зеленоглазка (Чмир, 2003).

К преимуществу плодовых растений относится возможность вегетативного размножения устойчивых генотипов для целей селекции и генетики. Однако есть и много недостатков. Так, для анализа наследования устойчивости у образцов видов вишни необходимы межвидовые скрещивания, которые удаются чаще всего при использовании культуры зародышей. При

этом получить достаточное для генетического анализа количество сеянцев довольно сложно. Популяции возбудителя коккомикоза различаются по генам вирулентности, что необходимо учитывать особенно при вовлечении в гибридизацию видов вишни. Раса 4 поражает сорт Алмаз, в последние годы выделены клоны, которые поражают и ранее иммунные образцы дальневосточных видов вишни курильской, сахалинской, Маака, *C.serrulata*. Кроме того, дифференцируются по устойчивости к заболеванию и различные образцы видов вишни. Образцы с поражением до двух баллов также необходимо изучать более детально (оценить возможную горизонтальную устойчивость по интенсивности спороношения, латентному периоду, устойчивости к популяциям, расам и клонам гриба).

Таким образом, рациональная концепция селекции на устойчивость к коккомикозу предусматривает прежде всего расширение генетического разнообразия возделываемых сортов. Запас эффективных генов устойчивости может пополняться за счет изучения мировой коллекции культурных растений, интрогрессии устойчивости от дикорастущих родичей, а также за счет форм, созданных с помощью традиционных и биотехнологических методов.

Список литературы

- Абызова А. А.* Хозяйственно-биологическая оценка сортов и форм вишни и черешни в условиях Центрально-Черноземного региона: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Мичуринск, 2009. 23 с.
- Бондаренко А. И.* Особенности развития и распространения сумчатой стадии гриба-возбудителя коккомикоза косточковых // Вопросы защиты растений. Т. 2. Кишинев, 1973. С. 72-74.
- Вавилов Н. И.* Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. Ключи к нахождению иммунных форм // Известия Академии наук СССР. Серия биологическая. 1961. № 1. С. 117-157.
- Вавилов Н. И.* Проблемы иммунитета культурных растений. М.-Л., 1964. Т. 1У. 448 с.
- Вавилов Н. И.* Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Наука, 1986. 520 с.
- Ван дер Планк Я.* Устойчивость растений к болезням М.: Колос, 1972. 254 с.
- Вышинская М. И.* Исходный материал для селекции вишни и черешни на устойчивость к коккомикозу: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Самохваловичи, 1984. 18 с.
- Говорущенко С. А.* Оптимизация сортимента вишни в условиях Краснодарского края: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Краснодар, 2009. 24 с.
- Голяева О. Д.* Использование отдаленной гибридизации в селекции вишни на устойчивость к коккомикозу: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Мичуринск, 1992. 18 с.
- Голяева О. Д., Джигадло Е. Н., Колесникова А. Ф.* Устойчивость к коккомикозу гибридного потомства вишни в полевых условиях и при искусственном заражении // Пути интенсификации садоводства и селекция плодовых и ягодных культур. 1989. С. 61-68.
- Гуляева А. А., Джигадло Е. Н., Джигадло М. И.* Клоновые подвои для вишни и черешни селекции ГНУ ВНИИСПК // Селекция и сорторазведение садовых культур. 2007. Сайт ВНИИСПК.
- Джигадло Е. Н.* Совершенствование методов селекции, создание сортов вишни и черешни, их подвоев с экологической адаптацией к условиям центрального региона России // II Вавиловская Международная конференция «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке», СПб., 2007. С. 447-448.
- Вольвач П. В., Куприй А. В.* Болезни вишни и черешни // Защита растений. 1977. № 7. С. 48.
- Жуков О. С., Харитонова Е. Н.* Селекция вишни. М. Агропромиздат, 1988. 141 с.
- Жуков О. С., Щекотова Л. А.* Вишне-черемуховые гибриды и их использование в селекции вишни // Тр. ЦГЛ им. И. В. Мичурина. Мичуринск, 1981. С. 101-107.
- Ищенко Л. А.* Внутривидовая изменчивость *Coccomyces hiemalis* Higg. возбудителя коккомикоза вишни // Микология и фитопатология. 1971. Т. 5. Вып. 3. С. 301-303.
- Каньшина М. В., Астахов А. А.* Адаптивность сортов вишни и черешни в условиях Брянской области // Проблемы агроэкологии и адаптивность сортов в современном садоводстве России. Конференция 2008. Сайт ВНИИСПК.
- Карташова О. Н.* Зимостойкость и продуктивность новых сортов вишни в условиях Нечерноземья: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Москва, 2009. 26 с.
- Колесникова А. Ф., Вехов Ю. К., Федотова И. Э., Джигадло Е. Н.* Создание сортов и подвоев вишни на новой генетической основе // Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования. Материалы второго Международного симпозиума 16-20 июня 1997 г. Пушино. Т. 4. С. 325-327.

- Колесникова А. Ф., Джигадло Е. Н. Результаты селекции вишни за 40 лет // Селекция и сорторазведение садовых культур. Орел: ВНИИСПК, 1995. С. 168-178.
- Колесникова А. Ф., Джигадло Е. Н. Улучшение сортимента и задачи селекции вишни в Центральном и Центрально-Черноземном регионах России // Совершенствование сортимента и технологии возделывания косточковых культур. Тез. докл. и выступлений на научно-методической конференции. Орел, 14-17 июля 1998. Орел, 1998. С. 97-99.
- Колесникова А. Ф., Джигадло Е. Н., Федотова И. Э. Создание экологически чистых адаптивных сортов и подвоев вишни для центрального и центрально-черноземного регионов России // Плодоводство на рубеже XXI века. Минск, 2000. С. 59-61.
- Колесникова А. Ф., Михеева М. В., Трофимова Т. А. Культура вишни в Средней полосе РСФСР // Культура вишни в Средней полосе СССР. Материалы совещания 28–30 июня 1983, Орел. М.: Наука, 1985. С. 10-13.
- Колесникова А. Ф., Щекотова Л. А. Особенности наследования устойчивости к коккомикозу у гибридов между вишней и черемухой // Сборник науч. работ ВНИИС им. И. В. Мичурина. Мичуринск, 1985. Вып. 44. С. 12-15.
- Кузнецова А. П. Оценка устойчивости сортов и гибридов черешни к монилиозу и коккомикозу: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Краснодар, 2003. 25 с.
- Кузнецова А., Воронов А. Декоративные формы вишни // Цветоводство. 2010. № 2. С. 12-14.
- Кузнецова А. П., Ефимова И. Л., Ленивецова М. С., Кухарчик Н. В., Кастрицкая М. С. Разработка методов, ускоряющих селекцию косточковых плодовых культур на адаптивность // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2011. № 12 (6). 9 с.
- Кузнецова А. П., Коваленко Н. Н., Воронов А. А. Выделение подвоев, легко размножающихся зелеными черенками, из коллекции устойчивых к коккомикозу отдаленных гибридов рода *Cerasus* Mill. // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2010. № 5 (4). 6 с.
- Кузнецова А. П., Ленивецова М. С., Маслова М. В., Еремина О. В. Иммунологический подход к созданию высокоадаптивных форм косточковых культур // Плодоводство и виноградарство Юга России. 2011. № 10 (4). 7 с.
- Ленивецова М. С. Устойчивость дальневосточных видов вишни и черемухи к коккомикозу (*Coccomyces hiemalis* Higgins) // II Вавиловская Международная конференция «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке». СПб., 2007. С. 173-174.
- Ленивецова М. С. Генофонд косточковых культур ВИР в селекции на устойчивость к коккомикозу (*Blumeriella jaarii* (Rehm) Arx.) // Научное обеспечение развития АПК в условиях реформирования. Сб. науч. трудов СПАУ. СПб., 2009. С. 99-101.
- Ленивецова М. С. Изучение устойчивости косточковых культур к коккомикозу // Метод. указания. СПб.: ВИР, 2010. 28 с.
- Ленивецова М. С. Устойчивость дальневосточных видов рода *Prunus* к коккомикозу // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С. 143-149.
- Ленивецова М. С., Кузнецова А. П., Маслова М. В. Роль иммунологических исследований в создании высокоадаптивных форм косточковых культур // Агро XXI. 2010. № 10-12. С. 8-11.
- Ленивецова М. С., Орехова В. П., Лукичева Л. А. Устойчивость сортов черешни и вишни к коккомикозу (*Coccomyces hiemalis* Higg.) // Каталог мировой коллекции ВИР. 2010. Вып. 799. 18 с.
- Лукичева Л. А. Коллекция вишни как исходный материал для селекции // Труды Никитского ботанического сада. 2010. Т. 132. С. 129-136.
- Михайлевський М. В., Дроник Н. І Насіннєві підщепи черешні та вишні для Наддністрянщини і Прикарпаття // Збірник наукових праць. 2004. В 12. С. 66-69.
- Острикова О. В. Особенности адаптивности генотипов подрода *Cerasus* Focke в неблагоприятных погодных-климатических условиях Центрального региона России: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Орел, 2010. 33 с.
- Плотникова Т. С. Биоогические особенности возбудителя коккомикоза вишни и черешни и меры борьбы с болезнью в условиях Полесья и лесостепи Украины: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Киев. 1981. 18с.
- Прохоров В. П. Морфолого-культуральные особенности гриба *Coccomyces hiemalis* Higg. // Микология и фитопатология. 1972. Т. 6. Вып. 5. С. 402-406.
- Сюбарова Э. П., Сулимова Р. М., Вышинская М. И. Сорт вишни Живица // Сад Мордовии. 2002. Сайт о садоводстве.
- Федотова И. Э. Использование некоторых видов рода *Cerasus* Mill. в селекции вишни на устойчивость к коккомикозу и адаптивность к условиям среды: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Брянск, 2000. 28 с.

- Федотова И. Э., Колесникова А. Ф. Интрогрессия генов устойчивости к коккомикозу вишни Маака в геном вишни обыкновенной – перспективный метод селекции сортов. // Вестник Башкирского университета. 2001. № 2 (1). С. 167-170.
- Федотова И. Э., Колесникова А. Ф. Реконструкция геномов культивируемых видов подсемейства *Rubinoideae* на основе интрогрессии хозяйственно ценных генов // II Вавиловская Международная конференция “Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке”. СПб., 2007. С. 617-619.
- Чебан Е. Биологические особенности черешни и улучшение сортимента в условиях республики Молдова: Автор. дис. ... д-ра с.-х. наук. Кишинев, 2005. 22с.
- Чеботарева М. С. Состав генофонда родов *Cerasus* Mill., *Padus* Mill. и *Microcerasus* Webbemend. Sprach по устойчивости к коккомикозу в связи с задачами селекции: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1986. 18 с.
- Чмур Р.А. Хозяйственно-биологическая оценка вишни и черешни в Средней полосе России: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Мичуринск. 2003. 22 с.
- Ackerman P. Proeline opadavalny listy tresnia visnf // Ovoc. Zelin. 1966. Bd 14. N 4. S. 107.
- Apostol J. Hungarian resistance breeding in sour cherries. ACTA HORT. 2000. 538 (1). P. 363-365.
- Apostol J. Breeding resistant sour cherry varieties in Hungary // Hungarian Agricultural Research. 2000. № 1. P. 16-19.
- Apostol J. New sweet and sour cherry selections in Hungary // ISHS Acta Horticulturae 795: V International Cherry Symposium. 2008. P. 75-78;
- Blažková J. Resistance to abiotic and biotic stressors in sweet cherry root stocks and cultivars from the Czech Republic // J. Fruit Orn. Plant Res. 2004. V. 12. P. 303-311.
- Borovinova M., Christov N., Nyéki J. Some biological properties of new sweet cherry cultivars in Bulgaria and their susceptibility to *Blumeriella jaapii* // International Journal of Horticultural Science. 2007. 13. № 3. P. 95-97.
- Flor H. H. The complementary genetic system in flex and flex rust // Adv. Genet. 1956. V. 8. № 1. P. 29 – 54.
- Hodun G., Grzyb Z. S. Field evaluation of susceptibility to *Blumeriella jaapii* of selected sour cherry cultivars // Acta Hort. 538 (1) : 2000. P. 151-154.
- Gelvonauskiene D., Stanys V., Staniene G. Resistance stability to leaf diseases of sour cherry varieties in Lithuania // J. Fruit Orn. Plant Res. 2004. V. 12. P. 295-301.
- Grzyb Z. S., Rozpara E. Field evaluation of the susceptibility to *Blumeriella jaapii* and *Glomerella cingulata* and some biological properties of newly selected sour cherry genotypes // J. Fruit Orn. Plant Res. 2004. V. 12. P. 313-319.
- Király K., Szentpéteri T. *Blumeriella jaapii* (Rehm.) var. (Arx) infection of some sweet cherry cultivars in two years with different precipitation conditions // International Journal of Horticultural Science. 2006. 12. № 3. P. 37-39.
- Romanazzi G., Murolo S., Branzanti B. Resistance of sweet cherry to corineum and cherry leaf spot // APS Annual Meeting August 3 Austin. Texas, 2005
- Schuster M. Investigation of resistance to leaf spot disease (*Blumeriella jaapii*), in cherries // J. Fruit Orn. Plant Res. V. 12. 2004. P. 275-279.
- Schuster M. New sour cherry cultivars from Dresden-Pillnitz // ISHS Acta Hort. 795: V International Cherry Symposium. 2008. P. 83-86
- Wolfram B. Sour cherry breeding at Dresden–Pillnitz // HS Acta Hort. 538: EUCARPIA symposium on Fruit Breeding and Genetics. 2000. V. 2. P. 35-38.
- Wharton P., Iezzoni A. Development of a protocol for screening cherry germplasm for resistance to cherry leaf spot // Acta Hort. (ISHS). 2004. 667. P. 509-514.
- Wharton P. S., Iezzoni A., Jones A. L. Screening cherry germ plasm for resistance to leaf spot // PlantDisease. 2003. V. 87. № 5. P. 471-477.

ДОНОРНО-АКЦЕПТОРНАЯ СИСТЕМА РАСТЕНИЙ КАК ФУНКЦИОНАЛЬНО-ДОМИНИРУЮЩИЙ КРИТЕРИЙ ПРОДУКТИВНОСТИ И СТРЕСС-УСТОЙЧИВОСТИ

Э. А. Гончарова

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: e.goncharova@vir.nw.ru

Резюме

Приведен ретроспективный анализ собственных экспериментальных данных и основных литературных обзоров по изучению функционирования донорно-акцепторной системы у культурных растений. С использованием изотопных, биофизических, физиолого-биохимических и анатомических методов показаны поглощение, транспорт и перераспределение воды и питательных веществ в период плодоношения растений. Впервые определена роль донора и акцептора в функционировании растения в разных условиях среды. Раскрыты важнейшие физиолого-генетические механизмы устойчивости и адаптации к экстремальным воздействиям в зависимости от плодонагрузки растений.

Ключевые слова: донорно-акцепторная система, продуктивность, адаптация

DONOR-ACCEPTOR SYSTEM OF PLANTS AS FUNCTIONAL-DOMINANT CRITERION OF PRODUCTIVITY AND STRESS RESISTANCE

E. A. Goncharova

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: e.goncharova@vir.nw.ru

Summary

It is given analysis own experimental data and main literature reviews on investigation of function donor-acceptor system in cultivated crops. By use isotope, biophysics, physiology and anatomic methods it is shown uptake, transport and over-review of water and nutritional components at fruiting period. For the first time detected the role of donor and acceptor in function of plant in different environments. It is shown main physiology and genetics mechanisms of adaptation to extreme influence on the basis of fruitfulness of plants.

Keywords: donor-acceptor systems, productivity, adaptation.

Введение

Основоположником концепции и морфогенетической модели, в которую были положены представления об организации и регуляции донорно-акцепторных отношений в растении, был академик РАН А. Т. Мокронос (1978, 1981, 1982). Его фундаментальные работы и научно-практическое видение как физиолога-эколога, объединяющее взгляды его соратников и учеников, позволило постулировать следующее. История растениеводства – это процесс постоянной корректировки и изменения донорно-акцепторного баланса у сельскохозяйственных растений. Концепция донорно-акцепторных отношений позволяет, во-первых, заблаговременно предсказать величину и качество урожая, в зависимости как от абиотических, так и от биотических факторов. Во-вторых, она создает основу для целенаправленного контроля и управления формированием фотосинтетического аппарата растений, ростом и разви-

тием хозяйственно ценных органов и тем самым – повышения продуктивности растений (International Symposium “Sink-Source relationships In Plants”, Kaliningrad, Russia, 2007).

Однако в этой проблеме, как отмечено выше, имеются малоизученные механизмы, обеспечивающие согласованное функционирование органов, производящих, транспортирующих, потребляющих и запасающих ассимиляты, интегрирующие и регулирующие транспорт и распределение веществ, а также контролирующие аттрагирующую активность акцепторов. В связи с этим возникала необходимость четкого определения роли доноров и акцепторов в функционировании растения как донорно-акцепторной системы. В наших многоплановых экспериментах особое внимание было уделено изучению именно этих аспектов, что отражено в наших основных обзорах (Гончарова, 1986, 1995, 2005, 2011).

Донорно-акцепторные связи вегетативных и генеративных органов, проявляющиеся в конкурентных взаимоотношениях и аттрагирующей активности, мы полагаем, являются ведущими механизмами в адаптации растений к разным экологическим стрессам (засуха, жара, засоление и др.). Поэтому изучение и выяснение механизмов эндогенной регуляции, координации функций различных органов и физиологических процессов в системе целого растения имеет первостепенное значение. Особо актуально изучение этих вопросов в репродуктивный период развития и плодоношения растений в изменяющихся условиях окружающей среды. Однако физиологическая сущность и закономерности этих процессов у растений, как в оптимальных условиях произрастания, так и в стрессовых, еще мало изучены, хотя именно этой стороне жизнедеятельности растений принадлежит ведущая роль в формировании ими продуктивности и устойчивости к различным неблагоприятным факторам среды.

В 1951 г. была опубликована первая физиологическая работа (Туманов, Гареев, 1951), где на основании своих экспериментов авторы сделали заключение, что образование плодовых органов существенно изменяет многие физиолого-биохимические процессы растительного организма. В последующие годы появлялись еще единичные публикации, в которых отмечалось влияние плодов на отдельные стороны жизнедеятельности других – вегетативных – органов растения и в первую очередь – листьев. Так, в этих работах указано на увеличение интенсивности фотосинтеза в период плодоношения у подсолнечника, яблони и других многолетних растений, а также на различия у плодоносящих и бесплодных растений в азотно-углеводном обмене, в поглощении и распределении фосфатов. Нами впервые отмечено (Гончарова, 1975) влияние плодов на отдельные особенности водного режима растений в связи с условиями почвенного питания плодовых растений.

Следует обратить внимание на то, что лишь в последнее десятилетие заметно увеличилось число публикаций, особенно в зарубежной литературе, посвященных изучению донорно-акцепторных отношений в растениях и прежде всего – метаболическому взаимодействию органов.

Причины этих взаимодействий, вероятно, можно объяснить особой биологической значимостью генеративных органов для растения в эволюционном аспекте. У культурных растений в процессе селекции человек гипертрофически увеличил биомассу именно плодов, практически не изменив мощность фотосинтетического аппарата, что привело к усилению напряженности функционирования донорно-акцепторной системы у растений. Особо это касается, вероятно, сочноплодных сельскохозяйственных культур, имеющих большую биомассу генеративных органов. Последнее послужило выбором объектов в наших экспериментах.

Однако в литературе практически отсутствуют сведения о характере изменений в донорно-акцепторных метаболических отношениях при экстремальных воздействиях в системе плодоносящего растения, ибо рассмотренные выше исследования проведены лишь при оптимальных условиях среды (Гончарова, 1986).

Топография транспорта воды и питательных веществ в системе плодоносящего растения: взаимоотношения донора и акцептора

Такие вопросы, как передвижение веществ в период плодоношения и влияние экологических стрессов на этот транспорт, освещены в литературе пока недостаточно полно, что отражает общую малочисленность исследований в этой области. Так, до недавнего времени лишь в единичных работах рассматривались закономерности передвижения пластических веществ из листьев в плоды в период роста и созревания последних. Причем, если одни авторы указывали на быстрое и значительное передвижение ассимилятов из листьев в плоды (Беликов, 1958; Linck, Sudia, 1962), то другие отмечали небольшую скорость этого транспорта (Гродзинский, 1959).

Вообще продвижению веществ в растении посвящена довольно обширная литература, особенно со времени разработки метода радиоактивных изотопных меток, позволяющего оценивать передвижение веществ прямым путем. Подчеркивая важную роль транспорта веществ в осуществлении саморегуляции организмом своих функций путем взаимосвязи органов между собой, следует иметь в виду и другую важную сторону – эндогенную регуляцию самого транспортного процесса в растении. Поэтому не случаен интерес многих исследователей к выяснению возможностей активного влияния на транспортные потоки у растений.

Так, появляются и поражают своей фундаментальностью монографические обзоры А. Л. Курсанова (1976, 1984), крупные наукоёмкие обзоры А. Т. Мокроносова (1978, 1981, 1982) и других, отражающие строение и функции растительных организмов в связи с разными аспектами его жизнедеятельности (Жолкевич, 1968; Гродзинский, 1983; Куперман, 1987; Гамалей, 1997, 2002; Кузнецов, 2005; Чиков, 1987, 2009; Роньжина, 2005 и др.).

Одним из важнейших звеньев метаболизма растений, связанных с механизмами саморегуляции своих функций (в том числе и плодонагрузки), является транспорт различных веществ, в том числе и воды, главным образом осуществляющий донорно-акцепторные связи в растении (Гончарова, 1986, 1995).

Передвижение воды по различным органам растения исследовано еще слабее. Широко известно мнение о том, что вода и растворенные в ней вещества движутся по растению в едином потоке, т. е. с одинаковой скоростью. Однако есть данные, свидетельствующие о значительно меньшей, чем для других веществ, скорости ее транспорта и об относительной независимости потоков воды и ассимилятов в организме. О передвижении воды между вегетативными и генеративными органами и зависимости ее транспорта от внешних условий (в том числе и экстремальных) опубликованных сведений практически не было. Подробный обзор литературы в этом аспекте сделан автором (Гончарова, 1995, 2005, 2009).

В своих многолетних исследованиях мы сосредоточили внимание на изучении донорно-акцепторных взаимосвязей разных органов и их роли в формировании продуктивности и устойчивости, исследуя основные метаболические процессы при адаптации их к экстремальным условиям произрастания разных представителей сельскохозяйственных культур.

В этой связи, начиная с 1975 года, мы провели первые эксперименты при изучении транспорта к плодам ряда веществ и воды, индикаторно меченных радиоактивными изотопами (Гончарова, 1975). В качестве объектов использовали саженцы персика и яблони – ^{32}P , растения земляники, томатов и кабачка – ^3H , ^{14}C , ^{36}Cl , служащие удобными моделями для такого рода экспериментов (Гончарова, 1986, 1995, 2005).

Следует отметить, что главным отличием наших экспериментов от других исследований явилось многоплановое изучение основных функционально-структурных изменений в системе целого плодоносящего растения при разных экстремальных воздействиях (засуха, высокая температура, засоление и др.). С другой стороны, использование современных методов, в том числе и биофизических (Гончарова, Удовенко 1989), позволило нам достоверно

изучить поглощение, транспорт и перераспределение воды, ассимилятов и других веществ между органами, их фотосинтетическую деятельность, гормональный баланс и связанную с ними ростовую активность в период плодоношения, а также некоторые физиолого-биохимические и анатомические изменения, приводящие к опадению генеративных органов, обуславливающих снижение продуктивности растений (Гончарова, 1976, 1986; Гончарова, Удовенко, 1981; Удовенко, Гончарова, 1982).

Результаты многолетних экспериментов (1975–2005 гг.) на представителях различных ботанических семейств и видов позволили нам сформулировать ряд принципиально важных положений, характеризующих транспорт веществ у культурных растений в разных (оптимальных и экстремальных) условиях среды. Некоторые из этих положений сформированы впервые нами, а в дальнейшем получили подтверждение в выводах других исследователей (Гончарова, 1986, 1995, 2005).

Таковыми положениями можно назвать следующие. В растениях потоки веществ (воды, органических и неорганических соединений) движутся в основном не непосредственно от корня к плоду, а проходят путь корень (стебель) – лист – плод. Барьерную роль перед плодом на этом пути выполняют наиболее близко расположенные к плоду («питающие») листья. Возможное биологическое значение этого барьера – метаболическая защита листом наиболее важного (для вида) в организме функционального элемента – зародыша (семени в растущем плоде) – от возможного попадания в него нежелательных и вредных продуктов метаболизма. Реальность осуществления транспорта веществ по такому пути подтверждают результаты серии наших опытов с изотопами ^3H , ^{14}C и ^{36}Cl на растениях земляники, томата и кабачка.

Наши эксперименты показали, что интенсивность потоков воды и других веществ в нормальных условиях вегетации к метаболически активным органам значительно выше, чем к утратившим свою актуальность органам (показано на старых и функционально активных листьях, растущих и закончивших рост плодах, нормальных и дефектных семенах в плоде).

Экспериментально установлено, что при экстремальных условиях снижается интенсивность транспорта воды и других веществ в растении, вследствие чего возрастает конкуренция органов (в частности, плодов) за потоки к ним веществ. При этом возрастает аттрагирующее влияние плодов, приводящее к ускорению притока веществ к ним (рис. 1).

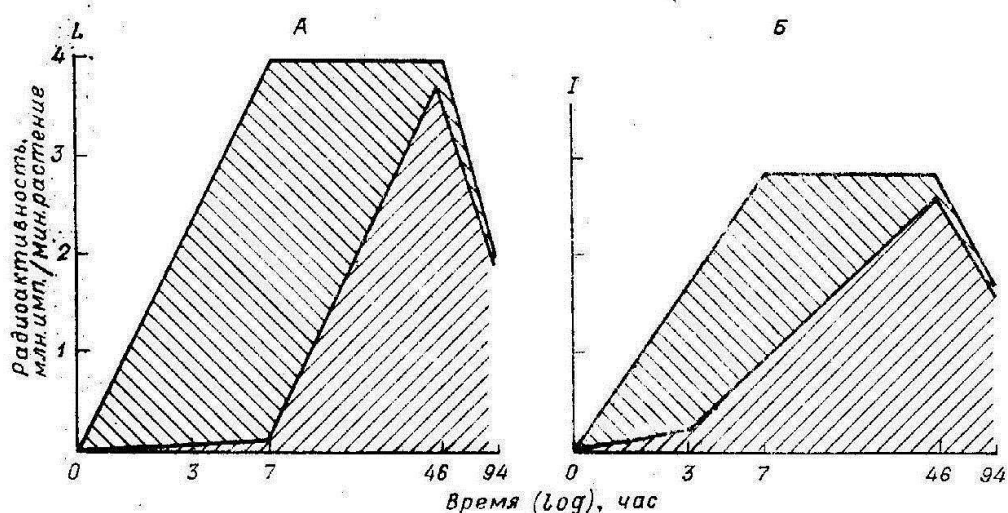


Рис. 1. Изменение суммарной радиоактивности растительной массы томатов в контроле (А) и при засухе (Б)

Возникает вопрос: какие механизмы лежат в основе регуляции транспорта веществ в растении от листьев к плодам и распределения их между отдельными плодозэлементами в различных условиях среды?

В немногочисленных публикациях по этому вопросу высказывается одинаковое предположение, что движущая сила этого транспорта – концентрационный (для органических веществ) или гидродинамический (для воды) градиент. Концентрационный градиент создается в результате того, что поступающие в растущие плоды различные пластические вещества быстро вовлекаются в синтетические процессы при новообразовании биомассы этих органов. Действительно, с момента начала роста генеративных органов они становятся центрами наиболее активных метаболических реакций, а темпы нарастания их биомассы более высокие, чем у вегетативных органов, как это было показано нами на томатах (Гончарова, Удовенко, Яковлев, 1979; Гончарова, 1986;).

Таким образом, аттрагирующая способность плодов, как концевой двигателя транспорта к ним пластических веществ, определяется интенсивным синтезом высокомолекулярных соединений (белка, крахмала и т. д.) в клетках плода и создаваемым вследствие этого градиентом концентрации транспортных форм ассимилятов (сахарозы, аминокислот и т. д.) в системе лист – плод. Более интенсивно идущий синтез в растущих плодах объясняет и причину того, почему в нормальных условиях к ним направлен и более активный поток ассимилятов.

Общее ослабление интенсивности передвижения веществ в экстремальных условиях (см. рис. 1) легко объяснимо, так как транспорт ассимилятов является энергозависимым процессом, а энергетический баланс растений в стрессовых условиях значительно ухудшается (Удовенко, 1973). Кроме того, как будет показано далее, при неблагоприятных условиях заметно изменяется и анатомическое строение проводящих путей, снижающее их «пропускную способность».

Мы попытались определить в разных вариантах наших опытов с томатами величину сосущей силы листьев и плодов. Полученные результаты показали, что существует градиент этой величины между плодом и листом и что в условиях засухи величина этого градиента была в ряде случаев больше, чем в контрольном варианте (см. табл. 1).

Таблица 1. Сосущая сила листьев и плодов томатов

| Сорт | Плодо-нагрузка | Контроль | | | Засуха | | |
|---------------------------|----------------|-----------------------|------|-----------------------|-----------------------|------|-----------------------|
| | | сосущая сила (P), атм | | ΔP , атм плод | сосущая сила (P), атм | | ΔP , атм плод |
| | | лист | плод | лист | лист | плод | лист |
| Ленинградский скороспелый | Полная | 3,9 | 3,9 | 0 | 2,2 | 3,5 | 1,3 |
| Юрмалас | « | 3,7 | 4,4 | 0,7 | 3,6 | 4,5 | 0,9 |
| Ленинградский скороспелый | « | 3,4 | 4,5 | 1,1 | 3,1 | 3,7 | 0,6 |
| | Средняя | 2,3 | 3,1 | 0,8 | 3,9 | 4,6 | 0,7 |
| Юрмалас | Слабая | 4,2 | 4,6 | 0,4 | 4,1 | 4,5 | 0,4 |
| | Полная | 3,3 | 3,6 | 0,3 | 4,3 | 4,4 | 0,1 |
| | Средняя | 3,4 | 3,1 | 0,3 | 2,8 | 4,2 | 1,4 |
| | Слабая | 3,2 | 3,5 | 0,3 | 2,5 | 4,4 | 1,7 |
| Среднее | | – | – | 0,41 | – | – | 0,88 |

Вероятно, градиент сосущей силы или связанных с ней других гидростатических параметров – водного, осмотического потенциалов, тургорного давления и т. д. – может быть

одним из концевых двигателей потока воды к плодам. Создаваться он может, вероятно, на базе различия концентрации в плодах и листьях веществ с разными гидрофильными свойствами, образующихся в метаболических реакциях. Разнобой же полученных у нас данных по отношению величин ΔP в контроле и на засухе может быть связан с тем, что в разных случаях в варианте засухи в определение попали либо плоды растущие, либо потенциально «предназначенные» к опадению и потому метаболически подавленные.

Говоря о градиентах (концентрационных, гидростатических) как двигателях транспорта веществ и воды в растении, следует отметить, что, видимо, именно наличие таких градиентов – причина того, что ассимиляты и вода, легко поступающие в плоды, назад из них практически не экспортируются, как это было также обнаружено в наших экспериментах (Гончарова и др., 1979; Гончарова, 1986).

У растений в ходе онтогенеза происходит поэтапная смена направления массового потока воды и других питательных веществ: на ранних этапах развития преобладает их отток в корни, далее запрос корня ослабевает, но увеличивается отток в растущие листья и апикальную меристему, а в период роста они аттрагируются в направлении последних.

Следовательно, генетически детерминированная регуляция водного режима растений направлена на поддержание более благоприятных его условий у функционально и биологически наиболее важных органов (Гончарова, 1995, 2005, 2011).

Использование радиоизотопной метки (ТНО) позволило нам определить маршруты транспорта воды в плодоносящем растении и ее локализацию в разных органах растений (томат, кабачок и др.). Последнее продемонстрировано в опытах на кабачках (табл. 2).

Таблица 2. Поступление меченой воды (ТНО) в основные элементы плодов кабачка разного возраста

| Элементы плода | Радиоактивность (имп./мин на 1 г внутритканевой воды) после введения метки ТНО в плодонос через различные интервалы времени | | | |
|----------------|---|----------|-----------------------|----------|
| | 40–42-дневный возраст | | 82–85-дневный возраст | |
| | 24 ч | 54 ч | 23 ч | 51ч |
| Жилки кожицы | 5120±210 | 7714±439 | 5864±412 | 8050±610 |
| Кожица | 4706±314 | 6123±222 | 4610±373 | 6408±522 |
| Мезокарпий | 1362±93 | 321±84 | 1450±118 | 3623±302 |
| Плацента | 1724±142 | 3688±237 | 1624±211 | 2618±491 |
| Семена | 2204±218 | 4834±406 | 1873±106 | 3892±322 |
| Транспират | 2163±269 | 4112±323 | – | 2810±220 |

Следовательно, совокупность полученных данных в опытах с тритиевой водой (ТНО) подтверждает высказанное нами ранее предположение, что в плодах кабачка водообмен осуществляется по пути движения воды: плодонос – сосуды кожицы – мезокарпий – плацента – семена – плацента – мезокарпий – кожица. Причем завершающий этап (от семян) осуществляется, очевидно, путем транспирации (Гончарова, 2011). Этот путь функционирует как в период созревания семян, так и после их созревания, и именно по нему, видимо, осуществляется значительная потеря воды созревающими семенами внутри сочного плода (табл. 3).

Результаты многолетних экспериментов, в том числе и на разных сортах томата, показали взаимосвязь различных параметров водного режима растений и существенность количественных различий их у растений (плодоносящих и бесплодных), а также у различно рас-

положенных к плодам листьев. Последнее особенно важно при индивидуальной и сортовой оценках водообмена растений для использования в практических целях.

Таблица 3. Влияние засухи на интенсивность транспирации у разных листьев томата (г/м². ч)

| Сорт | Положение листа | Контроль | | Засуха | |
|---------------------------|-----------------|----------|------|--------|------|
| | | день | ночь | день | ночь |
| Ленинградский скороспелый | Около плода | 647 | 79 | 530 | 73 |
| | Вдали от плода | 711 | 82 | 352 | 71 |
| Юрмалас | Около плода | 387 | 63 | 248 | 62 |
| | Вдали от плода | 529 | 69 | 228 | 62 |
| Карлик 1118 | Около плода | 521 | 32 | 419 | 30 |
| | Вдали от плода | 583 | 41 | 359 | 32 |
| Sub Arctic | Около плода | 418 | 39 | 298 | 40 |
| | Вдали от плода | 481 | 42 | 294 | 34 |
| НСР ₀₅ | | 19 | 6 | 11 | 4 |

Результаты многолетних экспериментов, в том числе и на разных сортах томата, показали взаимосвязь различных параметров водного режима растений и существенность количественных различий их у растений (плодоносящих и бесплодных), а также у различно расположенных к плодам листьев. Последнее особенно важно при индивидуальной и сортовой оценках водообмена растений для использования в практических целях.

У растущих плодов – как функционально наиболее важных частей организма – в экстремальных условиях поддерживается стабильный (из всех органов), близкий к оптимуму режим различных метаболических процессов. В условиях усиливающейся конкуренции за потоки веществ между плодами (и плодонесущими побегами) проявляется депрессия синтетических процессов в отдельных побегах и плодах, приводящая к приостановке роста или преждевременному опадению некоторых из них. Вероятно, в основе регулирования «мест развития» такой депрессии лежат изменения в водном и гормональном балансах в разных плодах одного растения, а реализация самой депрессии синтезов проходит через этап изменения в них количества и структурного состояния нуклеиновых кислот (Гончарова, 1986, 1995, 2009).

По нашим данным гормональный баланс в плодах растений в период их интенсивного роста в экстремальных условиях сдвигается в сторону усиления стимуляторной гормональной активности, что и приводит, вероятно, к усилению аттрагирующего влияния плодов на транспорт питательных веществ, в том числе и воды. Однако снижение пула транспортируемых в растении воды и ассимилятов при стрессе приводит к обострению конкуренции за них между плодами (Гончарова, Удовенко, 1981).

Одной из значимых сторон метаболического (включающего и водообмен) влияния плодов на функционирование других органов растений при стрессах служит обнаруженное нами достоверное воздействие плодов на общую устойчивость растений к экстремальным условиям (Гончарова, 2011). Это имеет глубокий биологический смысл и причинную обоснованность, так как образование генеративных органов мобилизует, очевидно, все потенциальные возможности организма, в том числе и его устойчивость к стрессам (повышая ее), но излишний «груз» плодов несколько ослабляет функциональную мощь (в том числе и сопротивляемость экстремальным воздействиям среды) растения (Гончарова, 1995, 2005).

И одним из важнейших физиологических механизмов адаптации плодоносящих сочноплодных растений к экстремальным воздействиям (в том числе и к условиям водного дефицита) оказывается именно саморегуляция (снижение) плодонагрузки.

Функциональная роль плодонагрузки в устойчивости растений

Одной из значимых сторон метаболического (включающего и водообмен) влияния плодов на функционирование других органов растений при стрессах служит обнаруженное нами достоверное воздействие плодов на общую устойчивость растений к экстремальным условиям (табл. 4).

Таблица 4. Влияние разной плодонагрузки на накопление биомассы и засухоустойчивость растений томатов

| Сорт | Плодонагрузка | Вариант опыта | Масса (сырая) одного растения, г | | | Депрессия урожая от засухи, % | |
|-------------------|---------------|---------------|----------------------------------|----------------------|--------|-------------------------------|--------|
| | | | общая | в том числе | | вегетативных органов | плодов |
| | | | | вегетативных органов | плодов | | |
| Белый налив | Полная | Контроль | 453 | 123 | – | – | – |
| | | Засуха | 295 | 110 | – | 11 | 44 |
| | 1 кисть | Контроль | 365 | 133 | 11 | – | – |
| | | Засуха | 301 | 125 | – | 6 | 24 |
| | Нет | Контроль | 173 | 173 | 6 | – | – |
| | | Засуха | 140 | 140 | – | 20 | 1 |
| Д-1483 | Полная | Контроль | 345 | 125 | 20 | – | – |
| | | Засуха | 186 | 108 | – | 14 | 65 |
| | 1 кисть | Контроль | 254 | 129 | 14 | – | – |
| | | Засуха | 184 | 119 | – | 8 | 48 |
| | Нет | Контроль | 155 | 155 | 8 | – | – |
| | | Засуха | 115 | 115 | – | 26 | – |
| НСР ₀₅ | | | 13 | 7 | 9 | – | – |

Обобщенные литературные сведения и результаты собственных исследований физиологии донорно-акцепторных взаимодействий генеративных и вегетативных органов в период плодоношения различных сельскохозяйственных растений в оптимальных и экстремальных условиях среды позволили нам сформулировать ряд положений, имеющих теоретическое и практическое значение.

Образование плодовых органов существенно изменяет многие физиолого-биохимические процессы растительного организма. Причины этих взаимодействий, вероятно, можно объяснить особой биологической значимостью генеративных органов (плодов) для растения в эволюционном аспекте, о чем говорилось выше.

У культурных растений в процессе селекции человек гипертрофически увеличил биомассу именно плодов, практически не изменив мощность фотосинтетического аппарата, что привело к усилению напряженности функционирования донорно-акцепторной системы у растений.

Таким образом, аттрагирующая способность плодов как концевой двигателя транспорта к ним пластических веществ определяется интенсивным синтезом высокомолекулярных соединений (белка, крахмала и т. д.) и создаваемым вследствие этого градиентом концентрации транспортных форм ассимилятов (сахарозы, аминокислот и т. д.) в системе лист – плод.

Недостаточная водообеспеченность у растений томата является причиной разной аттракции плодов и, вследствие этого, разной динамики их роста в зависимости от расположения на соответствующих кистях (рис. 2).

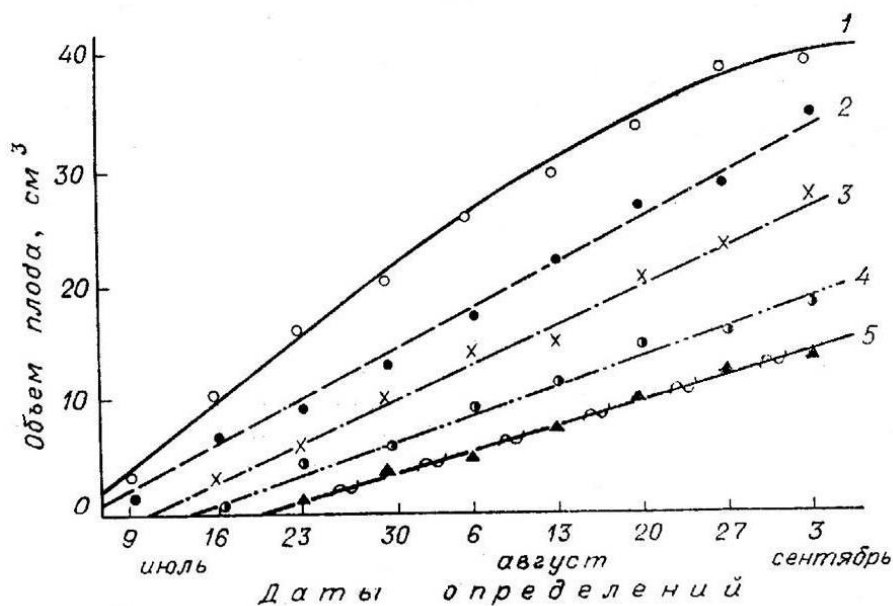


Рис. 2. Динамика увеличения среднего объема плодов томатов (сорт Ленинградский скороспелый) в первой (1 и 2), второй (3 и 4) и третьей (5) снизу кисти при оптимальной водообеспеченности растений (1, 3, 5) и засухе (2, 4)

Последствие засухи на рост и налив плодов сорта Ленинградский скороспелый, очевидно, из-за его повышенной засухоустойчивости, не проявилось, поэтому размеры плодов в этих вариантах не уменьшались по сравнению с контролем. Более того, иногда масса плодов при ранней засухе была даже выше, чем в контроле. Возможно, это проявилось вследствие существенного сокращения (при дефиците влаги) количества плодов в кистях, что ослабило их взаимную конкуренцию за питательные вещества в период налива.

В период роста плодов засуха уже слабо отразилась на количестве плодов у растений, но зато обусловила заметную депрессию налива и снижение средней массы плодов (и ухудшение их товарных качеств). Однако депрессия разных элементов структуры урожая была, как и в других подобных опытах, неоднотипной при различных сроках засухи. Так, при стрессовом воздействии в фазе цветения или плодообразования у растений резко снижалось количество формирующихся на кистях плодов.

Структурно-анатомические изменения и опадение органов у растений

При неблагоприятных гидротермических условиях зачастую наблюдается или опадение наземных органов (листьев, побегов, плодов) или снижение общей продуктивности растений. Опадение органов связано с образованием у основания органа так называемой отделительной зоны (или слоя) клеток, трансформирующихся из обыкновенных паренхимных клеток данного участка. В клетках этой зоны наряду с изменением их размеров и формы наблюдается растворение срединной пластинки, а затем и всей клеточной стенки (рис. 3, 4). Образование отделительного слоя начинается, как показано, еще в период начала роста подверженного опадению органа (Гончарова, Еремин, Магомедова, 1985; Гончарова, 1981, 2007, 2009).

Опыты показали, что в условиях засухи заметно изменяется и анатомическое строение проводящих путей, снижающее их «пропускную способность».

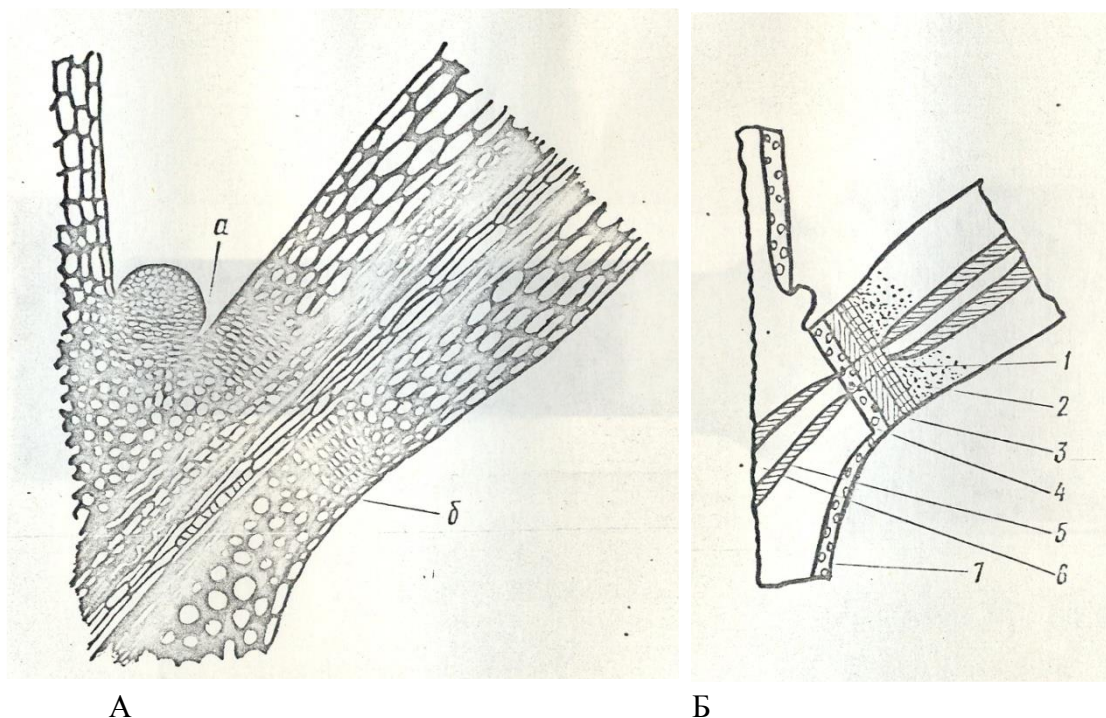


Рис. 3. Схема (А) строения отделительного слоя (а, б) у основания черешка листа и схема (Б) расположения тканей, связанных с процессом опадения (по Эддикоту, 1958).

1 – отделительный слой; 2 – слой одревесневших и опробковевших клеток; 3 – первичный защитный слой; 4 – вторичный защитный слой; 5 – волокна; 6 – сосудистый пучок; 7 – перидерма

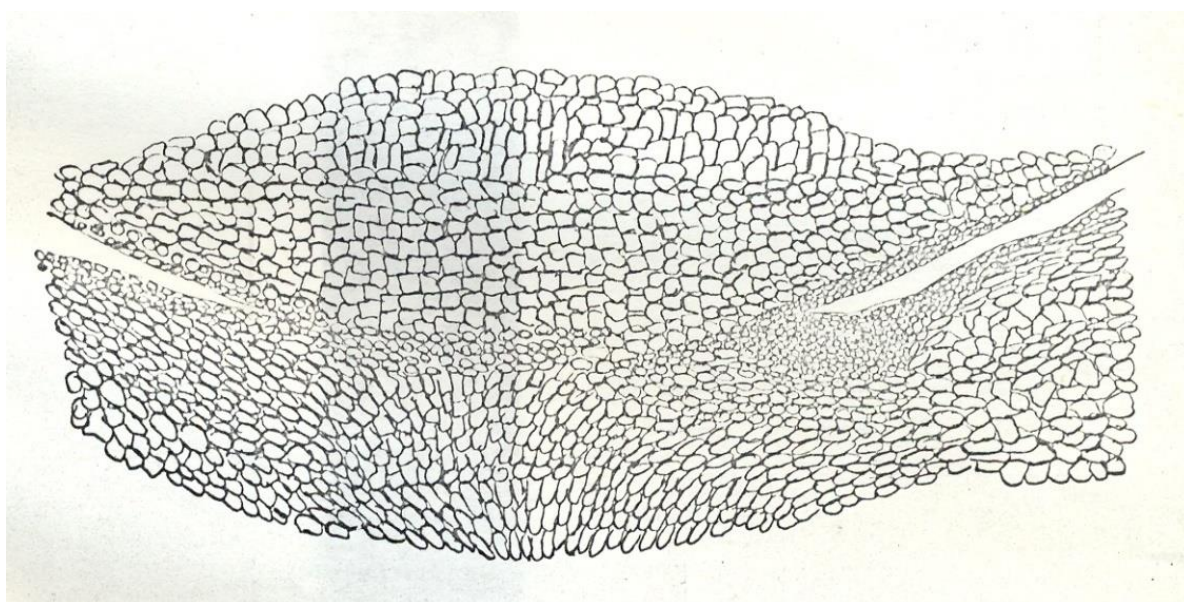


Рис. 4. Образование кольцевой щели по отделительной зоне плодоножки сливы, сорт Трагедия

Отмечены изменения ультраструктуры клеток отделительной зоны – формирование фибрилл вокруг ядра, разрывы тонопласта и укрупнение вакуолей, увеличение количества

мембран эндоплазматической сети (рис. 5). Наблюдения клеток отделительного слоя под световым и электронным микроскопом показали, что водный и температурный стрессы ускоряют деструктивные изменения, характерные для последующего разрушения и лизиса этих клеток, приводя к образованию щелевых разрывов в отделительном слое (Удовенко, Гончарова, Цибковская, 1986).

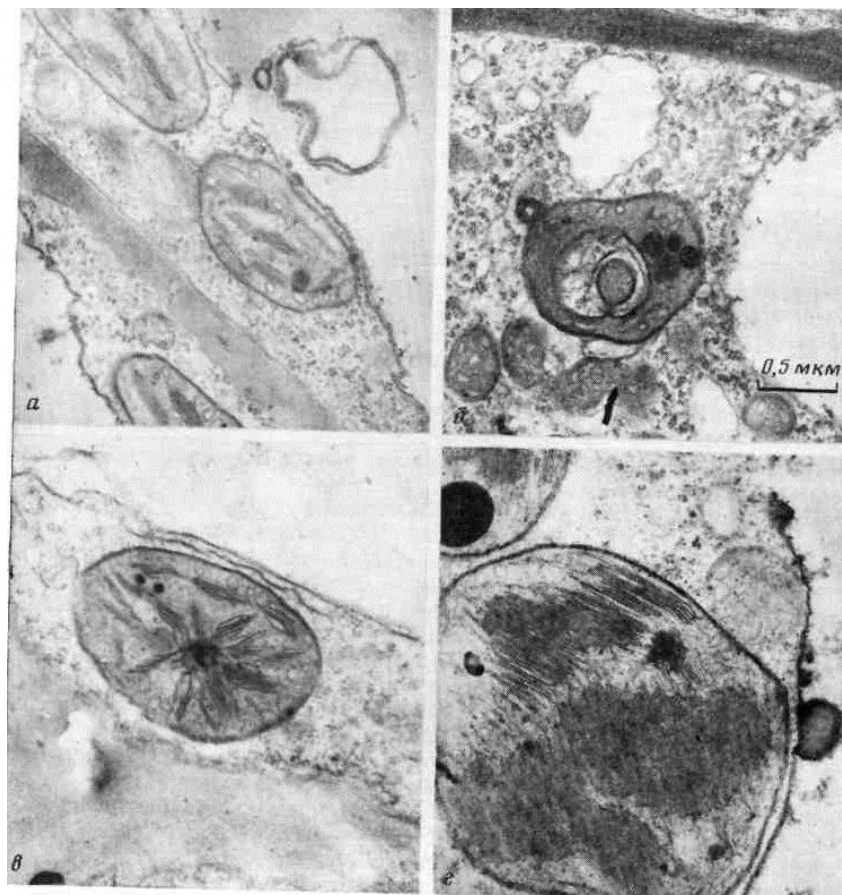


Рис. 5. Фрагменты клеток (а, б) и хлоропласты (в, г) в отделительной зоне плодоножки томатов

а – контроль; б, г – действия высокой температуры; в – засуха
 Фазы: интенсивного цветения (а, б), начала роста плодов (в), созревания плодов (г)

Особенности размножения растений в зависимости от плодонагрузки как реакция на экологический стресс

Работая с генетической коллекцией проф. СПб университета Т. С. Фадеевой (БНИИ Санкт-Петербургского университета, г. Петергоф), мы изучали ростовую активность и адаптивные особенности размножения (образование «усов») у нескольких видов и сортов земляники (*Fragaria L.*) в течение ряда лет. Оказалось, что с возрастом интенсивность образования «усов» у растений увеличивается; искусственное удаление всех плодов, как правило, заметно усиливало образование «усов». Особенно это проявилось при неблагоприятных условиях, в частности, при засухе (табл. 5). Изменение способа размножения растений при воздействии экологического стресса было отмечено ранее (Жученко, Король, 1982). Подобные же результаты получены и при действии на растения другого фактора – засоления (табл. 5). В то

же время усиление образования «усов» при удалении плодов у растений и в этом опыте проявилось вполне отчетливо (Гончарова, Добренкова, Фадеева, 1981)

Таблица 5. Влияние засухи на интенсивность генеративного и вегетативного размножения земляники (вегетационный опыт)

| Сорт | Сезон плодоношения | Плодонагрузка растений | Вариант | Количество на 1 растение, шт. | |
|-------------------|--------------------|------------------------|----------|-------------------------------|------|
| | | | | плодов | усов |
| Заря | Первый | Полная | Контроль | 4,0 | 1,6 |
| | | | Засуха | 4,2 | 0,2 |
| | | Половинная | Контроль | 1,0 | 1,0 |
| | | | Засуха | 1,0 | 1,2 |
| | | Без нагрузки | Контроль | 0 | 1,2 |
| | | | Засуха | 0 | 1,4 |
| Фестивальная | » | Полная | Контроль | 5,8 | 1,4 |
| | | | Засуха | 5,0 | 2,0 |
| | | Половинная | Контроль | 1,0 | 3,2 |
| | | | Засуха | 1,0 | 3,2 |
| | | Без нагрузки | Контроль | 0 | 3,2 |
| | | | Засуха | 0 | 12,4 |
| » | Третий | Полная | Контроль | 13,4 | 12,4 |
| | | | Засуха | 12,8 | 6,0 |
| | | Половинная | Контроль | 1,0 | 6,4 |
| | | | Засуха | 1,0 | 8,2 |
| | | Без нагрузки | Контроль | 0 | 7,4 |
| | | | Засуха | 0 | 9,6 |
| НСР ₀₅ | | | | 0,6 | 0,7 |

Результаты проведенных экспериментов достоверно показали, что образование плодовых органов, обладающих высокой аттрагирующей способностью, существенно повышает функциональную активность вегетативных органов и заметно увеличивает общую устойчивость растения к экстремальным воздействиям; причем излишняя перегрузка плодозементами снижает эту устойчивость, вследствие чего при адаптации к стрессам проявляется саморегулируемое снижение степени плодонагрузки растений. Эта зависимость представляет собой проявление эндогенной регуляции растениями своего плодоношения в разных сочетаниях генотип-среда (рис. 6) и обуславливает физиолого-генетические механизмы устойчивости и адаптации культурных растений к экологическим стрессам.

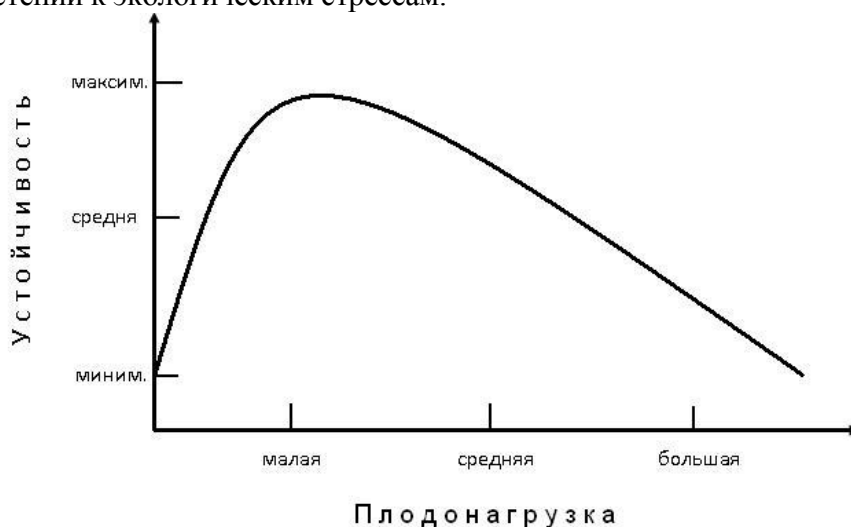


Рис. 6. Зависимость устойчивости растений от плодонагрузки

Эксперименты, проведенные на базе коллекции генетических растительных ресурсов ВИР, с использованием различающихся генотипов по происхождению, хозяйственно ценным признакам и практическому назначению, подвергнутых воздействию комплекса факторов стрессового и оптимизируемого характера, позволили выявить физиолого-генетические механизмы формирования их продуктивности и стрессовой устойчивости.

Заключение

Обобщенные литературные сведения и результаты собственных исследований физиологии донорно-акцепторных взаимодействий генеративных и вегетативных органов культурных растений позволили нам выдвинуть ряд положений, имеющих теоретическое и практическое значение.

– Проведенные многолетние эксперименты на представителях различных ботанических семейств и видов позволили раскрыть пути транспорта веществ у растений в разных условиях среды: в растениях потоки веществ (воды, органических и неорганических соединений) движутся в основном не непосредственно от корня к плоду, а проходят путь корень – стебель – лист – плод.

– Одним из важнейших физиологических механизмов адаптации плодоносящих растений к экстремальным воздействиям (в том числе и к условиям водного дефицита) оказывается именно саморегуляция (снижение) их плодонагрузки.

– Образование плодовых органов, обладающих высокой аттрагирующей способностью, существенно повышает функциональную активность вегетативных органов и заметно увеличивает общую устойчивость растения; причем излишняя перегрузка плодозементами снижает ее, вследствие чего при адаптации к стрессам проявляется саморегулируемое снижение степени плодонагрузки растений.

– Достоверно выявленные закономерности имеют глубокий биологический смысл и причинную обоснованность, так как образование генеративных органов мобилизует, очевидно, все потенциальные возможности организма, в том числе и его устойчивость к стрессам (повышая ее), но излишний «груз» плодов несколько ослабляет функциональную мощь (в том числе и сопротивляемость растения экстремальным воздействиям среды).

Список литературы

- Беликов И. Ф.* О перераспределении ассимилянтов в пластине листа сои // Докл. АН СССР. 1958. Т. 120. № 4. С. 904-906.
- Гамалей Ю. В.* Надклеточная организация растений // Физиология растений. 1997. Т. 44. № 6. С. 819-846.
- Гамалей Ю. В.* Транспорт и распределение ассимилянтов в растении. Подходы, методы и направление исследований // Физиология растений. 2002. Т. 49. № 1. С. 22-39.
- Гончарова Э. А.* Водный режим и засухоустойчивость персика в условиях Молдавии: Автореф. канд. дис. Кишинев, 1965. 22 с.
- Гончарова Э. А.* Особенности водообмена плода и листа у персика // В кн.: Состояние воды и водный обмен у культурных растений. М.: Наука, 1971. С.236-239.
- Гончарова Э. А.* Физиологическая роль плодов в водообмене растений персика. Кишинев: Штиинца, 1975. 84 с.
- Гончарова Э. А., Сааков В. С., Удовенко Г. В., Яковлев А. Ф.* Транспорт и обмен воды (Т₂О) в системе лист – плод у земляники при нормальных и экспериментальных условиях // Физиол. раст. 1976. Т. 23. Вып. 5. С. 977-983.
- Гончарова Э. А., Удовенко Г. В., Яковлев А. Ф.* Регуляция транспорта воды и ассимилянтов у растений томатов при нормальной водообеспеченности и засухе // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1979. Т. 64. Вып. 3. С. 53-58.
- Гончарова Э. А.* Структурно-функциональные изменения у сочноплодных растений при экстремальных воздействиях в период плодоношения // М-лы Всесоюзной конференции «Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции». Л., 1981. Ч.1. С. 23-24.
- Гончарова Э. А., Удовенко Г. В.* Ростовая и гормональная активность листьев и плодов в связи с их взаимодействием при разной водообеспеченности растений // Физиол. и биохим. культ. раст. 1981. Т. 13. Вып. 2. С. 125-131.
- Гончарова Э. А., Добренкова Л. А., Фадеева Т. С.* Особенности размножения земляники в различных условиях вегетации // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1981.

- Гончарова Э. А., Еремин Г. В., Магомедова Р. А. Регуляция плодоношения и причины опадения органов у плодовых косточковых культур при неблагоприятных агрометеорологических условиях // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1985. Т. 97. С. 25-35.
- Гончарова Э. А. Эндогенная регуляция плодоношения сочноплодных культур, адаптация их к экстремальным воздействиям и проблемы диагностики устойчивости: Автореф. докт. дис. Кишинев, 1986. 46 с.
- Гончарова Э. А. Регуляция плодоношения, продуктивность (структура урожая) и ростовые функции у сочноплодных культур в экстремальных условиях произрастания. В кн.: Физиологические основы селекции растений / Под ред. проф. Г. В. Удовенко и акад. В. С. Шевелухи. СПб.: ВИР, 1995. Т. 2. С. 362-400.
- Гончарова Э. А., Еремин Г. В. Физиолого-генетические механизмы адаптации плодовых растений к погодно-климатическим условиям вегетации // Докл. РАСХН. М., 1996. № 6. С. 12-13.
- Гончарова Э. А. Водный статус культурных растений и его диагностика / Под ред. В. А. Драгавцева. СПб, 2005. 112 с.
- Гончарова Э. А. Морфоструктура и функциональные системы аттракции у растений в разных экологических средах // Мат. Межд. конф. «Современная физиология растений: от молекул до экосистем». Сыктывкар, 2007. 229-231.
- Гончарова Э. А. Физиологическая значимость разных органов растений в функционировании донорно-акцепторной системы в репродуктивный период. В кн.: Фотосинтез: физиология, онтогенез, экология / Под ред. Е. С. Роньжиной. Калининград, 2009. С. 235-259.
- Гончарова Э. А. Экологические стрессы и структурно-функциональные изменения у растений в репродуктивный период // Материалы VII ботанического съезда «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века». Петрозаводск, 2009. Т. 2. С. 265-266.
- Гончарова Э. А. Стратегия диагностики и прогноза устойчивости сельскохозяйственных растений к погодно-климатическим аномалиям // С-х. биология. 2011. №1. С. 24-31.
- Гончарова Э. А. Изучение устойчивости и адаптации культурных растений к абиотическим стрессам на базе мировой коллекции генетических ресурсов: научное наследие профессора Г. В. Удовенко / Под ред. акад. РАН и РАСХН А. А. Жученко. СПб.: ВИР, 2011. 336 с.
- Гродзинский Д. М. К вопросу о передвижении питательных веществ в листьях озимой пшеницы // Научн. тр. Укр. Ин-та физиол. раст. 1959. № 20. С. 53-59.
- Гродзинский Д. М. Надежность растительных систем. Киев: Наукова думка, 1983. 368 с.
- Жолкевич В. Н. Энергетика дыхания высших растений в условиях водного дефицита. М.: Наука, 1968. 230 с.
- Жученко А. А., Король А. Б. Проблема рекомбинации в экологической генетике // Изв. АН СССР. Сер. Биол. 1982. №2. С. 165-179.
- Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. М.: Высшая школа, 2005. 736 с.
- Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. М.: Высшая школа, 1987. 288 с.
- Курсанов А. Л. Транспорт ассимилятов в растении. М.: Наука, 1976. 646с.
- Курсанов А. Л. Эндогенная регуляция транспорта ассимилятов и донорно-акцепторные отношения у растений // Физиол. раст. 1984. Т. 31. № 3. С. 579-596.
- Мокронос А. Т. Эндогенная регуляция фотосинтеза в целом растении // Физиол. раст. 1978. Т. 25. Вып. 5. С. 938-951.
- Мокронос А. Т. Донорно-акцепторные отношения в онтогенезе растений/ Физиология фотосинтеза. М.: Наука, 1982. С.235-250.
- Мокронос А. Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма (XLII Тимирязевское чтение). М.: Наука, 1981. 42 с.
- Роньжина Е. С. Цитокинины в регуляции донорно-акцепторных связей у растений. Калининград: КГТУ, 2005. 266 с.
- Туманов И. И., Гареев Э. З. Влияние органов плодоношения на материнское растение // Труды ИФР АН СССР. 1951. Т. 7. Вып. 2. С. 22-106.
- Удовенко Г. В. Характер защитно-приспособительных реакций и причины разной устойчивости растений к экстремальным воздействиям // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1973. 49 (3). С. 258-267.
- Удовенко Г. В., Гончарова Э. А. Влияние экстремальных условий среды на структуру урожая сельскохозяйственных растений. Л.: Гидроиздат, 1982. 144 с.
- Удовенко Г. В., Гончарова Э. А., Цибковская Н. С. // Физиол. раст. 1986. Т. 33, №2. С. 365-371.
- Чиков В. И. Фотосинтез и транспорт ассимилятов. М.: Наука, 1987. 188 с.
- Чиков В. И. Роль донорно-акцепторных отношений в регуляции продукционного процесса у растений. В сб.: Фотосинтез: физиология, онтогенез, экология / Под ред. Е. С. Роньжиной. Калининград, 2009. С. 206-234.
- Эддикот. Анатомия растений. М., 1958. 340 с.
- Linck A. I., Sudia T. W. Translocation of labelled photosynthate from the bloom node leaf to the fruit of *Pisum sativum* // Experientia. 1962. V. 18. N 2. P. 69-70.

ФИЗИОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ВОДНОГО СТАТУСА РАСТЕНИЙ В ВИР_e

Э. А. Гончарова, М. Н. Ситников, Ю. В. Чесноков

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия,
e-mail: genetic@mail.ru; yu.chesnokov@vir.nw.ru

Резюме

Приводится обзор исследований водного режима растений в ВИР, включая современные данные по молекулярно-генетическому картированию QTL (Quantitative Trait Loci) физиологических признаков водообмена у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.), полученные в эксперименте с использованием картирующей популяции ITMI. Представлена ретроспектива развития физиолого-генетического изучения водного режима у образцов коллекции генетических ресурсов растений ВИР. Показано, что использование современных и традиционных методических приемов может быть эффективным при определении генетических детерминант (QTL), определяющих проявление количественных физиологических хозяйственно ценных признаков. Выявленные QTL могут представлять интерес для углубленного изучения физиолого-генетических механизмов водообмена и осуществления маркер вспомогательной селекции пшеницы на засухоустойчивость.

Ключевые слова: водообмен, количественные физиологические признаки, засухоустойчивость, картирование, QTL.

PHYSIOLOGY AND GENETICS ASPECTS OF PLANT WATER REGIME STUDY AT VIR

E. A. Goncharova, M. N. Sitnikov, Yu. V. Chesnokov

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: genetic@mail.ru; yu.chesnokov@vir.nw.ru

Summary

It is given a review of water regime in plants study at VIR, including modern data on molecular and genetic mapping of QTL (Quantitative Trait Loci) of physiology traits of water cycle in soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.), obtained in experiment with using ITMI mapping population. It is represented retrospection of development of physiology and genetic investigation of water regime on the basis of accessions of VIR plant genetic resources collection. It is shown that use of modern and conventional methods can be effective up on determination genetic determinants (QTL) defined revealing of quantitative physiology economically valuable traits. Revealed QTL can be important for in-depth thorough study of physiology and genetic mechanisms of water cycle and carrying out marker assisted selection in wheat on drought resistance.

Key words: water cycle, quantitative physiological traits, drought tolerance, mapping, QTL.

Введение

Обеспечение населения продуктами питания, безусловно, одна из самых сложных проблем современности, а социально-экономические, экологические, биологические и энергетические последствия интенсификации сельского хозяйства далеко неоднозначны. При этом успешное решение отдельных, даже весьма важных, но частных, задач не позволяет преодолеть известные трудности и противоречия в развитии агропромышленного комплекса и обеспечить устойчивый, независимый от «капризов» погоды рост урожайности и качества

продукции, рациональное использование природных и техногенных ресурсов, охрану окружающей среды от разрушения и загрязнения. Решение задачи дальнейшего повышения урожайности сельскохозяйственных культур на основе увеличения их потенциальной продуктивности и устойчивости требует прежде всего более эффективного использования в селекции созданного адаптивного потенциала растений. В этой связи при реализации селекционно-генетических программ предстоит обеспечить узкую адаптацию растений (т. е. их высокую отзывчивость) к основным факторам интенсификации (удобрениям, орошению, механизации) с одновременным повышением устойчивости к неблагоприятным (нерегулируемым) факторам внешней среды. Устойчивость сельскохозяйственных культур к неблагоприятным почвенно-климатическим условиям должна быть обеспечена на основе существенной перестройки физиологических и метаболических процессов в растениях с тем, чтобы свести к минимуму потери хозяйственно ценной части урожая за счет прекращения или замедления процессов синтеза и реутилизации органических веществ (Жученко, 2009).

Одним из наиболее разрушительных абиотических стрессовых факторов, которым подвергается растительный организм, является недостаточное обеспечение растений водой. Так, ущерб, наносимый засухой, порой превышает ущерб от любого другого стрессора. Засуха и борьба с ней сопровождают всю историю мирового земледелия. Около 70% воды, используемой человечеством, потребляется в сельском хозяйстве. Сокращение ее запасов, а также глобальное изменение климата и увеличение численности населения все более остро ставят вопрос об эффективности пользования пресной водой. Для решения этого вопроса обычно применяют два связанных между собой пути – совершенствование агротехнологий и выведение сортов, устойчивых к недостаточной влагообеспеченности. В современных условиях эффективная селекционная работа в этом направлении возможна только на основе знаний о физиолого-генетических механизмах, обеспечивающих растению устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды.

Различают потребность и требовательность растений к воде. Потребность в воде характеризуется количеством влаги, необходимой для нормального роста растений и формирования урожая. Она выражается количеством воды, которое растение расходует на создание единицы сухого вещества, так как известно, что менее 1% потребляемой растением воды используется им для формирования различных органов, остальные 99% расходуются растением на транспирацию. Требовательность к воде характеризуется оптимальным для культуры уровнем влажности почвы, который определяется культурой в течение периода вегетации. Потребность и требовательность растений к воде зависят от биологических особенностей растений, периода их вегетации, характера и активности развития корневой системы, строения и площади листового аппарата, но, в большей степени, зависит от таких факторов внешней среды, как тепло, свет, условия минерального питания, тип почвы и др.

Страдания растений от недостатка воды обычно проявляются при возникновении водного дефицита, последствия которого многообразны. Последствия водного дефицита многообразны. Прежде всего, в клетках понижается содержание свободной воды, одновременно возрастает концентрация клеточного сока. Происходят глубокие изменения в цитоплазме: увеличивается ее вязкость, возрастает проницаемость мембран. Клетки теряют способность к поглощению питательных веществ. Изменения связаны с нарушениями в структуре мембран, которые наблюдаются при снижении содержания воды ниже 20% от первоначальной массы. В результате нарушения гидратных оболочек меняется конфигурация белков-ферментов и, как следствие, их активность. При возрастании водного дефицита изменяется нуклеиновый обмен: усиливается распад РНК, возрастает активность рибонуклеаз, приостанавливается синтез ДНК. Возможно, что изменение в нуклеиновом обмене является одной из причин остановки синтеза белков. В условиях водного дефицита при закрытых устьи-

цах в клетках тормозится поступление углекислого газа. Недостаток CO_2 вызывает ослабление фотосинтеза и, как следствие, некоторый избыток кислорода, и в этих условиях возможно накопление супероксидных радикалов. Это приводит к развитию перекисного окисления липидов и повреждению мембран. В этой связи (Кузнецов, Дмитриева, 2005) важным моментом адаптации растений к условиям засухи является развитие антиоксидантной системы и образование соответствующих ферментов. Как и при других стрессорах, важное значение в обеспечении устойчивости при засухе имеет образование особых стрессовых белков. Это, например, большая группа белков-дегидринов (LEA-белки). Они обычно синтезируются в период позднего эмбриогенеза, когда происходит естественное обезвоживание семян. При обезвоживании LEA-белки предохраняют клеточные структуры от деградации, связывая воду. Возрастает роль белков, участвующих в транспорте воды через мембраны, — аквапоринов. Защита ДНК при засухе осуществляется другими стрессовыми белками — шаперонами. Значение этих белков заключается в поддержании целостности ДНК при обезвоживании. Вместе с тем дальнейшее воздействие недостатка воды приводит к таким нарушениям, которые вызывают повреждение организма. Эти нарушения могут иметь обратимый и необратимый характер.

Следует отметить, что существуют два определения засухоустойчивости растений, за которыми скрываются разные механизмы. Первое (экологическое) – это способность растений выжить в условиях засухи. При этом сохранение урожайности не так важно. Второе определение агрономическое. При этом под засухоустойчивостью понимают способность растений сохранить урожайность в условиях засухи. В этой связи необходимо учитывать специфическую особенность физиологической адаптации растений (Удовенко, 1977), связанную с тем, что такая адаптация базируется на использовании свободно протекающих в растительных организмах, почве и агроэкосистеме биологических процессах. Весьма ограниченные способности культивируемых растений регулировать свою внутреннюю среду (особенно температурный и водный режимы) обуславливают необычно высокую зависимость такой отрасли сельского хозяйства как растениеводство от почвенно-климатических и погодных условий, основные параметры которых (температура, освещенность, влагообеспечение и др.), как известно, нельзя оптимизировать только за счет агротехники (Жученко, 2009).

Выяснение физиологических особенностей, определяющих устойчивость растений к недостатку влаги, представляет одну из важнейших задач, разрешение которой имеет большое теоретическое и практическое сельскохозяйственное значение. Для ее решения необходимы всесторонние знания водообмена растительного организма.

Ретроспектива изучения водного режима и засухоустойчивости растений в ВИР

Проблема изучения водного режима растений в связи с условиями окружающей среды издавна привлекает внимание исследователей, начиная с работы К. А. Тимирязева «Борьба растений с засухой» (1922) и до 61-х Тимирязевских чтений «Транспорт воды в растении и его регуляция» (проф. В. Н. Жолкевич, ИФР РАН, 2005). Н. И. Вавилов один из первых понял всю важность изучения физиолого-экологических основ адаптации растений к окружающей среде. Он подчеркивал не только необходимость сбора и сохранения зародышевой плазмы диких видов и примитивных форм, но и целесообразность изучения и использования ее в селекции (Вавилов, 1967).

Исследования в области устойчивости растений к стрессам начались в ВИРе с середины 20-х годов прошлого века, со времени организации отдела физиологии растений, который в предвоенные годы возглавляли известные ученые-физиологи Н. А. Максимов (1924–1933)

и И. И. Туманов (1933–1941). Под их руководством развернулись широкие исследования засухо- и морозоустойчивости растений (в основном – зерновых злаков), результаты которых внесли принципиально новый вклад в теорию познания и методологию диагностики устойчивости растений к стрессам, не утратившие своего значения и до настоящего времени. Научные труды этих ученых, среди которых наиболее известны монографии: Н. А. Максимова «Физиологические основы засухоустойчивости растений» (1926), удостоенной в 1930 г. Ленинской премии, и И. И. Туманова «Физиологические основы зимостойкости культурных растений» (1940), получили всемирное признание и оказали большое влияние на развитие советской и мировой науки. Они легли в основу интенсивно развивавшейся в СССР в довоенный период экологической физиологии растений, раскрыли узловые моменты повреждения растений засухой и морозами, дали толчок разработке методов количественного учета степени повреждения растений стрессами (метод учета повреждения протоплазмы по ее проницаемости, метод засушников и т. д.), а также массовой оценки сортовых различий устойчивости к стрессам у культурных растений. Все эти направления работ, особенно два последних (разработка методов оценки устойчивости растений, оценка сортовых различий устойчивости), имели существенное значение для интродукции и селекции растений, т. е. явились реализацией основополагающих заветов Н. И. Вавилова о целевых задачах физиологии в раскрытии потенциала растительных ресурсов мира (Гончарова, 2011).

Н. А. Максимов сформулировал основные теоретические концепции в этой области. Была доказана полная несостоятельность господствовавшей до этого теории засухоустойчивости А. Шимпера, построенной на морфологических признаках растения. Эта работа оказала огромное влияние на дальнейшее изучение проблемы засухоустойчивости не только в Советском Союзе, но и за рубежом. Начав с изучения почвенной засухи, Н.А. Максимов организует исследования и по атмосферной засухе. Первые физиологические данные о различном влиянии атмосферной и почвенной засухи получили Т. А. Красносельская и И. Н. Кондо, использовавшие для этого сконструированную в ВИРе первую в стране сухой установкой. Были выдвинуты такие понятия, как «захват», вызываемый нарушением водного баланса растений, и «запал», получающийся в результате действия высокой температуры. У растений, выращенных при пониженной влажности почвы, повышалась устойчивость (закаленность) к повторной засухе.

Основным итогом исследований Н. А. Максимова (1926) и его учеников стал вывод, что одним из важнейших свойств засухоустойчивых растений является их способность (с наименьшим для себя вредом) выдерживать большую потерю воды, способность их протоплазмы переносить глубокое обезвоживание, не подвергаясь необратимой коагуляции. На первое место выдвинулись физико-химические особенности составляющих протоплазму коллоидов. Этим проблему засухоустойчивости перевели из области морфолого-анатомических построений в разряд проблем коллоидно-химического характера.

Теория засухоустойчивости, разработанная Н. А. Максимовым в ВИРе, послужила основой для развития частной (агроэкологической) физиологии растений. Это направление потребовало новых методов оценки их засухоустойчивости. Разработанный в тот период И. И. Тумановым (1940) вегетационный метод завядания получил всеобщее признание и до настоящего времени является одним из основных способов лабораторной оценки устойчивости растений к почвенной засухе (Гончарова, 2005, 2011).

С 1932 по 1941 гг. под руководством И. И. Туманова проведена большая комплексная работа по изучению коллекции яровой пшеницы на устойчивость к почвенной и атмосферной засухе в различных географических пунктах.

В послевоенный период исследования по физиологии устойчивости растений в ВИРе осуществлялись под руководством В. И. Разумова (1947–1971). В этот период основное вни-

мание сотрудников лаборатории было обращено на исследование устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды в связи с изучением их роста и развития. В 1961 г. В. И. Разумовым опубликована монография «Среда и развитие растений», в которой он описал влияние света и температуры на развитие сельскохозяйственных растений. На большом числе образцов из мировой коллекции ВИР была доказана зависимость фотопериодической реакции культурных растений от их происхождения, выявлена связь между температурными условиями прохождения этапов онтогенеза и климатическими условиями места происхождения растений. В эти годы сотрудники лаборатории внесли большой вклад в развитие частной физиологии культурных растений. Ими установлено явление «фотопериодического последствия», выяснена роль интенсивности света в фотопериодической реакции и определены пределы изменчивости длины дня, благоприятной для генеративного развития или клубнеобразования сельскохозяйственных культур. Однако исследования факторов эдафического воздействия на растительный организм активно возобновились лишь с 1966 г. с образованием лаборатории физиологии устойчивости растений. С 1967 г. отделом физиологии устойчивости растений руководил профессор Г. В. Удовенко, организовавший и в течение 35 лет, возглавлявший систематические физиолого-генетические исследования стрессоустойчивости мирового генофонда культурных растений и их диких родичей к абиотическим стрессам. На основании этих исследований разработаны теория устойчивости и адаптации сельскохозяйственных растений к экстремальным воздействиям и принципы их диагностики (Удовенко, 1977; Удовенко, 1995).

Многолетние исследования мирового генофонда растений из коллекции ВИР позволили установить новые закономерности взаимодействия генотип – среда, выявить существенные изменения проявления генотипических различий адаптивности сортов к стрессам в зависимости от этапа органогенеза, морфотипа растений и сопутствующих стрессу средовых факторов, составить рабочую модель оптимального средового комплекса для эффективного выявления ценных генетических источников (Драгавцев и др., 1995).

В разные годы для изучения механизмов адаптации растений к экстремальным условиям физиологи использовали различные методы (радиоизотопные, биофизические, биохимические и т. д.). Так, например, при изучении транспорта ассимилятов (Удовенко, 1977; Гончарова, 2005) использовалось введение радиоактивной ^{32}P -метки, при изучении передвижения воды между органами растения – тритиевой метки. Для моделирования различных условий засухи – градиент осмотического потенциала (Кожушко, 1988, 1991).

Следует отметить, что в современной литературе имеется большое количество публикаций о влиянии экстремальных гидротермических условий среды на водный обмен различных видов и семейств растений. Анализируя хорошо согласованные между собой данные по этой проблеме, можно заключить следующее. Как правило, в стрессовых условиях существенно снижается оводненность тканей растений и происходит перераспределение подфондов воды в клетке, при этом возрастает количество трудно извлекаемой и резко снижается количество слабо связанной воды. В результате этого снижается подвижность воды и активность метаболических процессов, но возрастает водоудерживающая способность тканей и устойчивость растений к экстремальным воздействиям (Гончарова, 1985, 2005, 2011). Полученные и накопленные к сегодняшнему дню результаты многоплановых эколого-физиологических исследований в ВИРе легли в основу современного физиолого-генетического подхода к установлению генетических детерминант, определяющих проявление количественных физиологических признаков, обуславливающих водный статус растений. Этот физиолого-генетический подход разрабатывается под руководством профессора Э. А. Гончаровой и заведующего лабораторией Ю. В. Чеснокова и успешно используется в исследованиях лаборатории молекулярной и экологической генетики ВИР.

QTL-анализ и выявление генетических детерминант, определяющих эколого-физиологический контроль водного статуса растений

Отечественный и зарубежный опыт традиционной селекции пшеницы на засухоустойчивость свидетельствует о крайне низких темпах роста ее продуктивности. Среднегодовой вклад селекции в урожайность колеблется от 0,2% в острозасушливых районах до 1% в благополучных по водному режиму. Поэтому большие перспективы в этом направлении открывает маркерная селекция, т. е. выявление, идентификация, локализация и картирование хромосомных локусов и генов, с которыми ассоциируется толерантность к засухе и жаре.

Идея использовать маркеры, сцепленные с хозяйственно ценными признаками, не нова. Так, например, у томата первый случай сцепления (гены *d* – карликовости и *o* – формы плода) установлен в 1917 году (цит. по: Жученко, 1973). К 1934 г. был идентифицирован 21 ген, а в 1956 г. у томатов уже известно 118 генов, из которых 56 были картированы. Сейчас у томата построены молекулярно-генетические карты, на которые нанесено не только расположение целого ряда генов и хромосомных локусов, определяющих проявление хозяйственно ценных признаков, но и различного рода маркеры, которые можно использовать для ускорения селекционного процесса.

Начало исследованиям по построению и использованию генетических карт у растений было положено еще Н.И. Вавиловым, который в 1935 г. опубликовал первую генетическую карту первой группы сцепления пшеницы, на которой были картированы гены скверхедности, безостости и спельтоидности (Вавилов, 1935). В том же году опубликована первая генетическая карта кукурузы (Emerson et al., 1935). Благодаря этим работам генетическое картирование у высших растений продвинулось вперед. Стали постоянно пополняться списки генов растений (Жученко, 1973; Захаров, 1979; Кобылянский, Фадеева, 1986; Дорофеев и др., 1988; Фадеева, Буренин, 1990). Посильную лепту в этом направлении внесли и продолжают вносить сотрудники Всероссийского НИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова. Так, ими были дополнены списки генов пшеницы, ржи, ячменя (Кобылянский, Фадеева, 1986), а также других злаков: кукурузы, риса, проса, овса (Дорофеев и др., 1988). Не остались без внимания зернобобовые, овощные и бахчевые культуры (Фадеева, Буренин, 1990). Кроме того, на основании собранных ими данных в середине второй половины XX в. сотрудниками ВИР были построены генетические карты групп сцепления мягкой пшеницы, соотнесенные с конкретными хромосомами (Кобылянский, Фадеева, 1986). С развитием достижений молекулярной генетики в этом направлении открылись дополнительные возможности. Так, начатое в 80-х – 90-х годах прошлого столетия широкое использование молекулярных ДНК-маркеров, а также применение методологии идентификации и локализации на хромосомах так называемых локусов количественных признаков, даже в тех случаях, когда они не способствовали появлению новых областей науки, значительно расширили границы биологических исследований.

В последние годы большое развитие получил метод QTL-анализа (Quantitative Trait Loci), основанный на использовании молекулярных маркеров для локализации количественного признака на хромосомной карте (Чесноков, 2009). На сегодняшний день это один из основных методов, позволяющих идентифицировать и осуществлять контролируемый перенос локусов хромосом, определяющих проявление хозяйственно ценных признаков. Для эффективного использования QTL в селекции растений необходимо знать, какие морфологические и физиологические признаки играют решающую роль в контроле урожая в тех условиях, для которых создается сорт, и так же надежно идентифицировать QTL, с которыми тесно связан селекционируемый признак (Чесноков, 2009; Крупнов, 2011). N.C. Collins et al. (2008) для физиологических признаков установлены два типа локусов: конститутивные, обнаруживаемые в большинстве условий, и специфические, или адаптивные, проявляющиеся в зависимости от степени влияния стрессового фактора. Подобные результаты отмечались и в наших приоритетных для России эколого-генетических исследованиях как на пшенице (Чесноков и др.,

2008; Mitrofanova et al., 2008), так и на капустных (Артемьева и др., 2008; Artemyeva et al., 2008) для целого ряда морфологических и фенологических признаков. Эту же закономерность в свое время отмечал еще и П. А. Генкель (1982), говоря о том, что засухо- и жаростойкость – динамические свойства, развивающиеся в процессе онтогенеза растений, и обезвоживание растений вызывает целый комплекс ответных защитно-приспособительных реакций, часть которых носит общий характер, а часть специфична. Имеются сообщения об идентификации у пшеницы QTL, контролирующей одновременно толерантность к жаре и к засухе (Olivares-Villegas et al., 2007). У сои выявлено от 4 до 6 локусов, детерминирующих эффективность использования воды. Опыты с хлопчатником при разных уровнях водообеспеченности показали, что урожайность хлопка-сырца и качество волокна определяются разными и независимыми локусами, а это принципиально позволяет совместить в одном генотипе адаптивные эффекты к дефициту почвенной влаги (Кошкин, 2010).

В наших экспериментах (Чесноков и др., 2008) по изучению азотного питания (Chesnokov et al., 2011; Чесноков и др., 2012) и водного обмена (Sitnikov et al., 2010) у растений яровой мягкой пшеницы были идентифицированы QTL, детерминирующие морфобиологические признаки. Они определяют урожайность, а также физиологические параметры водного режима растений, такие как водосберегающая способность и водный дефицит (Ситников и др., 2011).

При анализе полученных результатов было установлено, что почти все выявленные QTL превышали пороговое значение (LOD-оценка $\geq 2,5$). Процент изменчивости признаков, определяемый идентифицированными QTL, колебался от 12,5% для признака «масса корней» до 31% для признака «водоудерживающая способность листьев через 3 ч» (LOD-оценка $\geq 3,7$). Наибольшее количество QTL локализовано в А-геноме, в то время как в D-геноме были идентифицированы только три QTL.

В работах ряда авторов указывается, что наиболее засухоустойчивые сорта пшеницы отличаются бóльшим числом корней всех типов и их суммарной массой (Крупнов, 2011). В наших исследованиях масса корней определялась QTL, локализованными на хромосомах 5В с изменчивостью 12,5%, оводненность корней определялась QTL на хромосомах 5В и 6D с суммарной изменчивостью более 45%. Необходимо также отметить совпадение локализации на хромосомах 1А и 4А QTL, детерминирующих оводненность, содержание сухого вещества и водоудерживающую способность через 24 ч. Также наблюдалось совпадение локализации QTL в контроле признаков «оводненность» и «содержание сухого вещества в корнях» на хромосоме 6D. Эти результаты подтверждают взаимосвязь физиологических механизмов, определяющих водный статус растения. Однако, как следует из полученных данных, выявленные блоки коадаптированных генов, определяющие водный статус надземной части и корневой системы, различаются по своему месторасположению в геноме яровой мягкой пшеницы. Это говорит об эволюционной приспособленности систем физиологической адаптации растительных организмов и необходимости комплексной оценки этих систем. Кроме того, существование коадаптированных блоков генов свидетельствует о явной взаимосвязи систем индивидуальной и популяционной приспособленности (*F*- и *R*-системы) как систем, призванных способствовать выживанию организмов в экстремальных условиях среды (Жученко, Король, 1985).

Ранее (Кожушко, 1991) при изучении коллекции пшениц было установлено, что наибольшая водоудерживающая способность листьев характерна для многих тетраплоидов носителей геномов *A* и *B*. С присоединением генома *D* увеличивается водоудерживающая способность генеративных органов, что, по-видимому, способствовало распространению гексаплоидных пшениц. Так, если хромосомный набор генома *A* в диплоидной пшенице дегенерирует при воздействии температурного шока, то в гексаплоидной пшенице, где наблюдается взаимодействие с геномами *B* и *D*, он более устойчив. При общей слабой физиологической засухоустойчивости *Aegilops tauschii* по сравнению с мягкой пшеницей, в

наших исследованиях *D*-геном играет существенную роль в обеспечении водного статуса растений. Полученные нами данные позволяют прояснить роль различных геномов в эволюционном формировании физиолого-генетических механизмов водообмена и засухоустойчивости у современных видов и могут быть использованы для создания высокопродуктивных засухоустойчивых сортов пшеницы.

Таким образом, накопленный на сегодняшний день огромный исторический опыт, значительный экспериментальный материал как теоретической, так и практической значимости, а также современная молекулярно-биологическая методология позволяют вплотную подойти к раскрытию физиолого-генетической природы засухоустойчивости растений, что в свою очередь предоставляет возможность развить новые стратегии адаптивной интенсификации растениеводства и увеличивает наукоемкость сельскохозяйственного производства.

Список литературы

- Артемяева А. М., Калинина Е. Н., Чесноков Ю. В.* Картирование QTL морфологических признаков и времени перехода к цветению вида *Brassica rapa* L. // Материалы докладов I Международной научно-практической конференции «Современные тенденции в селекции и семеноводстве овощных культур: Традиции и перспективы». М.: ВНИИССОК, 2008. Т.2. С. 56-58.
- Вавилов Н. И.* Научные основы селекции пшеницы. М.–Л., 1935. 246 с.
- Вавилов Н. И.* Избранные произведения в двух томах. Л.: Ленингр. отделение издательства «Наука», 1967. Т. 1. 435 с.
- Генкель П. А.* Жаро- и засухоустойчивость растений. М.: Наука, 1982. 280 с.
- Гончарова Э. А.* Эндогенная регуляция плодоношения сочноплодных культур, адаптация их к экстремальным воздействиям и проблемы диагностики устойчивости: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Кишинев, 1985. 46 с.
- Гончарова Э. А.* Водный статус культурных растений и его диагностика / Под ред. акад. В. А. Драгавцева. СПб.: ВИР, 2005. 112 с.
- Гончарова Э. А.* Изучение устойчивости и адаптации культурных растений к абиотическим стрессам на базе мировой коллекции генетических ресурсов. СПб.: ВИР, 2011. 353 с.
- Гончарова Э. А.* Стратегия диагностики и прогноза устойчивости сельскохозяйственных растений к погодно-климатическим аномалиям // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 1. С. 24-31.
- Дорофеев В. Ф., Фадеева Т. С., Шмараев Г. Е.* (ред.). Генетика культурных растений: кукуруза, рис, просо, овес. Л.: Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1988. 272 с.
- Драгавцев В. А., Гончарова Э. А., Удовенко Г. В., Выриков В. А., Туде Я. А.* Взаимодействие генотип-среда при саморегуляции физиологических процессов. // Доклады Россельхозакадемии. 1995. № 1. С. 5-9.
- Жученко А. А.* Генетика томатов. Кишинев: Штиинца, 1973. 375 с.
- Жученко А. А.* Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). Теория и практика. В трех томах. М.: Изд-во Агрорус, 2009. 520 с.
- Жученко А. А., Король А. Б.* Рекомбинация в эволюции и селекции. М.: Наука, 1985. 400 с.
- Захаров И. А.* Генетические карты высших организмов. Л.: Наука, 1979. 157 с.
- Кобьялянский В. Д., Фадеева Т. С.* (ред.). Генетика культурных растений: Зерновые культуры. Л.: Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1986. 264 с.
- Кожушко Н. Н.* Оценка засухоустойчивости полевых культур. В кн.: Диагностика устойчивости растений к стрессовым воздействиям / Под ред. Проф. Г.В. Удовенко. Л.: ВИР, 1988. С. 10-25.
- Кожушко Н. Н.* Изучение засухоустойчивости мирового генофонда яровой пшеницы для селекционных целей // Методические указания ВИР, 1991. 92 с.
- Кошкин Е. И.* Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур. М.: Дрофа, 2010. 640 с.
- Крупнов В. А.* Засуха и селекция пшеницы: системный подход // Сельскохозяйственная биология. 2011. № 1. С. 12-24.
- Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А.* Физиология растений. М.: Высшая школа, 2005. 736 с.

- Ситников М. Н., Гончарова Э. А., Чесноков Ю. В.* Генетическая детерминация водного режима растений яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. // Материалы VII съезда Общества физиологов растений России. Нижний Новгород, 2011. Т. 2. С. 640-641.
- Удовенко Г. В.* Солеустойчивость культурных растений. Л., 1977. 215 с.
- Фадеева Т. С., Буренин В. И.* (ред.). Генетика культурных растений: Зернобобовые, овощные, бахчевые. Л.: Агропромиздат, Ленингр. отд-ние, 1990. 287 с.
- Физиологические основы селекции растений* / Под ред. Удовенко Г. В., Шевелухи В. С. СПб.: ВИР, 1995. 648 с.
- Чесноков Ю. В.* Картирование локусов количественных признаков у растений. СПб.: ВИР, 2009. 100 с.
- Чесноков Ю. В., Гончарова Э. А., Почепня Н. В., Ситников М. Н., Кочерина Н. В., Ловассер У., Бернер А.* Идентификация и картирование QTL физиолого-агрономических признаков яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в градиенте азотного питания // Сельскохозяйственная биология. 2012. № 3. С. 1-13.
- Чесноков Ю. В., Почепня Н. В., Бернер А., Ловассер У., Гончарова Э. А., Драгавцев В. А.* Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Доклады АН. 2008. Т. 418. С. 693-696.
- Artemyeva A. M., Kalinina E. N., Zhao J., Lou P., Pino Del Carpio D., Chesnokov Yu. V., Bonnem A. B.* Evaluation of QTL for Phenotypic Characters of Brassica rapa // 5th ISHS International Symposium on Brassicas and 16th Crucifer Genetic Workshop. Lillehammer. Norway. 8-12 September 2008. P.127.
- Börner A., Schumann E., Färste A., Guster H., Leithold B., Ryder M. S., Weber W. E.* Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Theor. Appl. Genet. 2002. V.105. P. 921-936.
- Chesnokov Yu. V., Goncharova E. A., Sitnikov M. N., Pochepeina N. V., Kocherina N. V., Lohwasser U., Börner A.* Mapping of agronomically important QTLs in soft spring wheat (*Triticum aestivum* L.) in gradient of nitrogen nutrition // The 15th International EWAC Conference. 2011. P. 49.
- Collins N. C., Tardieu F., Tuberosa R.* Quantitative trait loci and crop performance under abiotic stress: Where do we stand? // Plant Physiology. 2008. N. 147 P. 469-486.
- Ganal M. W., Ryder M. S.* Microsatellite and SNP markers in wheat breeding. In: Genomics Assisted Crop Improvement: Genomics Applications in Crops. Varshney R. K., Tuberosa R. (eds.). Springer, 2007. V 2. P. 1-24.
- Emerson R. A., Beadle G. W., Fraser A. C.* A summary of linkage studies in maize // Cornell Univ. Agr. Exp. Stn. Mem. 1935. P. 1-80.
- Mitrofanova O. P., Velinda Chibomba, Kozlenko L. V., Pyukkenen V. P., Börner A., Lohwasser U., Chesnokov Yu. V.* Mapping of agronomic important QTL in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.) // Studia Universitatis. Seria "Stiinte ale naturii". Chisinau, CEP USM. 2008. V. 7. N 17. P. 140-143
- Olivares-Villegas J. J., Reynold M. P., McDonald G. K.* Drought-adaptive attributes in the Seri/Babax hexaploid wheat population // Func. Plant Biol. 2007. N 34. P. 189-203
- Sitnikov M. N., Goncharova E. A., Chesnokov Yu. V.* Genetic determination of plant water regime of bread spring wheat *Triticum aestivum* L. // The International conference «Wheat genetic resources and genomics». 2010. P. 74
- Röder M. S., Korzun V., Wendehake K., Plaschke J., Tixier M. H., Leroy P., Ganal M. W.* A microsatellite map of wheat // Genetics. 1998. V. 149. N. 4. P. 2007-2023.

**ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КАК ОДНА ИЗ ПОДСИСТЕМ
ПОЛИМОРФНОГО ВИДА У РАСТЕНИЙ И ЕЕ СВОЙСТВА (НА ОСНОВЕ
МОНОГРАФИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ РОДА ЖУЗГУН – *CALLIGONUM* (L.))**

Ю. Д. Сосков, А. А. Кочегина

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: akochegina@rambler.ru

Резюме

При монографическом изучении крайне полиморфного рода жузгун *Calligonum* (L.) у ряда видов выявлена гигантская индивидуальная изменчивость, которая является причиной ошибочного описания при разграничении видов этого рода от подвидов, экотипов и форм (90 видов). С помощью методов статистического анализа (коэффициент вариации) проведена оценка уровня индивидуальной изменчивости по 16 морфологическим индивидуальным признакам в различных частях ареала видов. Выявлен высокий уровень гомологической изменчивости у жузгуна, который связан с высоким уровнем индивидуальной изменчивости видов. В условиях Северного Приаралья в культуре изучена индивидуальная изменчивость по морфологическим признакам в семенном потомстве. Выявлено, что величина индивидуальной изменчивости в потомстве отдельных растений восстанавливалась в прежнем объеме независимо от набора признаков образца.

Ключевые слова: род жузгун *Calligonum* (L.), полиморфный вид, внутривидовая структура, индивидуальная и гомологическая изменчивость.

**INDIVIDUAL VARIABILITY AS ONE OF SUBSYSTEM OF POLYMORPHIC
PLANT SPECIES AND ITS PROPERTIES (MONOGRAPHIC STUDY
OF THE GENUS *CALLIGONUM* (L.) FOR EXAMPLE)**

Yu. D. Soskov, A. A. Kochegina

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: akochegina@rambler.ru

Summary

In monographic study of the highly polymorphic genus *Calligonum* (L.) in several species a huge individual variability was revealed, which was the cause of an erroneous description of the delimitation of species of this genus from the subspecies, varieties, ecotypes and forms (90 species). Using the methods of statistical analysis (coefficient of variation) the levels of individual variability of 16 morphological individual featured in various parts of the range of species. were assessed The high level of homological variability is associated with high levels of individual variability of the species of the genus *Calligonum* (L.). In the North Aral Sea in the culture and in nature an individual variability in morphological features and in the seed progeny was studied.. It was revealed that the magnitude of individual variability of the progeny of individual plants was restored in the same volume regardless of the feature set of the samples.

Key words: genus *Calligonum* (L.), polymorphic species, individual variability, homological variability.

Введение

В нашей предыдущей статье «Свойства иерархических подсистем в системе вида» Н. И. Вавилова (Сосков, Кочегина, 2009) мы подробно описали первую (географические расы) и вторую (экологические расы) подсистемы в структуре полиморфного вида, которая разработана коллективом ученых школы систематики Н. И. Вавилова во ВНИИ

растениеводства. Тема нашего сообщения касается только третьей подсистемы вида, с которой начинается изучение любого вида, а именно с индивидуальной изменчивости, для которой характерно отсутствие экологической и географической обособленности (рис. 1).

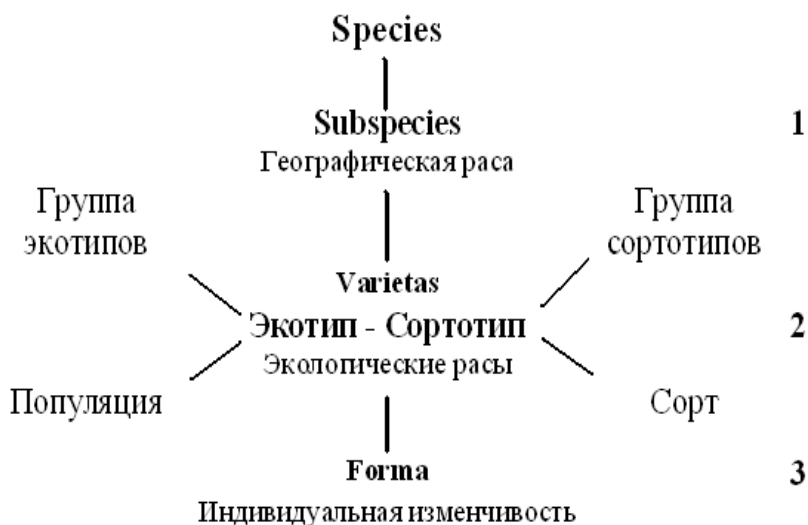


Рис. 1. Схема возможной внутривидовой структуры вида у полиморфных видов:

- 1 подсистема с частичной географической изоляцией;
- 2 – подсистема с экологической изоляцией;
- 3 – подсистема с отсутствием географической и экологической изоляции.

Для вида должна быть обязательной полная географическая изоляция (с поправкой на интродукцию). Для подвида характерна частичная географическая изоляция. Хотя бы один из подвигов политипного вида должен встречаться на части своего ареала в единственном числе. Экотипу свойственна только экологическая изоляция. На одной территории могут произрастать несколько экотипов. У разновидности не имеется ни географической, ни экологической изоляции. Все разнообразие разновидностей можно встретить практически в любой популяции вида или подвида.

В настоящее время в систематике сложилась тупиковая ситуация, когда в ранге вида исследователи описывают подвиды, экотипы и даже формы. Происходят такие казусы большей частью потому, что для описания вида и его внутривидовой структуры требуется исследование **всего ареала** данного вида, а не только какой-либо его части. Особенно часто подобные ошибки характерны для полиморфных видов.

Так, без выяснения ареалов у видов в роде *Calligonum* L. было напрасно описано только по наиболее часто встречающимся индивидуальным морфологическим признакам (не принимая в расчет подвиды, гибриды и повторно описанные виды с взаимно отдаленных частей ареала) в общей сложности 90 видов (Павлов, 1936; Дробов, 1941, 1953; Годвинский, 1965; и др.), таким, как окраска околоцветника и плода, величина плода, степень завитости орешка, положение краев крыльев относительно друг друга, плотность стояния щетинок, размер и угол ветвления конечных делений щетинок плода и др.

Такая же ситуация наблюдается и в зоологии, где ранг вида также часто приписывают индивидуальной изменчивости. По свидетельству Э. Майра, более половины всех синонимов у животных обязаны своим происхождением недооценке индивидуальной изменчивости. В одной только орнитологии было напрасно описано около 100 таких видов. При ревизии ули-

ток из рода *Melania* не менее 114 видов оказались всего лишь индивидуальными отклонениями и их пришлось свести в синонимы разных видов (Майр, Линсли, Юзингер, 1956).

Усовершенствованная нами внутривидовая трехуровневая система для полиморфных видов (рис.1), как нам представляется, дает возможность легче отличать подвиды от видов, с одной стороны, и подвиды от экотипов и фенов (морфодемов) индивидуальной изменчивости, с другой. Для примера приведем полиморфный род жузгун, в котором ряд видов обладает ярко выраженной индивидуальной изменчивостью, а значит, такие ошибки встречаются наиболее часто.

Материалы и методы

Работа выполнена на основе изучения рода жузгун по гербарным материалам, в условиях естественного произрастания, в культуре и лабораторных условиях. Изучены гербарные материалы 9 отечественных и 6 зарубежных гербариев в количестве свыше 5700 гербарных образцов.

Совместно с лабораторией фитохорологии кафедры ботаники СПбГУ составлены точечно-контурным методом (Толмачев, 1974; Мусаев, 1978) карты ареалов представителей рода жузгун. Способы наименования типа ареала и установления принадлежности вида к флороцено типу даны по Р. В. Камелину (1979, 1987). В лаборатории цитологии БИН им. В. Л. Комарова определены, по М. С. Навашину (1936), числа хромосом в 136 образцах видов и гибридов рода. Парусность плода у 202 образцов определялась по А. И. Мальцеву (1925). В условиях естественного произрастания производилось описание сообществ жузгунников по Б. А. Быкову (1962) и Е. М. Лавренко (1962). Собраны в полевых условиях свыше 1500 номеров гербария и плодов, образцы семян, пыльцы, древесины и растительного сырья. Переданы БИН им. В. Л. Комарова 12 видов и гибридов древесины (66 образцов) и пыльцы (92 образца) для изучения и пополнения обменного фонда, 24 карты ареалов всех видов рода. Изучена интрогрессивная и индивидуальная изменчивость по качественным признакам в 27 дикорастущих популяциях и наиболее изменчивых видов в потомстве отдельных растений у 47 образцов 12 видов. При разработке новой системы рода жузгун был принят за основу географо-морфологический метод (Kerner, 1869; Wettstein, 1898; Комаров, 1944; Вавилов, 1935; Попов, 1950 и др.), который был развит и дополнен нами законами Веттштейна – Комарова, дивергенции Чарльза Дарвина, А. Н. Северцова и Харди–Вайнберга (Сосков, 2007, 2011; Сосков, Кочегина, 2009; Сосков, Кочегина, Малышев, 2008).

Полевые опыты проводились в 1971–1980 гг. на Приаральской опытной станции ВИР, расположенной в зоне пустыни Северного Приаралья (г. Челкар Актюбинской области). Климат в районе станции резко континентальный, с абсолютным годовым максимумом +42° летом и минимумом –45° зимой. Сумма положительных температур выше 5° составляет 3455°. Продолжительность безморозного периода (в воздухе) колеблется в пределах 128–183 дней. Сумма осадков за год – 177 мм (Агроклиматический справочник по Актюбинской обл., 1960). Изучена изменчивость семенных потомств у 62 отдельных растений, относящихся к 19 видам и гибридам. Наблюдения и учеты проводились согласно "Методическим указаниям по изучению коллекции многолетних кормовых трав" отдела кормовых культур ВИР (1973), статистическая обработка экспериментальных данных – по Б. А. Доспехову (1979).

Результаты и обсуждение

Род Жузгун – *Calligonum* L. из семейства *Polygonaceae*, голарктический, афроазиатский, крайне полиморфный, представлен 4 секциями с 28 кустарниковыми видами – пионерами закрепления песков и пастбищными кормовыми растениями. Виды сгруппированы в ряды близкородственных видов В. Л. Комарова с взаимоисключающими ареалами. Пять видов находятся в стадии видообразования через подвиды. Экотипы практически отсутствуют. Гибридогенных видов – 1. Межсекционных гибридов – 8.

Жузгуны представлены только древесными жизненными формами – кустарниками, реже деревьями (*Calligonum eriopodum*, *C. azel*, *C. calvescens*, *C. arborescens*) или кустарничками (*C. junceum* subsp. *junceum*, *C. triste*, *C. mongolicum*) (рис. 2). Одна из основных морфологических особенностей видов рода жузгун – относительно слабая дифференциация морфологических признаков деревянистых и травянистых побегов, листьев и цветков и сильная – плодов (Ворошилов, 1982). Последние были положены в основу для различения видов. Причина ускоренной эволюции видов жузгуна по признакам репродуктивной сферы и замедленной по признакам вегетативной сферы, по-видимому, связана с высокой специализацией вегетативных органов к экстремальным условиям пустыни (сильное разрастание боковых корней в поверхностных горизонтах почвы, ежегодное сбрасывание однолетних травянистых веточек, редукция листьев и др.).



Рис. 2. Обильное плодоношение *C. caput-medusae* Schrenk в посевах. Ферганская долина, восточнее ст. Мельниково

Признаки элементов цветка у видов жузгуна можно подразделить на континуальные и дискретные. К первым можно отнести число цветков в пазухе листа (1,5–5,5 штук), а ко вторым все остальные, нижеперечисленные (см. табл. 1). Малое количество цветков (1–3 цветка в пазухе листа) имеют преимущественно более примитивные виды (*C. junceum*, *C. eriopodum*, *C. mongolicum*, *C. leuocladum*, *C. setosum*, *C. klementzii* и др.) и, наоборот, большое количество (4–5 штук) – продвинутые виды (*C. rubescens*, *C. microcarpum*, *C. litwinowii*, *C. murex*, *C. caput-medusae*, *C. acanthopterum*) (рис. 2), хотя имеются и исключения.

Таблица 1. Характеристика видов рода *Calligonum* L. по морфологическим признакам репродуктивной сферы

| Вид | Число цветков, шт. | Число тычинок, шт | Число хромосом, 2n | Масса плода, мг | Степень выраженности межреберных бороздок орешка | Консистенция крыльев, щетинок плода | Коэффициент парусности плода |
|-------------------------------|--------------------|-------------------|--------------------|----------------------------------|--|-------------------------------------|----------------------------------|
| I. Sect. <i>Calliphysa</i> | | | | | | | |
| <i>C. junceum</i> | 2,5 | 15 | 18 | 39 | Оч. слаб. | Мягкая | 16 |
| II. Sect. <i>Medusa</i> | | | | | | | |
| <i>C. eriopodum</i> | 1,5 | 15 | 18 | 55 | Оч. слаб | Оч. мягк. | 105 |
| <i>C. triste</i> | 4,5 | 10 | 36 | 52 | Оч. слаб | Жестк. | 34 |
| <i>C. ebinuricum</i> | 2,0 | 12 | – | 64 | Оч. слаб | Мягк. | 51 |
| <i>C. azel</i> | – | – | – | 75 | Оч. слаб | Мягк. | 25 |
| <i>C. calvescens</i> | 4,5 | 10 | – | 48 | Слабая | Мягк. | 150 |
| <i>C. rubescens</i> | 4,5 | 10 | 18 | 53 | Сильная | Мягкая | 32 |
| <i>C. mongolicum</i> | 3,0 | 10 | – | 35 | Слабая | Мягкая | 34 |
| <i>C. microcarpum</i> | 4,0 | 12–13 | 18 | 25 | Оч. сильн. | Мягкая | 40 |
| <i>C. litwinowii</i> | 4,5 | 12–13 | 36 | 37 | Сильная | Жесткая | 23 |
| <i>C. murex</i> | 4,5 | 10 | 18 | 95 | Сильная | Оч. жестк. | 10 |
| <i>C. arborescens</i> | 3,5 | 12–14 | 18 | 181 | Оч. сильн. | Жесткая | 34 |
| <i>C. caput-medusae</i> | 4,0 | 12–14 | 36 | 121 | Оч. сильн. | Жесткая | 26 |
| III. Sect. <i>Pterococcus</i> | | | | | | | |
| <i>C. tetrapterum</i> | 2,5 | 15 | – | 50 | Сильная | Мягкая | 29 |
| <i>C. leucocladum</i> | 2,0 | 10 | 18 | 41 | Сильная | Мягкая | 33 |
| <i>C. aphyllum</i> | 2,0 | 15 | 36 | 66 | Сильная | Мягкая | 29 |
| <i>C. rubicundum</i> | 2,5 | 12–14 | 36 | 106 | Сильная | Жесткая | 15 |
| <i>C. turbineum</i> | 3,0 | 15 | 36 | 39 | Сильная | Мягкая | 41 |
| IV. Sect. <i>Calligonum</i> | | | | | | | |
| <i>C. crinitum</i> | 4,5 | 10 | – | 28 | Слабая | Оч. мягк. | 154 |
| <i>C. laristanicum</i> | – | – | – | 65 | Сильная | Мягкая | 40 |
| <i>C. santoanum</i> | 3,0 | 10 | 18 | 43 | Сильная | Мягкая | 38 |
| <i>C. acanthopterum</i> | 5,5 | 12–14 | 36 | 69 | Сильная | Мягкая | 32 |
| <i>C. klementzii</i> | 2,0 | 10 | – | 46 | Сильная | Жесткая | 31 |
| <i>C. bakuense</i> | 3,0 | 12–14 | 36 | 98 | Сильная | Жесткая | 19 |
| <i>C. crispum</i> | 2,5 | – | 36 | 118 | Сильная | Жесткая | 15 |
| | | | | Σ= 182,4 X _{cp} = 68 | | | Σ=1191 X _{cp} = 44,1 |

Дифференциация цветка по дискретным признакам связана у жузгуна с наличием или отсутствием опушения цветоножек и наружной стороны долей околоцветника (по этим диагностическим признакам выделяются подвиды у *C. eriopodum*). К другим дискретным признакам относятся белая или красная окраска околоцветника (**этот признак определяет только индивидуальную изменчивость**, которая проявляется примерно у половины видов

всего рода), число тычинок в цветке (10, 12–13 и 15 штук), красная (большинство видов) или светло-желтая окраска пыльников (*C. junceum*, *C. eriopodum*, *C. setosum*).

Видам рода свойственно только три числа тычинок – 10, 15 и промежуточное количество между этими значениями, обычно 12–13, 12–14 тычинок. По 15 тычинок в цветках обнаружено у 5 видов рода (*C. junceum*, *C. aphyllum* и др.), по 10 тычинок – у 10 видов (*C. rubescens*, *C. leucocladum* и др.) и по 12–14 тычинок – у 9 видов (*C. microcarpum*, *C. rubicundum* и др.). В качестве диагностических на видовом и подвидовом уровнях могут использоваться все вышеперечисленные дискретные признаки, **за исключением признака окраски околоцветника**, который связан с полиморфизмом.

Плод у жузгуна – четырехреберный орешек. Ребра орешка несут крылья (sect. *Pterococcus*) или щетинки (sect. *Medusa*), но иногда окончания щетинок переходят в пузыревидную пленку, которая окутывает весь орешек (sect. *Calliphysa*). Нередко крылья сами покрыты щетинками (sect. *Calligonum*). Плоды видов рода жузгун различаются по величине, форме и окраске; орешки – по длине, диаметру, форме, степени завитости и другим признакам (табл. 1; табл. 2). Перечисленные морфологические свойства плода в большинстве своем характеризуют виды и являются диагностическими. Но среди них, как и среди признаков цветка, имеются и такие, которые характеризуют внутривидовую изменчивость. Согласно Ю. А. Филипченко, который сформулировал наиболее полное представление об индивидуальной изменчивости (1923, 1978), также Е. Н. Синской (1963) и С. С. Шварцу (1963), к групповой изменчивости в роде жузгун мы относим подвидовую и экотипическую. Индивидуальную изменчивость генетик Ю. А. Филипченко подразделил на количественную (рядовую) и качественную (альтернативную) изменчивости, связывая их с количественными и качественными признаками, характеризующими изменчивость отдельных растений в популяции. С. А. Мамаев (1968) конкретизирует это понятие, называя его изменчивостью организмов в пределах экологически однородного участка, не связанной с полом и возрастом, а также варьированием признаков одноименных органов у одного организма. Индивидуальная изменчивость по качественным признакам широко вошла в литературу также под названием «полиморфизм» в узком его понимании, или «внутрипопуляционный полиморфизм» (Ford, 1940; Майр, 1956; Шепард, 1970; Еленевский, 1980; и др.), затем в этом же значении как «полиморфическая» (Яблоков, 1966; Сосков, 2011) и «дисперсная» изменчивости (Сосков, Иванов, Козуля, 1973; Сосков, Ахмед-Заде, 1974; Витковский, Сосков, 1975; Иванов, Сосков, Бухтеева, 1986).

Таблица 2. Кодовая схема изменчивости видов рода жузгун по индивидуальным морфологическим признакам репродуктивной сферы

| Признак | Состояние признака |
|---|---|
| 1. Окраска околоцветника | 1.1 – белая 1.2 – красная |
| 2. Величина плода | 2.1 – мелкий 2.2 – средний 2.3 – крупный |
| 3. Окраска плода | 3.1 – светло-желтая 3.2 – светло-желтая × красная 3.3 – красная |
| 4. Завитость орешка плода | 4.1 – очень слабая (до 10°) или орешек неза- витый 4.2 – слабая, 11-30° 4.3 – сильная, 91-120° |
| 5. Положение краев крыльев плода относи- тельно друг друга | 5.1 – сомкнуты по всей длине 5.2 – отставлены снизу 5.3 – отставлены сверху |

| | |
|--|---|
| | 5.4 – отставлены с обоих концов 5.5 – отставлены по бокам 5.6 – отставлены со всех сторон. |
| 6. Ширина гребня крыла (мм) | 6.1 – узкий, 1-3 мм 6.2 – широкий, 4-8 мм |
| 7. Край крыла | 7.1 – цельный или мелкозубчатый 7.2 – удвоенно-зубчатый |
| 8. Сращенность концов половинок крыла | 8.1 – не сросшиеся или очень слабо сросшиеся 8.2 – сросшиеся снизу 8.3 – сросшиеся сверху 8.4 – сросшиеся с обоих концов |
| 9. Ориентация края крыла относительно плоскости гребня крыла | 9.1 – в одной плоскости с поверхностью гребня 9.2 – загнуты кверху 9.3 – пригнуты книзу 9.4 – искривлены винтообразно |
| 10. Гофрированность поверхности крыла | 10.1 – отсутствие 10.2 – наличие |
| 11. Простые выросты на поверхности крыла | 11.1 – отсутствие 11.2 – наличие |
| 12. Плотность стояния щетинок | 12.1 – редкое 12.2 – среднее 12.3 – густое |
| 13. Количество рядов щетинок на ребре или крыле орешка | 13.1 – один ряд 13.2 – два ряда 13.3 – три ряда |
| 14. Местоположение щетинок на крыле | 14.1 – по краю крыла (крылья голые) 14.2 – по краю крыла и на его поверхности |
| 15. Размер конечных веточек щетинок | 15.1 – короткие 15.2 – длинные. |
| 16. Угол ветвления конечных веточек щетинок | 16.1 – 10–20° или веточки почти параллельны 16.2 – 31–60 (90°) |

По Е. В. Ford (1940), полиморфизм – это генетически обусловленное прерывистое разнообразие форм внутри популяций вида, не связанное с экологическими и географическими барьерами для скрещивания. Он проявляется не только по морфологическим, но и по биологическим признакам (наличие твердых и мягких семян, гетеростилия и т. д.). Термин «дисперсная изменчивость» не имеет отношения к понятиям вариационной статистики и лишь отражает рассеянный характер встречаемости этой изменчивости в популяциях вида, подвида или экотипа. Согласно А. Г. Еленевскому (1980), полиморфизм по двум и более признакам характерен для видов многих родов, таких, как *Betula*, *Centaurea*, *Draba*, *Erigeron*, *Helianthemum*, *Myosotis*, *Papaver*, *Ranunculus*, *Salix*, *Stachys*, *Valeriana*, *Veronica* и др.

Отделение признаков индивидуальной изменчивости от диагностических видовых признаков у жузгунов является необходимым условием для установления объема и границ его видов. С этой целью была подробно изучена индивидуальная изменчивость популяций видов в условиях природы и в посевах в потомстве отдельных растений. Учет изменчивости индивидуальных дискретных морфологических признаков околоцветника и плода проводили по разработанной кодовой схеме изменчивости (табл. 2) с использованием метода цифрового кодирования качественных признаков (Сосков, Иванов, Козуля, 1973; Сосков, Ахмед-Заде, 1974; Витковский, Сосков, 1975). Признаки каждого растения записывались в виде формулы,

состоящей из ряда двух-трехзначных цифр, в которых первые цифры (десятки) соответствуют старшему разряду и обозначают порядковую нумерацию признаков, а вторые цифры (единицы) соответствуют младшему разряду и обозначают нумерацию градации в пределах каждого признака в отдельности.

Такой метод учета признаков позволил не только быстро учитывать признаки, но и количественно определить степень изменчивости изучаемой популяции, выразив ее через коэффициент вариации (V_p %) по качественным признакам (Закс, 1976; Доспехов, 1979). Коэффициент вариации принято считать наиболее объективным и стандартным показателем варибельности биологических явлений (Мамаев, 1968) и, в частности, наилучшим показателем для характеристики индивидуальной изменчивости (Яблоков, 1966). В условиях естественного произрастания индивидуальную изменчивость по морфологическим признакам изучали практически у всех видов, произрастающих на территории бывшего СССР, и более подробно в выборках из 27 дикорастущих популяций, относящихся к 11 видам.

Анализ (рис. 3, 4) индивидуальной изменчивости видов из различных секций (*C. rubescens*, *C. caput-medusae*, *C. leucocladum*, *C. aphyllum*, *C. rubicundum*, *C. turbineum*, *C. setosum*, *C. acanthopterum* и др.) показывает, что в одной популяции каждого вида произрастают растения с различным набором разностей признаков (см. табл. 2), которые ранее рассматривались в качестве диагностических видовых (Литвинов, 1913; Pavlov, 1933; Дробов, 1941; Годвинский, 1961; и др.).

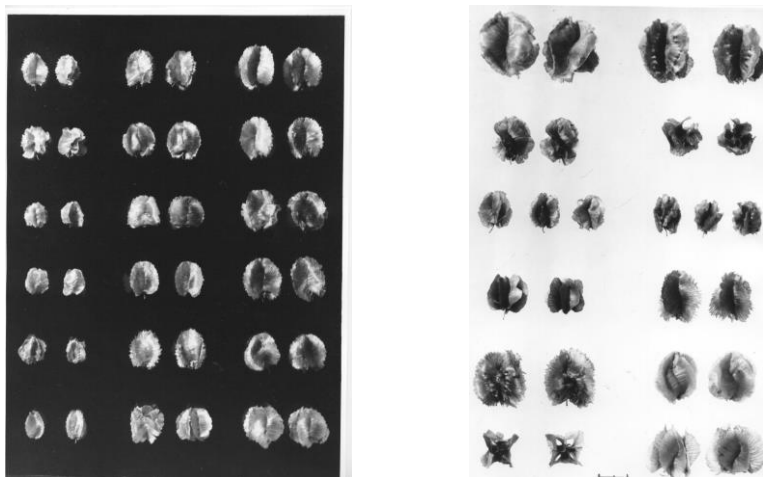


Рис. 3. Изменчивость дикорастущих популяций *C. leucocladum* (Schrenk) Bunge и *C. aphyllum* (Pall.) Guerke.

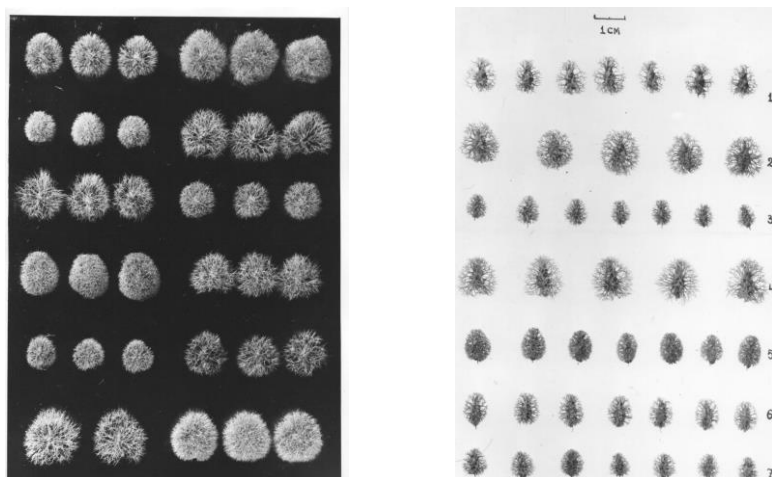


Рис. 4. Изменчивость дикорастущей популяции *C. rubescens* Mattei и *C. litwinowii* Drob.

Статистический метод оценки величины индивидуальной изменчивости в популяциях этих видов подтверждает высокий уровень изменчивости (V_p %), который составил по видам 40,5–97,3 % (табл. 3).

Таблица 3. Величина индивидуальной изменчивости по морфологическим признакам дикорастущих популяций видов рода *Calligonum* L.

| Вид | Географический пункт | Количество в популяции, шт. | | | P, % | P _{ср} | δ P, % | V _p , % |
|---|---|-----------------------------|--------------------|---|-------|-----------------|--------|--------------------|
| | | растений | учтенных признаков | комбинаций признаков, p ₁ +p ₂ +...p _k | | | | |
| <i>C. rubescens</i> | Курган-Тюбинская обл., Палван-Тугай | 100 | 5 | 16 | 54,00 | 6,25 | 2,53 | 40,49 ±2,86 |
| <i>C. microcarpum</i> | Там же, Тигровая балка | 100 | 5 | 22 | 37,00 | 4,55 | 1,98 | 43,63 ±3,09 |
| <i>C. setosum</i> | Там же | 100 | 10 | 40 | 24,00 | 2,50 | 1,66 | 66,52 ±4,70 |
| <i>C. leucocladum</i> | Кзыл-Ординская обл., возле станции Тартугай | 100 | 9 | 44 | 16,00 | 2,27 | 1,51 | 66,56 ±4,71 |
| <i>C. acanthopterum</i> subsp. <i>smirnovii</i> | Там же, полуостров Куланды | 36 | 5 | 20 | 19,44 | 5,00 | 3,97 | 79,40 ±9,35 |
| <i>C. aphyllum</i> | Актюбинская обл., пески Малые Барсуки | 71 | 10 | 44 | 8,45 | 2,27 | 1,95 | 85,79 ±7,20 |
| <i>C. bakuense</i> | Азербайджан, у пос. Дуванный | 84 | 10 | 61 | 4,76 | 1,64 | 1,46 | 89,00 ±6,89 |
| <i>C. turbineum</i> | Алма-Атинская обл., возле г. Баканас | 83 | 10 | 65 | 6,02 | 1,54 | 1,42 | 92,30 ±7,17 |
| <i>C. rubicundum</i> | Восточный Казахстан, р. Черный Иртыш | 100 | 10 | 84 | 4,00 | 1,19 | 1,12 | 94,45 ±6,68 |
| <i>C. caput-medusae</i> | Джамбулская обл., Южный Муонкум | 14 | 4 | 11 | 14,29 | 9,09 | 8,63 | 94,91 ±17,93 |
| <i>C. acanthopterum</i> subsp. <i>acanthopterum</i> | Там же | 25 | 5 | 21 | 8,00 | 4,76 | 4,56 | 95,84 ±13,55 |
| <i>C. crispum</i> | Восточный Казахстан, левобережье Черного Иртыша | 21 | 8 | 19 | 9,52 | 5,26 | 5,12 | 97,34 ±15,02 |

Обозначения: P, % – частота встречаемости модальной комбинации; P_{ср} – средняя доля одной комбинации ($P_{ср} = 1 \div \sum P\%$); δ P, % – стандартное отклонение; V_p, % – коэффициент вариации.

Согласно табл. 4, величина индивидуальной изменчивости (V_p %) *C. leucocladum* и *C. aphyllum* является одинаково высокой в различных частях ареала этих видов, составляя у первого вида 35,3–72,4 % и у второго – 78,6–100,0 %. Характерно также и то, что в различных частях ареала индивидуальная изменчивость проявляется по одним и тем же индивидуальным признакам, причем обычно с близкой по значению частотой встречаемости отдельных признаков, **но при условии, что популяции сравниваются в пределах ареала вида, не расчлененного на подвиды или экотипы**. Нарушение целостности растительного покрова и наличие гибридизационных процессов в популяциях приводят к увеличению индивидуальной изменчивости на 11–18 % (табл. 4).

Таблица 4. Величина индивидуальной изменчивости по 10 морфологическим признакам дикорастущих популяций *C. aphyllum* в связи с нарушением целостности растительного покрова и межвидовой гибридизацией

| Географический пункт | Наличие (+) или отсутствие (-) в популяции | | Количество, шт. | | P, % | V _p , % |
|---|---|-------------------------|-----------------|---|-------------------------|--------------------|
| | нарушений целостности растительного покрова | межвидовой гибридизации | растений | комбинаций признаков в популяции, P _{1+P_{2+P_{3+...P_k}}} | | |
| Дагестан, Кумторкале, (склон горы) | – | – | 100 | 58 | 14,00 | 78,60 ±5,56 |
| Актюбинская обл., пески Малые Барсуки | – | – | 71 | 44 | 8,45 | 85,79 ±7,20 |
| Дагестан, Кумторкале (подножие горы) | – | – | 100 | 66 | 7,00 | 84,69 ±5,99 |
| Актюбинская обл., пески Большие Барсуки | – | – | 27 | 19 | 14,82 | 89,54 ±12,18 |
| | | | | | x _{ср.} =11,07 | 84,66 ±2,27 |
| Кзыл-Ординская обл., возле ст. Майлибас | + | – | 29 | 21 | 17,24 | 89,19 ±11,71 |
| Кзыл-Ординская обл., п-ов Куланды | + | + | 28 | 26 | 10,71 | 96,85 ±12,94 |
| Алма-Атинская обл., возле г. Баканас | + | + | 14 | 14 | 7,14 | 100,00 ±18,90 |
| | | | | | x _{ср.} =11,70 | 95,35 ±3,21 |
| НСР _{0,05} =10,10 | | | | | | |

Обозначения: P, % – частота встречаемости модальной популяции; V_p, % – коэффициент вариации.

Изучение дикорастущих популяций видов жужгунов флоры бывшего СССР и зарубежных видов по гербарным материалам позволяет сделать вывод, что почти всем видам, имеющим самостоятельный ареал, свойственна индивидуальная изменчивость. Имеют изменчивость по 1–2 признакам виды *C. junceum*, *C. eriopodum*, *C. triste*, *C. ebinuricum*, *C. azel*, *C. klementzii* и 9–11 признакам – *C. leucocladum*, *C. aphyllum*, *C. rubicundum*, *C. turbineum*, *C. polygonoides*, *C. setosum*, *C. acanthopterum*, *C. bakuense*, *C. crispum*. Из 27 изученных основных видов рода жужгун имеют индивидуальную изменчивость: по окраске околоцветника, плода и величине плода 17–22 вида; по степени завитости орешка плода – 14 видов; по расположению крыльев плода относительно друг друга, ширине гребня крыла и плотности стояния щетинок – 11 видов и т. д. (табл. 5).

Таблица 5. Изменчивость видов рода *Calligonum* по индивидуальным морфологическим признакам

| Вид | Изменчивость по 16 индивидуальным признакам (+) или (-) | | | | | | | | | | | | | | | | n*, шт. |
|--------------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|---------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | |
| Sect. <i>Calliphysa</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. junceum</i> | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 |
| Sect. <i>Medusa</i> | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. eriopodum</i> | – | + | – | + | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 2 |
| <i>C. triste</i> | – | – | + | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | – | 1 |

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|---|----|----|----|
| <i>C. ebinuricum</i> | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| <i>C. azel</i> | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| <i>C. calvescens</i> | + | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 |
| <i>C. rubescens</i> | + | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | + | + | - | + | + | 7 |
| <i>C. mongolicum</i> | + | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | - | 3 |
| <i>C. microcarpum</i> | + | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | + | + | 6 |
| <i>C. litwinowii</i> | + | + | + | + | - | - | - | - | - | - | - | + | + | - | + | - | 7 |
| <i>C. murex</i> | + | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 |
| <i>C. arborescens</i> | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 1 |
| <i>C. caput-medusae</i> | + | + | + | + | - | - | - | - | - | - | - | + | - | - | + | - | 6 |
| Sect. Pterococcus | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. tetra-pterum</i> | - | + | + | - | - | - | + | - | - | - | + | - | - | - | - | - | 4 |
| <i>C. leuco-cladum</i> | - | + | - | + | + | + | + | + | + | + | + | - | - | - | - | - | 9 |
| <i>C. aphyllum</i> | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | - | - | - | - | - | 10 |
| <i>C. rubicundum</i> | + | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + | - | - | - | - | - | 10 |
| <i>C. turbineum</i> | - | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | - | - | - | - | - | 10 |
| Sect. Calligonum | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>C. crinitum</i> | + | + | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 |
| <i>C. polygono-ides</i> | + | + | + | + | + | + | - | - | - | - | - | + | + | - | + | + | 10 |
| <i>C. setosum</i> | - | + | + | + | + | + | - | + | + | + | - | + | + | - | - | - | 10 |
| <i>C. laristanicum</i> | + | + | + | + | + | + | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | 7 |
| <i>C. santoanum</i> | - | + | + | + | + | + | - | - | - | - | - | + | - | - | - | - | 6 |
| <i>C. acantho-pterum</i> | + | + | + | + | + | + | - | + | + | - | - | + | - | - | - | - | 9 |
| <i>C. klementzii</i> | - | - | + | - | + | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 |
| <i>C. bakuense</i> | + | + | + | + | - | + | - | + | - | - | - | + | + | + | + | - | 10 |
| <i>C. crispum</i> | + | + | + | + | + | + | - | + | + | + | - | + | - | - | - | - | 10 |
| Количество видов рода с индивидуальной изменчивостью по данному признаку | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Штуки | 17 | 19 | 22 | 14 | 11 | 11 | 5 | 8 | 7 | 6 | 5 | 11 | 6 | 1 | 6 | 3 | |
| % | 63 | 68 | 79 | 50 | 39 | 39 | 18 | 29 | 25 | 21 | 18 | 39 | 21 | 4 | 21 | 11 | |

* – n – количество признаков, по которым проявляется изменчивость.

Таким образом, анализируя полученные данные, можно констатировать, что при описании многих видов жузгуна использованы не видовые, а индивидуальные признаки. Ошибочно описаны в ранге вида растения: с различной величиной плода (*C. minimum* Lipsky, *C. orthotrichum* Pavl., *C. potaninii* Losinsk., *C. roborowskyi* Losinsk., *C. cancellatum* Mattei, *C. elegans* Drob., *C. alatiforme* Pavl., *C. molle* Litv., *C. petunnikowii* Litv. и др.), с различной окраской плода (*C. flavidum* Bunge), с различной степенью завитости орешка (*C. orthocarpum* Drob., *C. undulatum* Litv., *C. tortile* Drob. и др.), положением краев крыльев относительно друг друга (*C. obtusum* Litv., *C. patens* Litv., *C. physopterum* Pavl., *C. alatum* Litv., *C. humile* Litv. и др.), с различной шириной гребня крыла (*C. petunnikowii*) и структурой края крыла (*C. alatiforme* Pavl., *C. gracile* Litv., *C. lipskyi* Litv., *C. quadripterum* Korov. ex Pavl., *C. borszczowii* Litv., *C. oxicum* Drob. и др.), с различной степенью сращения концов половинок крыла (*C. patens* Pavl., *C. batiola* Litv., *C. androssowii* Litv., *C. pseudohumile* Drob., *C. rotula* Borszcz. и др.), ориентацией края крыла относительно плоскости гребня крыла (*C. lanciculatum* Pavl., *C. falcilobum* Godw., *C. involutum* Pavl., *C. durum* Godw., *C. crispatum* (Litv.) Mattei и др.) и простых выростов на поверхности крыльев (*C. lamellatum*. (Litv.) Mattei, *C. josephii* Godw., *C. kurotschkiniae* Godw. и др.), различной плотностью стояния щетинок (*C. matteianum* Drob., *C. pellucidum* Pavl., *C. comosum* L'Her., *C. intertextum* Rech. fil et Schiman-Czeika, *C.*

pulcherrimum Korov. ex Pavl., *C. nardinae* Godw. и др.) и по другим признакам. Таким образом, описано только по наиболее часто встречающимся индивидуальным признакам, не принимая в расчет подвиды, гибриды и повторно описанные виды с взаимно отдаленных частей ареала, в общей сложности 90 видов.

В то же время отдельные индивидуальные признаки, перечисленные в табл. 2, могут менять свой ранг и служить в качестве диагностических видовых, **если они невариабельны и константно представлены на всем ареале**, например: белая окраска околоцветника (*C. junceum* и др., всего 10 видов по табл. 5), величина плодов (8 видов), степень завитости орешка (*C. junceum*, *C. azel*, *C. calvescens*, *C. microcarpum* и др., всего 13 видов), размер конечных веточек щетинок (*C. junceum*, *C. eriopodum* и др., всего 16 видов) и т. д. Из других видовых диагностических признаков репродуктивной сферы наиболее надежными и удобными в ключах для определения видов являются следующие: количество тычинок (10, 15) и окраска пыльников (красная, светло-желтая); количество рядов щетинок на каждом ребре орешка (1, 2, 3, 4, 5), толщина и ориентация в пространстве конечных веточек щетинок; одно-двугребенчатость и консистенция крыльев плода; наличие или отсутствие на поверхности крыльев щетинок; длина, диаметр и форма орешка плода; форма, величина и рельеф ребер плода; величина межреберных бороздок; наличие опушения из пленчатых чешуек на орешке и другие признаки. Конкретные различия диагностических признаков даны в ключах для определения и в диагнозах видов (Сосков, 2011).

Видам рода жужгун свойственен высокий уровень **параллельной изменчивости** (Сосков, 1968), которая подчиняется закону гомологических рядов в наследственной изменчивости Н. И. Вавилова (Вавилов, 1935). Анализ таблицы 5 по индивидуальной изменчивости видов рода жужгун показывает, что вся выявленная нами гомологическая изменчивость связана с индивидуальными признаками. Наиболее высокий уровень гомологии прослеживается у близких видов в секциях *Pterococcus* и *Calligonum*. Высокий уровень гомологической изменчивости, по 7–10 индивидуальным признакам (44–63 % всех признаков), свойствен наиболее близким видам жужгунов: *C. leucocladum*, *C. aphyllum*, *C. turbineum* и *C. rubicundum*; *C. polygonoides* и *C. setosum*; *C. acanthopterum*, *C. bakuense* и *C. crispum* (рис. 5).

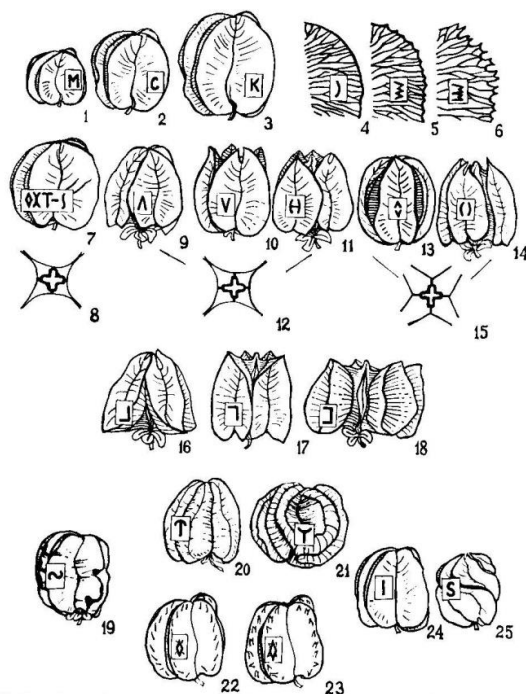


Рис. 5. Схема гомологической изменчивости по индивидуальным морфологическим признакам плода у видов sect. *Pterococcus* (Pall.) Endl.: *C. leucocladum* (Sehrenk) Bunge, *C. aphyllum* (Pall.) Guerke, *C. turbineum* Pavl.

1–23 – номера различий признаков (фенов); условные обозначения фенов в рамках на самих плодах.

На рисунке 5 отражена параллельная изменчивость по 8 признакам плода у трех близких видов *ser. Aphylla* Sosk. четвертичного возраста. Для этих же видов характерен и наиболее высокий коэффициент вариации по индивидуальным признакам (см. табл. 3, 4). Гомологическая и индивидуальная изменчивость по морфологическим признакам у жузгуна сравнима с таковой у пшеницы мягкой, которая относится к числу наиболее изменчивых видов мира. Так, ее многочисленные разновидности описываются по 5 морфологическим признакам чешуй, остей и зерновок (Дорофеев и др., 1979), длине, толщине, строению, углу ветвления и степени жесткости щетинок и др.

Согласно закону Харди-Вайнберга (Лобашев, 1967; Ли, 1978; Яблоков, 1980; и др.), в большой панмиктической популяции при отсутствии воздействий извне, нарушающих равновесие, генетический состав популяции во всех последовательных поколениях будет оставаться неизменным. Равновесие при случайном скрещивании достигается через одно поколение и не зависит от первоначального состава популяции. Если исходная популяция выведена из равновесия (например, как у нас, изучаются потомства одного растения), то, независимо от числа аллелей, уже через одно поколение случайное скрещивание приведет к достижению равновесия. Отсюда можно сделать вывод, что все разнообразие индивидуальной изменчивости популяции вида может быть воспроизведено в потомстве одной особи, что служит решающим моментом для определения – является ли разнообразие форм популяции индивидуальной изменчивостью. С этой целью изучена индивидуальная изменчивость по морфологическим признакам в потомстве отдельных растений (первая репродукция) в условиях Северного Приаралья у 32 образцов, относящихся к 12 видам флоры СССР: *C. microcarpum* (1 образец), *C. rubescens* (1), *C. litwinowii* (1), *C. leucocladum* (5), *C. aphyllum* (14), *C. turbineum* (12), *C. setosum* (1), *C. santoanum* (1), *C. acanthopterum* (2), *C. bakuense* (3), *C. crispum* (2). Более подробно изучена изменчивость в потомстве у 4 видов (табл. 6). В литературе описана индивидуальная изменчивость (Сосков и др., 1973) у *C. aphyllum* и *C. turbineum*.

Таблица 6. Частота встречаемости разностей индивидуальных морфологических признаков в популяциях видов рода *Calligonum* L. в природе и культуре (потомство отдельных растений при 1-й репродукции в условиях Северного Приаралья)

| Обозначение признаков по табл. 2 | <i>C. aphyllum</i> , Дагестан | | | <i>C. rubicundum</i> , Восточно-Казахстанская обл., | | | <i>C. acanthopterum</i> , Кзыл-Ординская обл. | | |
|----------------------------------|-------------------------------|---------------------------|----|---|---------------------------|----|---|---------------------------|----|
| | в природе, % | в культуре, № 1408, к-177 | | в природе, % | в культуре, № 1196, к-173 | | в природе, % | в культуре, № 226, к-193 | |
| | | признак исходного образца | % | | признак исходного образца | % | | признак исходного образца | % |
| 2,1 | 4 | – | 10 | 11 | – | 13 | 14 | – | 0 |
| 2,2 | 56 | – | 67 | 53 | 2,2 | 67 | 36 | – | 53 |
| 2,3 | 46 | 2,3 | 23 | 36 | – | 20 | 50 | 2,3 | 42 |
| 3,1 | 11 | – | 56 | 45 | – | 53 | – | 3,1 | 81 |
| 3,2 | 68 | 3,2 | 37 | 41 | – | 33 | – | – | 19 |
| 3,3 | 21 | – | 7 | 14 | 3,3 | 14 | – | – | 0 |
| 4,1 | 54 | – | 3 | 4 | – | 7 | 8 | – | 7 |
| 4,2 | 26 | 4,2 | 44 | 65 | – | 66 | 81 | 4,2 | 72 |
| 4,3 | 20 | – | 53 | 31 | 4,3 | 27 | 11 | – | 21 |
| 5,1 | 67 | 5,1 | 84 | 4 | 5,1 | 33 | 72 | 5,1 | 49 |
| 5,2 | 11 | – | 0 | 19 | – | 13 | 11 | – | 26 |
| 5,3 | 7 | – | 14 | 2 | – | 7 | 0 | – | 2 |
| 5,4 | 6 | – | 0 | 6 | – | 7 | 14 | – | 23 |
| 5,5 | 3 | – | 0 | 2 | – | 13 | 0 | – | 0 |
| 5,6 | 6 | – | 2 | 67 | – | 27 | 3 | – | 0 |

| | | | | | | | | | |
|------|-----|------|-----|----|------|-----|-----|-----|----|
| 6,1 | 3 | – | 2 | 3 | – | 0 | – | – | – |
| 6,2 | 97 | 6,2 | 98 | 97 | 6,2 | 100 | – | – | – |
| 7,1 | 76 | 7,1 | 84 | 20 | – | 33 | – | – | – |
| 7,2 | 24 | – | 16 | 80 | 7,2 | 67 | – | – | – |
| 8,1 | 100 | 8,1 | 100 | 73 | 8,1 | 87 | 94 | 8,1 | 86 |
| 8,2 | –0 | – | 0 | 15 | – | 13 | 3 | – | 7 |
| 8,3 | –0 | – | 0 | 2 | – | 0 | 0 | – | 5 |
| 8,4 | –0 | – | 0 | 10 | – | 0 | 3 | – | 2 |
| 9,1 | 98 | 9,1 | 100 | 97 | 9,1 | 100 | – | – | – |
| 9,2 | 1 | – | 0 | 3 | – | 0 | – | – | – |
| 9,3 | 1 | – | 0 | 0 | – | 0 | – | – | – |
| 9,4 | 0 | – | 0 | 0 | – | 0 | – | – | – |
| 10,1 | 91 | – | 63 | 92 | – | – | 87 | – | – |
| 10,2 | 9 | 10,2 | 37 | 8 | 10,2 | – | 13 | – | – |
| 11,1 | 93 | – | 67 | 62 | 11,1 | – | 100 | – | – |
| 11,2 | 7 | 11,2 | 33 | 38 | – | – | 0 | – | – |

У всех изученных видов в потомстве отдельных растений, как правило, восстанавливалась в прежнем объеме величина индивидуальной изменчивости (табл. 6) и отчасти частота встречаемости разностей индивидуальных признаков (табл. 7), независимо от того, с какими признаками выбирался исходный образец (растение) для изучения. Таким образом, факт появления в потомстве отдельных растений всего изучаемого разнообразия форм популяции является дополнительным свидетельством для отнесения этих форм в большинстве случаев не к отдельным видам или экотипам, а индивидуальной изменчивости одного вида. Растения с крупными плодами и пластинчатыми выростами на крыльях у *C. aphyllum* чаще встречаются на северо-западной окраине его ареала – в Прикаспийской низменности и Дагестане, что прослеживается и в потомстве отдельных растений из дагестанской и приаральской популяций. Кроме того, на этой же территории у растений в благоприятных условиях более сильно развиваются корневища. На основании этого можно сделать предположение о существовании у данного вида экотипической изменчивости.

Как исключение из этого правила, в потомстве отдельных растений могут выщепляться иногда и разные виды, если они произрастают на одной территории и гибридизируют. Так, в потомстве типичного по признакам плодов одного растения *C. rubicundum* выщепились, кроме исходного родительского вида (сеянцы 1–11), также один сеянец *C. crispum* (№ 17) и межвидовые гибриды (сеянцы 12–16). Такие случаи отнесены Е. Н. Синской (1963) к скрытой изменчивости. Константные на всем ареале видовые признаки *C. turbineum* (серая кора с продольными бурыми штрихами), *C. bakuense* (толстоватые, крепкие, колючие конечные веточки щетинок) и ряда других видов сохраняются и в посевах, в потомстве отдельных растений у всех особей популяций.

Заключение

У видов рода жугун (*C. caput-medusae*, *C. leucocladum*, *C. aphyllum*, *C. rubicundum*, *C. turbineum*, *C. acanthopterum*, *C. crispum* и др.) выявлен и количественно оценен высокий уровень индивидуальной изменчивости (коэффициент вариации $V_p = 67–97\%$) в общей сложности по 16 морфологическим индивидуальным признакам. В различных частях ареала индивидуальная изменчивость проявляется по одним и тем же признакам? с близкой по значению их частотой встречаемости, но при условии, что популяции сравниваются в пределах ареала вида, нерасчлененного на подвиды или экотипы, т. е. без учета их признаков. Нарушение целостности растительного покрова и наличие гибридизационных процессов в популяциях приводят к

увеличению индивидуальной изменчивости на 11–18 %. Из 27 изученных основных видов жужгуна имеют индивидуальную изменчивость: по окраске околоцветника, плода и величине плода – 17–22 вида, по степени завитости орешка – 14, расположению крыльев плода относительно друг друга, ширине гребня крыла и плотности стояния щетинок – 11 видов и т. д.

В семенном потомстве отдельных растений, взятых из дикорастущих популяций, восстанавливается, как правило, в прежнем объеме величина индивидуальной изменчивости и отчасти частота встречаемости разностей индивидуальных признаков независимо от того, с какими признаками выбиралось исходное растение для изучения. Для видов с высоким уровнем индивидуальной изменчивости характерен и высокий уровень гомологической изменчивости, которая проявляется у близких видов по 7–10 индивидуальным признакам. Вся выявленная нами у жужгуна гомологическая изменчивость связана с индивидуальными признаками. Анализ видового состава в роде жужгун показал, что около 90 видов были ошибочно описаны по индивидуальным признакам.

Список литературы

- Быков Б. А. О способе наименования ассоциаций // Бот. журн. 1962. Т.47, Вып. 12. С. 233-236.
- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. 2-е изд. М.; Л.: Сельхозгиз; 1935. 56 с. То же // Избр. тр. 1965. Т.5. С. 179-222.
- Витковский В. Л., Сосков Ю. Д. Полиморфизм терна на Северном Кавказе в зоне контакта с алычей // Бюл. ВНИИ растениеводства. 1975. Вып. 54. С. 27-30.
- Ворошилов В. Н. Методологические аспекты изучения флоры советского Дальнего Востока: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук в форме научного доклада. М., 1982. 32 с.
- Годвинский М. И., Нардина Н. С. Новые виды жужгунов из Каракумов // Бот. матер. Гербария Ин-та ботаники АН Каз ССР. Алма-Ата, 1965. Вып.3. С. 3-16.
- Дорофеев В. Ф. и др. Пшеница // Культурная флора СССР. Л., 1979. Т.1. С. 1-347.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 4-е изд. М.: Колос, 1979. 416 с.
- Дробов В. П. Новые виды родов *Salix* L. и *Calligonum* L. // Бот. матер. Гербария Бот. Ин-та Узб. Фил. АН СССР. Ташкент, 1941. Вып.3. С. 22-28.
- Дробов В. П. Род *Calligonum* – Кандым // Флора Узбекистана. Ташкент, 1953. Т. 2. С. 127-172.
- Еленевский А. Г. О внутривидовой изменчивости и таксономии // Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. 1980. Т. 85, вып. 6. С. 87-99.
- Закс Л. Статистическое оценивание. Пер. с нем. В.Н. Варыгина. М.: Статистика, 1976.
- Иванов А. И., Сосков Ю. Д., Бухтеева А. В. Ресурсы многолетних кормовых растений Казахстана. Алма-Ата: Кайнар, 1986. 220 с.
- Камелин Р. В. Кухистанский округ горной Средней Азии: Ботанико-географический анализ (Комаровские чтения, 31-е). Л.: Наука, 1979. 117 с.
- Камелин Р. В. Флороцено типы растительности Монгольской Народной Республики // Бот. журн. 1987. Т.72. № 12. С. 1580-1594.
- Комаров В. Л. Учение о виде у растений. М.–Л.: АН СССР, 1940. 212 с.; 1944, изд. 2-е. 244 с.
- Лавренко Е. М. Основные черты ботанической географии пустынь Евразии и Северной Африки: Комаровские чтения, XV. М.; Л.: АН СССР, 1962. 168 с.
- Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1978. 556 с.
- Лобашев М. Е. Генетика. 2-е изд. Л.: Ленинг. ун-т, 1967. 751 с.
- Литвинов Д. И. Новые формы *Calligonum* из Туркестана // Тр. Бот. музея. 1913. Т.11. С. 50-60.
- Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. Пер. с англ. М.Л. Бельговского. М.: Иностран. лит., 1956. 352 с.
- Мамаев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики древесных растений. 1. Формы изменчивости // Тр. Ин-та экологии растений и животных. 1968. Вып. 60. С. 3-54.
- Мусаев И. Ф. К методике картирования ареалов растений // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 1. С. 36-50.
- Навашин М. С. Методика цитологического исследования для селекционных целей. М.: 1936. 85 с.
- Павлов Н. В. Род Жужгун - *Calligonum* L. // Флора СССР. М.; Л., 1936. Т. 5. С. 527-594.

- Попов М. Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1927. Т. 17, вып. 1. С. 221-290.
- Попов М. Г. О применении ботанико-географического метода в систематике растений // Пробл. ботаники. М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 71-108.
- Синская Е. Н. О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений // Проблема популяций у высших растений. Л., 1963. Вып. 2. С. 1-124..
- Сосков Ю. Д. Использование закона гомологических рядов Н. И. Вавилова в систематике на примере изучения рода *Calligonum* L. // Бот. журн. 1968. Т. 53, № 4. С. 470-479.
- Сосков Ю. Д., Иванов А. И., Козуля И. Е. Изменчивость *Calligonum aphyllum* (Pall.) Guerke в культуре // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 6. С. 784-793.
- Сосков Ю. Д., Ахмед-Заде Ф. Характеристика мест произрастания и полиморфизм азербайджанского эндема *Calligonum bakuense* // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд-ние биол. 1974. Т. 79. Вып. 2. С. 109-114.
- Сосков Ю. Д. Методы разграничения видов, подвидов и экотипов при разработке систематики рода *Calligonum* L. // В сб. тезисов «Ген. ресурсы культ. раст. в 21 в.». СПб, 2007 а. С. 196-198.
- Сосков Ю. Д. Свойства трех подсистем в системе вида Н. И. Вавилова // Вклад Н. И. Вавилова в изучение растит. ресурсов Таджикистана: Матер. науч. конф. Душанбе, 2007 б. С. 64-65.
- Сосков Ю. Д., Кочегина А. А., Мальшев Л. Л. Закон дивергенции Чарльза Дарвина – одна из основ географо-морфологического метода систематики // Вестник Петровской Академии. 2008. № 11. С. 139-148.
- Сосков Ю. Д., Кочегина А. А. Свойства иерархических подсистем в системе вида Н. И. Вавилова // В сб.: Генетические ресурсы культурных растений. Проблемы эволюции и систематики культурных растений. Материалы междунар. конф. СПб: ВИР, 2009. С. 22-25.
- Сосков Ю. Д., Кочегина А. А. Схема дивергенции Ч. Дарвина как основа биологических законов // Ч. Дарвин и современная биология. Тр. междунар. науч. конф. СПб., 2010. С.311-320.
- Сосков Ю. Д. Род жузгун – *Calligonum* L. (систематика, география, эволюция, интродукция). Краснообск: РИЦ СибНСХБ, 2011. 362 с.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Ленингр. гос. ун-т, 1974. 242 с.
- Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения (основы биологической вариационной статистики). М.; Л.: Госиздат, 1923. 240 с. То же. 5-е изд. М.: Наука, 1978. 238 с.
- Шварц С. С. Внутривидовая изменчивость млекопитающих и методы ее изучения // Зоол. журн. 1963. Т. 42, № 3. С. 417-433.
- Шеннард Ф. М. Естественный отбор и наследственность /Пер. с англ. изд. М., 1970. 216 с.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М., 1966. 363 с. То же. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 132 с
- Ford E. B. Polymorphism and taxonomy // The new systematics. Oxford, 1940. P. 493-513.
- Kerner A. Die Abhängigkeit der Pflanzengestalt von Klima und Boden: Insbruck Anstalt, 1869. 48 S.
- Pavlov N. V. Specierum et variegatum novarum generis *Calligoni* Florae Rossicae descriptiones // Repertorium specierum nov. regni vegetabilis. 1933. Bd 33. S. 144-158.
- Wettstein R. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Jena: Verl. Gustav Fischer, 1898. 64 S.

МЕТОДИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ И СОХРАНЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РАСТИТЕЛЬНЫХ РЕСУРСОВ

УДК 633.11:581.132.2

МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ В ДИАГНОСТИКЕ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ И СКОРОСПЕЛОСТИ РАСТЕНИЙ

В. А. Кошкин

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: koshkin-va@mail.ru

Резюме

В статье изложены методы изучения скороспелости и фотопериодической чувствительности длиннодневных (пшеница, тритикале, ячмень, овес, лен) и короткодневных (гречиха, фасоль, соя) растений. Приведены примеры определения скороспелости и фотопериодической чувствительности различных сельскохозяйственных культур.

Ключевые слова: пшеница, ячмень, овес, лен, гречиха, фасоль, соя, скороспелость, фотопериодическая чувствительность, фотопериод.

METHODICAL APPROACHES OF DIAGNOSIS OF PHOTOPERIODICAL SENSITIVITY AND EARLINESS OF PLANTS

V. A. Koshkin

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: koshkin-va@mail.ru

Summary

The article describes methods for study of photoperiod sensitivity of long-day (wheat, triticale, barley, oats, flax) and short-day (buckwheat, bean, soybean) plants. With these techniques are examples of the definition of precocity and the photoperiodic sensitivity of different crops.

Key words: wheat, barley, oats, flax, buckwheat, bean, soybean, maturity, photoperiodic sensitivity, photoperiod.

Н. И. Вавилов уделял большое внимание поиску генотипов с ценными для селекции признаками, используя новые методические разработки. В ВИРе в отделе физиологии растений проведены масштабные исследования по разработке и модификации новых методов оценки образцов мировой коллекции важнейших сельскохозяйственных культур на скороспелость и фотопериодическую чувствительность.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ ДЛИННОДНЕВНЫХ РАСТЕНИЙ

Способ отбора форм пшеницы различной скороспелости и фотопериодической чувствительности

Введение. Для регионов с коротким периодом вегетации необходимы скороспелые сорта. У скороспелых форм процессы роста и развития происходят интенсивнее, чем у позднеспелых, поэтому продолжительность вегетационного периода у них короче. Общая продолжительность вегетационного периода зависит от длины отдельных межфазных периодов:

всходы – колошение и колошение – созревание. У пшеницы контроль продолжительности периода всходы–колошение в основном осуществляют генетические системы генов *Vrn* (реакция на яровизацию) и *Ppd* (чувствительность к фотопериоду). Слабая фотопериодическая чувствительность (ФПЧ) контролируется доминантными генами *Ppd*, сильная – рецессивными *ppd* (Стельмах и др., 1987; Keim et al., 1973). В большинстве случаев сорта со слабой ФПЧ – скороспелые и представляют большую ценность для многих регионов России (Кошкин и др., 1995; Кошкин и др., 2000; Кошкин и др., 2002). У скороспелых слабочувствительных сортов пшеницы и ячменя доминантные гены *Ppd* воздействуют через фитохромную пигментную систему на хлорофилл-белковый комплекс, процессы роста и развития растений (Кошкин и др., 1999; Кошкин и др., 2001; Кошкин и др., 2002).

Разработка и совершенствование методов изучения фотопериодической чувствительности с целью увеличения надежности является важной составляющей исследований по оценке мировой коллекции ВИР и для селекционного процесса различных сельскохозяйственных культур.

Разработанный нами способ относится к растениеводству и селекции сельскохозяйственных растений и может быть использован в селекционном процессе для отбора скороспелых слабочувствительных и позднеспелых сильночувствительных к фотопериоду растений.

Известен способ отбора ранне- и позднеспелых генотипов кукурузы, по которому регистрируется динамика роста корней и побегов, при этом к ранне- и позднеспелым относят соответственно генотипы, для которых разность акрофаз у этих органов близка к нулю и 12 ч. (Габриелян, 1988). Недостатки известного способа заключаются в том, что данный способ требует специальных приборов, сложен и трудоемок, так как необходимо изучать динамику роста не только побега, но и корня каждого проросшего семени в околосоуточном цикле.

Известен также способ выявления фотопериодически нейтральных форм сои, основанный на том, что высечки листьев фотопериодически нейтральных (слабочувствительных) форм, обработанные раствором Грама, характеризуются наиболее интенсивной окраской (Цыбулько и др., 1988). К недостаткам данного способа относятся травмирование растений, сложность и недостаточная точность отбора, необходимость применения дорогостоящих химреактивов.

Наиболее близок к предлагаемому способу отбор злаковых растений, в котором критерием оценки скороспелости селекционного материала является морфологический признак – длина верхнего междоузлия (Малюженец и др., 1988). Этим способом рекомендуется отбирать особи, имеющие наибольшую абсолютную или относительную длину верхнего междоузлия. Недостатки этого способа – зависимость эффективности и точности отбора от условий выращивания растений, невозможность дальнейшего использования выделенных особей для скрещиваний в год отбора, так как отбор ведется в период созревания.

В последующих экспериментах по определению ФПЧ сортов, происходящих из приэкваториальной зоны земного шара, нами было обнаружено значительное число гетерогенных по этому признаку образцов, поэтому была поставлена задача исследовать это явление.

Предлагаемый способ осуществляется посредством выращивания растений пшеницы в условиях короткого дня до появления колоса из влагиалища флагового листа и последующего отбора из гибридной популяции ранне- и позднестеколовосившихся растений, которые дифференцируют соответственно как скороспелые слабочувствительные и позднеспелые сильночувствительные к фотопериоду формы (Кошкин, Матвиенко, Патент РФ № 2065697, 1996).

Этот способ позволяет с высокой эффективностью отбирать одновременно скороспелые слабочувствительные и позднеспелые сильночувствительные к фотопериоду формы пшеницы и

других зерновых колосовых культур. Отбор проводится сразу по двум признакам – скороспелости и фотопериодической чувствительности. Предлагаемый способ ускоряет селекционный процесс за счет использования в скрещиваниях заведомо более скороспелых и более позднеспелых растений в год отбора, так как отбор их осуществляется в начале фазы колошения.

Описание метода. Растения выращивают на дерново-подзолистой почве в пластиковых 5-литровых вегетационных сосудах в условиях естественного длинного (17 ч 30 мин – 18 ч 52 мин) и короткого (12 ч) фотопериода. Короткий день (КД) создают искусственно, закатывая вагонетки-платформы с вегетационными сосудами в светонепроницаемый фотопериодический павильон, в котором они находятся с 21 до 9 ч утра. Растения длинного дня (ДД) закатывают на этот период времени в стеклянный павильон.

Для получения дружных всходов семена проращивают в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге при комнатной температуре в течение 2–3 сут. Перед проращиванием семена обрабатывают водным раствором $KMnO_4$ (100 мг/л) против патогенной микрофлоры. После этого семена раскладывают равномерно на фильтровальную бумагу. Посадку в вегетационные сосуды на дерново-подзолистую почву проводят по периметру сосуда нормально развитыми проростками (10 шт. на сосуд). В течение вегетации за растениями осуществляется уход: прополка, рыхление почвы в сосудах и полив.

Удобрение и полив проводят в оптимальном для пшеницы режиме. У каждого растения отмечают дату колошения после выхода половины колоса главного стебля из влагалища флагового листа, маркируют стебель бумажными этикетками и вычисляют продолжительность периода всходы–колошение. Из каждой изученной гибридной популяции отбирают самые ранне- и самые поздневыколосившиеся растения (Кошкин и Матвиенко, 1996).

В качестве стандарта необходимо брать: для озимой пшеницы сорт Безостая 1, для яровой и твердой пшеницы сорт Фотон, для тритикале сорт Cananea 79.

ФПЧ устанавливают по величине задержки колошения на КД по сравнению с ДД ($T_2 - T_1$) и коэффициента ФПЧ ($K_{фпч}$), вычисляемого по формуле ($K_{фпч} = T_2/T_1$), где T_1 и T_2 – продолжительность периода всходы – колошение (сут) у растений пшеницы и тритикале, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня (Кошкин и др., 1994). Образцы, задерживающие колошение на КД по сравнению с ДД в пределах 1–10 сут и имеющие $K_{фпч} = 1,00-1,20$, классифицируют как слабочувствительные к фотопериоду.

Ошибки средних величин определяют по Б. А. Доспехову (Доспехов, 1979).

Пример. Экспериментальную проверку метода отбора проводили в Пушкинском филиале ВИР в отделе физиологии (Ленинградская обл.). В вегетационный опыт брали из коллекции ВИР сорта и сложные гибриды, полученные от скрещивания форм пшеницы различной фотопериодической чувствительности и скороспелости (табл. 1, 2).

В вегетационный опыт 1990 г. нами были взяты из коллекции ВИР сорта и сложные гибриды, происходящие из тропических стран, полученные от скрещивания форм пшеницы различной ФПЧ и скороспелости. Растения выращивали в условиях короткого 12-часового дня. Из каждой изученной гибридной популяции отбирали самые ранне- и самые поздневыколосившиеся растения. Потомство отобранных в 1990 г. растений изучали в вегетационном опыте 1991 г. (табл. 1). В этом опыте опять повторили отбор в каждой гибридной популяции самых ранне- и самых поздневыколосившихся особей, которые изучали в вегетационном опыте 1992 г. (табл. 2). Видно, что потомство скороспелых растений у всех изученных образцов пшеницы существенно раньше выколашивалось по сравнению с потомством позднеспелых растений, как на длинном, так и на коротком дне.

Кроме того, у скороспелых растений задержка колошения на коротком 12-часовом дне по сравнению с длинным была существенно меньше, чем у позднеспелых, т.е. в большинстве случаев скороспелые растения оказались менее чувствительными к фотопериоду по

сравнению с позднеспелыми.

Таблица 1. Фотопериодическая чувствительность потомств, полученных из отобранных скороспелых и позднеспелых растений яровой пшеницы, 1991 г.

| № по каталогу ВИР | Сорт, гибрид | Происхождение | Вариант | Всходы–колошение, сут | | T ₂ –T ₁ | t _ф | t ₀₅ |
|-------------------|-------------------|---------------|--------------------------------|-----------------------|----------------------|--------------------------------|----------------|-----------------|
| | | | | ДД (T ₁) | КД (T ₂) | | | |
| 49395 | Местный | Эквадор | С (T ₃) | 39,8 | 47,0 | 7,2 15,5 | 3,75 10,30 | 2,23 2,20 |
| | | | П (T ₄) | 44,5 | 60,0 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 4,7 | 13,0 | | | |
| | | | t _ф | 3,85 | 6,40 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,23 | 2,20 | | | |
| 49397 | 11275-3t-3b-1t-1b | « | С (T ₃) | 41,7 | 46,3 | 4,6 12,2 | 11,50 5,52 | 2,10 2,13 |
| | | | П (T ₄) | 44,4 | 56,6 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 2,7 | 10,3 | | | |
| | | | t _ф | 2,93 | 5,23 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,10 | 4,20 | | | |
| 57986 | Сложный гибрид | « | С (T ₃) | 45,7 | 52,7 | 7,0 10,7 | 7,69 11,15 | 2,13 2,11 |
| | | | П (T ₄) | 46,6 | 57,3 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 0,9 | 4,6 | | | |
| | | | t _ф | 1,96 | 4,07 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,15 | 2,10 | | | |
| 59613 | « | Мексика | С (T ₃) | 48,3 | 61,1 | 12,8 18,4 | 8,48 14,15 | 2,11 2,12 |
| | | | П (T ₄) | 50,1 | 68,5 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 1,8 | 7,4 | | | |
| | | | t _ф | 1,91 | 3,94 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,10 | 2,13 | | | |
| 57085 | Cahnide | Перу | С (T ₃) | 38,7 | 47,4 | 8,7 30,5 | 20,23 27,98 | 2,10 2,11 |
| | | | П (T ₄) | 38,8 | 69,3 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 0,1 | 21,9 | | | |
| | | | t _ф | 0,40 | 19,04 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,10 | 2,11 | | | |

Примечания. T₂ – T₁ – задержка колошения (сут) у потомств скороспелого (С) и позднеспелого (П) растений на КД по сравнению с ДД; T₄ – T₃ – задержка колошения (сут) в условиях ДД и КД у потомств позднеспелого (П) растения по сравнению с потомством скороспелого (С)

Из таблицы 2 видно, что потомство скороспелых растений у всех изученных образцов пшеницы существенно раньше выколашивалось по сравнению с потомством позднеспелых растений как на длинном, так и на коротком дне. Кроме того, у скороспелых растений задержка колошения на коротком 12-часовом дне по сравнению с длинным была существенно меньше, чем у позднеспелых, т.е. скороспелые растения оказались менее чувствительными к фотопериоду по сравнению с позднеспелыми.

Таким образом, предлагаемый способ позволяет с высокой эффективностью отбирать одновременно скороспелые слабочувствительные и позднеспелые сильночувствительные к фотопериоду формы пшеницы и других зерновых колосовых культур (Кошкин, Матвиенко, 1996). Отбор проводится сразу по двум признакам: скороспелости и фотопериодической чувствительности.

Кроме того, способ ускоряет селекционный процесс за счет использования в скрещиваниях заведомо более ранне- и более позднеспелых растений в год отбора, так как отбор их

осуществляется в начале фазы колошения.

Таблица 2. Фотопериодическая чувствительность потомств, полученных из отобранных скороспелых и позднеспелых растений яровой пшеницы, 1992 г.

| № по каталогу ВИР | Сорт, гибрид | Происхождение | Вариант | Всходы– колошение, сут | | T ₂ –T ₁ | t _ф | t ₀₅ |
|-------------------|----------------|---------------|--------------------------------|------------------------|-----------------------|--------------------------------|----------------|-----------------|
| | | | | ДД (T ₁) | КД (T ₂). | | | |
| 49395 | Местный | Эквадор | С (T ₃) | 33,7 | 41,5 | 7,8 13,9 | 5,95 9,86 | 2,10 2,12 |
| | | | П (T ₄) | 39,4 | 53,3 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 5,7 | 11,8 | | | |
| | | | t _ф | 6,13 | 6,74 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,10 | 2,12 | | | |
| 55677 | Arjun | Индия | С (T ₃) | 33,2 | 37,5 | 4,3 8,4 | 4,39 3,41 | 2,10 2,11 |
| | | | П (T ₄) | 34,8 | 43,2 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 1,6 | 5,7 | | | |
| | | | t _ф | 5,32 | 5,09 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,11 | 2,10 | | | |
| 59613 | Сложный гибрид | Мексика | С (T ₃) | 50,6 | 61,8 | 11,2 17,3 | 16,00 14,18 | 2,26 2,13 |
| | | | П (T ₄) | 55,0 | 72,3 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 4,4 | 10,5 | | | |
| | | | t _ф | 9,57 | 6,44 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,16 | 2,20 | | | |
| 59628 | Pima S-77 | « | С (T ₃) | 34,6 | 39,4 | 4,8 6,7 | 7,06 5,93 | 2,11 2,15 |
| | | | П (T ₄) | 46,3 | 53,0 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 11,7 | 13,6 | | | |
| | | | t _ф | 10,09 | 16,80 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,16 | 2,10 | | | |
| 59630 | Toniche S-81 | « | С (T ₃) | 59,6 | 66,5 | 6,9 11,4 | 7,04 7,92 | 2,12 2,26 |
| | | | П (T ₄) | 61,0 | 72,4 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 1,4 | 5,9 | | | |
| | | | t _ф | 1,18 | 4,96 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,18 | 2,16 | | | |
| 58942 | Сложный гибрид | Бразилия | С (T ₃) | 53,7 | 55,0 | 1,3 8,4 | 1,53 2,74 | 2,15 2,20 |
| | | | П (T ₄) | 57,8 | 66,2 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 4,1 | 11,2 | | | |
| | | | t _ф | 3,50 | 5,00 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,23 | 2,13 | | | |
| 57085 | Cahnide | Перу | С (T ₃) | 37,5 | 43,9 | 6,4 25,8 | 10,20 4,21 | 2,10 2,26 |
| | | | П (T ₄) | 40,3 | 66,1 | | | |
| | | | T ₄ –T ₃ | 2,8 | 22,2 | | | |
| | | | t _ф | 2,55 | 5,97 | | | |
| | | | t ₀₅ | 2,18 | 2,13 | | | |

Примечания. T₂ – T₁ – задержка колошения (сут) у потомств скороспелого (С) и позднеспелого (П) растений на КД по сравнению с ДД; T₄ – T₃ – задержка колошения (сут) в условиях ДД и КД у потомств позднеспелого (П) растения по сравнению с потомством скороспелого (С).

Применение данного метода в селекции яровых зерновых культур (пшеница, рожь, тритикале, ячмень, овес) позволяет эффективно выделять генотипы с ценными хозяйственными признаками: скороспелостью и фотопериодической чувствительностью. За период 2006–2010 гг. этим способом изучено значительное число образцов зерновых культур: 222 пшеницы, 66 тритикале, 21 ячменя и 183 овса. Выделено источников слабой ФПЧ и скороспелости: 55 пшеницы, 22 тритикале, 1 ячменя и 23 овса.

Метод может быть использован в селекцентрах, в научно-исследовательских учреждениях и на опытных станциях.

Определение фотопериодической чувствительности льна

Введение. В настоящее время в пределах вида *Linum usitatissimum* L. селекционеры выделяют три основных типа: долгунцы, межеумки и кудряши. Традиционно долгунцы используют для получения волокна, а кудряши и межеумки – как масличную культуру. Долгунцы выращивают в северных районах в условиях длинного, а кудряши и межеумки – в южных районах в условиях более короткого дня (Сизов, 1955). Но в последнее время в северных регионах стали создавать масличные сорта, а стебли межеумков использовать для получения волокна. Успех новых направлений селекции зависит от понимания закономерностей влияния продолжительности дня на рост и развитие растений льна и выделения форм со слабой фотопериодической чувствительностью (Кошкин и др., 2005). В большинстве случаев сорта со слабой ФПЧ – скороспелые и представляют большую ценность для многих регионов России.

Описание метода. Растения выращивают на дерново-подзолистой почве в пластиковых 5-литровых вегетационных сосудах в условиях естественного длинного (17 ч 30 мин – 18 ч 52 мин) и короткого (12 ч) фотопериода. Посев в вегетационные сосуды осуществляют сухими семенами (два семени в каждую лунку) по периметру сосуда. После всходов удаляют слаборазвитые проростки, оставляя в каждом вегетационном сосуде по 10 нормально развитых растений.

Короткий день (КД) создают, закатывая вагонетки-платформы с вегетационными сосудами в светонепроницаемый фотопериодический павильон, в котором они находятся с 21 до 9 ч утра. Растения длинного дня (ДД) закатывают на этот период времени в вегетационный стеклянный павильон.

Удобрение и полив проводят в оптимальном для льна режиме. У каждого растения отмечают дату начала цветения после раскрытия первого цветка на растении, маркируют стебель бумажными этикетками, на которых пишут даты начала цветения и вычисляют продолжительность периода всходы–цветение.

ФПЧ устанавливают по величине задержки цветения на КД по сравнению с ДД ($T_2 - T_1$) и предложенного нами коэффициента ФПЧ ($K_{фпч}$), вычисляемого по формуле ($K_{фпч} = T_2/T_1$), где T_1 и T_2 – продолжительность периода всходы–цветение (сут) у растений, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня (Кошкин и др., 1994). Образцы, задерживающие цветение на КД по сравнению с ДД в пределах 1–5 сут и имеющие $K_{фпч} = 1,00–1,10$, классифицируют как слабочувствительные к фотопериоду, которые существенно отличаются от остальных образцов. Ошибки средних величин определяют по Б. А. Доспехову (Доспехов, 1979).

Пример. Экспериментальную проверку модифицированного метода отбора проводили в Пушкинском филиале ВИР в отделе физиологии (Кошкин и др., 2005). В вегетационный опыт брали отобранные из коллекции ВИР линии льна, происходящие из Португалии, Югославии, России и других стран. Всего изучено 100 образцов льна. Все изученные образцы оказались длиннодневными растениями, т. е. зацветали раньше на ДД по сравнению с КД. $K_{фпч}$ у них варьировал в пределах от 1,08 до 1,44.

В результате исследований выделено 2 источника скороспелости и слабой ФПЧ: Гк-209 и EMS-мутант из сорта (Ново)Торжский (табл. 3).

Таблица 3. Характеристика образцов льна по ФПЧ (Пушкинские лаборатории ВИР, вегетационный опыт, 2008 г.).

| № по каталогу ВИР | Образец | Происхождение | Год изучения | Всходы – цветение, сут | | $T_2 - T_1$ | $K_{фпч}$ |
|-------------------|------------------------------------|---------------|--------------|------------------------|-----------|-------------|-----------|
| | | | | T_1 | T_2 | | |
| | Гк-209 (стандарт) | Португалия | 2008 | 28,9±0,07 | 31,3±0,29 | 2,4 | 1,08 |
| 5538 | л-1к Озимый | Югославия | 2008 | 48,3±1,03 | 69,5±4,14 | 21,2 | 1,44 |
| | F0 | | 2008 | 41,4±0,84 | 52,8±1,13 | 11,4 | 1,28 |
| | EMS-мутант из сорта (Ново)Торжский | Россия | 2008 | 49,9±0,50 | 58,1±0,74 | 8,2 | 1,16 |

Примечания. T_1 и T_2 – продолжительность периода всходы–цветение (сут) у растений льна, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня; $T_2 - T_1$ – задержка цветения растений на коротком дне по сравнению с длинным (сут); $K_{фпч} = T_2/T_1$ – коэффициент фотопериодической чувствительности растений.

Таким образом, впервые выделены у льна источники скороспелости и слабой ФПЧ, которые представляют значительную ценность для создания новых скороспелых продуктивных сортов и должны найти широкое использование в селекции.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ФОТОПЕРИОДИЧЕСКОЙ ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТИ КРОТКОДНЕВНЫХ РАСТЕНИЙ

В ВИР разработан метод изучения ФПЧ длиннодневных растений и впоследствии с успехом применен на пшенице и других зерновых культурах (Кошкин, Матвиенко, 1996).

Растения выращивают в условиях короткого дня (до появления колоса из влагалища флагового листа) и проводят отбор из гибридной популяции ранне- и позднелыколовых растений, которые дифференцируют соответственно как скороспелые слабочувствительные и позднелыколовых сильночувствительные к фотопериоду формы (патент РФ № 2065697). Для оценки коллекционных образцов на ФПЧ предложен коэффициент фотопериодической чувствительности ($K_{фпч}$). Для длиннодневных растений $K_{фпч} = T_2/T_1$, где T_1 и T_2 – продолжительность периода всходы–колошение (цветение) у растений, выращенных соответственно в условиях длинного и короткого дня (Кошкин и др., 1994). Этот коэффициент позволяет ранжировать генотипы по ФПЧ по сравнению с показателем задержки колошения (цветения) на неблагоприятном дне. Он мало изменяется по годам. Метод не требует больших затрат, так как выращивание растений в вегетационном опыте производится при естественном освещении.

Для короткодневных растений формула по определению коэффициента фотопериодической чувствительности приобретает следующий вид: $K_{фпч} = T_1/T_2$.

Важно соблюдать три условия: первое – надежная имитация короткого дня, свет любой интенсивности не должен проникать к растению в "ночной период"; второе – растения на длинном и коротком дне должны находиться в одинаковых условиях по температуре и влажности; третье – смена дня и ночи на коротком дне должна происходить на протяжении

всего опыта в одно и то же время.

Определение фотопериодической чувствительности гречихи

Определение фотопериодической чувствительности гречихи проводили по модифицированному методу изучения ФПЧ образцов гречихи (Кошкин, Романова, 2010). Поскольку растение гречихи характеризуется габитусом, отличным от злаковых культур, то цветение определяют по распусканию первых цветков на нижнем соцветии главного стебля и воздействие коротким днем проводят в период от всходов до начала цветения. Образцы гречихи, задерживавшие цветение на 1–2 дня под влиянием длинного дня по сравнению с коротким, и имеющие $K_{фпч} = 1,0 - 1,05$ – характеризуются как слабочувствительные. Растения выращивают в вегетационных сосудах и с момента всходов на "ночной период" перемещают в стеклянный павильон (длинный день) и затемненный фотопериодический павильон (короткий день). Полученные данные позволяют дифференцировать образцы по ФПЧ, а использование коэффициента делает возможным сравнение результатов разных лет изучения. Корректность сведения данных подтверждена хорошо воспроизводимыми значениями сорта-стандарта, высевавшегося каждый год вместе с новым набором образцов.

Таблица 4. Характеристика образцов гречихи по ФПЧ
(Пушкинские лаборатории ВИР, вегетационный опыт, 2009 г.)

| № по каталогу ВИР | Название | Происхождение | Всходы – цветение, сут | | $T_1 - T_2$ | $K_{фпч}$ |
|-------------------|--------------|-------------------|------------------------|-----------|-------------|-----------|
| | | | T_1 | T_2 | | |
| 3950 | Местный | Литва | 30,4±0,43 | 28,5±0,45 | 1,9 | 1,07 |
| 1100 | – | Владимирская обл. | 30,0±0,73 | 28,2±0,36 | 1,8 | 1,06 |
| 1520 | – | Приморский край | 40,9±1,57 | 30,7±0,52 | 10,2 | 1,33 |
| 2153 | Местный № 28 | Амурская обл. | 37,5±0,90 | 30,1±0,31 | 7,4 | 1,25 |

Примечания. T_1 и T_2 – продолжительность периода всходы–цветение (сут) у растений гречихи, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня; $T_1 - T_2$ – задержка цветения растений на длинном дне по сравнению с коротким (сут); $K_{фпч} = T_1/T_2$ – коэффициент фотопериодической чувствительности растений.

По этой методике изучено более 250 образцов короткодневной культуры – гречихи, представляющих основные регионы ее возделывания в мире (Кошкин и др., 2005; Кошкин, Романова, 2005). Среди них обнаружено значительное количество источников слабой ФПЧ. Большинство из них происходят из «северных» регионов России. Образцы Италии, Приморского края (Россия), Китая, Кореи и Японии оказались чувствительными к длинному дню. Для примера в таблице 4 представлены контрастные по ФПЧ образцы гречихи, изученные в 2009 г.

Определение фотопериодической чувствительности фасоли

Растения выращивают на дерново-подзолистой почве в пластиковых 5-литровых вегетационных сосудах в условиях естественного длинного (17 ч 30 мин – 18 ч 52 мин) и короткого (12 ч) фотопериода. Короткий день (КД) создают, закатывая вагонетки с вегетационными сосудами в светонепроницаемый фотопериодический павильон, в котором они находятся с 21 до 9 ч утра. Растения длинного дня (ДД) закатывают на этот период времени в стеклянный павильон.

Посев в вегетационные сосуды осуществляют по периметру сосуда сухими семенами (по два семени в одно углубление). После всходов удаляют слаборазвитые проростки, оставляя в каждом вегетационном сосуде по 5 нормально развитых растений.

Удобрение и полив проводят в оптимальном для фасоли режиме. У каждого растения

отмечают дату начала цветения после появления первого цветка, маркируют стебель бумажными этикетками и вычисляют продолжительность периода всходы–цветение. Цветение фасоли определяют по появлению первых цветков на нижнем соцветии главного стебля, и воздействие коротким днем проводят в период от всходов до полного цветения. ФПЧ устанавливают по величине задержки цветения на ДД по сравнению с КД ($T_1 - T_2$) и предложенному нами коэффициенту ФПЧ ($K_{фпч}$), вычисляемому по формуле ($K_{фпч} = T_1/T_2$), где T_1 и T_2 – продолжительность периода всходы–цветение (сут) у растений фасоли, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня (Кошкин и др., 1994). Образцы фасоли, задерживающие цветение на ДД по сравнению с КД в пределах 1–5 суток, и имеющие $K_{фпч} = 1,00–1,10$, классифицируют как слабочувствительные к фотопериоду (табл. 5).

Таблица 5. Характеристика образцов фасоли по ФПЧ
(Пушкинские лаборатории ВИР, вегетационный опыт, 2008 г.)

| № по каталогу ВИР | Образец | Происхождение | Всходы – цветение, сут | | $T_1 - T_2$ | $K_{фпч}$ |
|-------------------|--------------|---------------|------------------------|-----------|-------------|-----------|
| | | | T_1 | T_2 | | |
| 12181 | Bomba THZ | Венгрия | 35,4±0,24 | 35,0±0,32 | 0,4 | 1,01 |
| 15417 | Пагода | ВНИИССОК | 35,6±0,24 | 36,2±0,73 | -0,6 | 0,98 |
| 13690 | Aparecido | Чили | 54,2±2,06 | 37,8±0,37 | 16,4 | 1,43 |
| 1106 | De Zignereux | Франция | 66,3±2,33 | 31,5±0,68 | 34,8 | 2,10 |

Примечания. T_1 и T_2 – продолжительность периода всходы–цветение (сут) у растений фасоли, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня; $T_1 - T_2$ – задержка цветения растений на длинном дне по сравнению с коротким (сут); $K_{фпч} = T_1/T_2$ – коэффициент фотопериодической чувствительности растений.

По этой методике изучено 100 образцов короткодневной культуры – фасоли, имеющие различное эколого-географическое происхождение (Кошкин и др., 2011), $K_{фпч}$ у изученных образцов варьировал в пределах от 1,00 до 1,52. Для примера в таблице 5 представлены контрастные по ФПЧ образцы фасоли, изученные в 2008 г.

Определение фотопериодической чувствительности сои

Растения выращивают на дерново-подзолистой почве в 5-литровых вегетационных сосудах (10 растений на сосуд) в условиях естественного длинного (18 ч) и короткого (12 ч) фотопериода. Посев в вегетационные сосуды осуществляют по периметру сосуда сухими семенами (по два семени в одно углубление). После всходов удаляют слаборазвитые проростки, оставляя в каждом вегетационном сосуде по 5 нормально развитых растений.

Удобрение и полив проводят в оптимальном для сои режиме. У каждого растения отмечают дату начала цветения после появления первого цветка, маркируют стебель бумажными этикетками и вычисляют продолжительность периода всходы–цветение. ФПЧ устанавливают по величине задержки цветения на ДД по сравнению с КД ($T_1 - T_2$) и предложенному нами коэффициенту ФПЧ ($K_{фпч}$), вычисляемому по формуле ($K_{фпч} = T_1/T_2$), где T_1 и T_2 – продолжительность периода всходы–цветение (сут) у растений сои, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня (Кошкин и др., 1994). Образцы сои, задерживающие цветение на ДД по сравнению с КД в пределах 1–5 суток и имеющие $K_{фпч} = 1,00 - 1,15$, классифицируют как слабочувствительные к фотопериоду.

В вегетационном опыте изучали ФПЧ у 10 образцов сои, происходящих из России, Франции, США и Австралии (Сеферова, Кошкин, 2004). Все изученные образцы сои оказались короткодневными растениями, так как зацвели раньше на КД по сравнению с ДД (табл. 6). $K_{фпч}$ у изученных образцов варьировал в пределах от 1,11 до 1,31.

В результате исследований выделены 3 источника скороспелости и слабой ФПЧ: к-9960, Светлая (Рязанская обл.), ПЭП-11, ПЭП-18 (Ленинградская обл.). Для примера в таблице 6 представлены контрастные по ФПЧ образцы сои, изученные в 2002 и 2006 г.

Таблица 6. Характеристика образцов сои по ФПЧ (Пушкинские лаборатории ВИР, вегетационный опыт, 2006 г.)

| № по каталогу ВИР | Образец | Происхождение | Год изучения | Всходы – цветение, сут | | T ₁ – T ₂ | K _{фпч} |
|-------------------|-----------|--------------------|--------------|------------------------|----------------|---------------------------------|------------------|
| | | | | T ₁ | T ₂ | | |
| | ПЭП-11 | Ленинградская обл. | 2002 | 39,9±0,10 | 35,9±0,28 | 4,0 | 1,11 |
| | ПЭП-18 | » | 2002 | 40,0±0,00 | 35,9±0,31 | 4,1 | 1,11 |
| 9960к | Светлая | » | 2006 | 32,0±0,95 | 27,9±0,74 | 4,1 | 1,15 |
| 9960я | » | » | 2006 | 31,8±0,73 | 28,8±0,63 | 3,0 | 1,10 |
| 9659к | Магеда | Россия | 2006 | 40,0±0,00 | 28,8±0,48 | 11,2 | 1,39 |
| 9659я | » | » | 2006 | 40,0±0,00 | 29,6±1,36 | 10,4 | 1,35 |
| 10412к | Sanatto | США | 2006 | 67,0±0,00 | 28,5±1,50 | 38,5 | 2,35 |
| 10412я | » | » | 2006 | 67,0±0,00 | 23,0±0,00 | 44,0 | 2,91 |
| 139053к | Соя дикая | Амурская обл. | 2006 | 79,8±0,48 | 29,5±1,34 | 50,3 | 2,71 |
| 139053я | » | » | 2006 | 79,0±0,00 | 27,3±0,47 | 51,7 | 2,89 |

Примечания. T₁ и T₂ – продолжительность периода всходы–цветение (сут) у растений сои, выращенных соответственно в условиях длинного естественного и короткого 12-часового дня; T₁ – T₂ – задержка цветения растений на длинном дне по сравнению с коротким (сут); K_{фпч} = T₁/T₂ – коэффициент фотопериодической чувствительности растений.

Способ отбора форм пшеницы различной скороспелости по длине колеоптиля

Известен способ определения озимых и яровых форм пшеницы (Перуанский, Тажибаева, 1988).

В наших опытах обнаружено, что в популяции в момент появления апикальной части листьев из колеоптиля единичных проростков формы пшеницы с максимальной длиной колеоптиля были наиболее скреспелыми по сравнению с формами, имевшими наименьшую длину колеоптиля. Последние оказывались наиболее позднеспелыми. В этой связи нами предложен способ отбора форм пшеницы различной скороспелости по длине колеоптиля, который позволяет выделять скороспелые и позднеспелые особи на самой ранней фазе развития растений – фазе прорастания семян (Кошкин, 1992).

Изобретение относится к растениеводству, селекции и семеноводству сельскохозяйственных растений и может быть использовано в селекционном процессе для отбора скороспелых и позднеспелых форм.

Цель изобретения – упрощение и ускорение процесса отбора.

Способ осуществляется посредством выделения растений пшеницы в фазе прорастания семян. Семена проращивают до появления апикальной части листьев из колеоптиля единичных проростков. В этот момент из популяции проводят отбор проростков по длине колеоптиля и при максимальной его длине дифференцируют форму как скороспелую, а при минимальной – как позднеспелую.

Пример. В вегетационный опыт были взяты гибридные популяции F5, F6 и F7 яровой пшеницы из коллекции ВИР (табл. 7).

Таблица 7. Продолжительность вегетации и масса зерна колоса главного стебля в зависимости от длины coleoptily проростков яровой пшеницы (Пушкинские лаборатории ВИР, 1988 г.)

| № по каталогу ВИР | Гибридная популяция | Вариант* | Продолжительность вегетационного периода, дни | | Масса зерна колоса главного стебля, г |
|---------------------------------|--------------------------------------|----------|---|--------------------------|---------------------------------------|
| | | | от посадки до колошения | от посадки до созревания | |
| 466770 | (Скороспелая 2 × Salamanca S 75) F7 | 1 | 36,7 ба** | 68,0 | 0,93 аб** |
| | | 2 | 38,5 аб | 71,0 | 0,86 аб |
| 455915 | (Salamanca S 75 × Скороспелая 2) F6 | 1 | 36,3 в | 66,0 | 1,03 а |
| | | 2 | 38,9 а | 70,0 | 0,86 абв |
| 495797 | (Inia 66 × Приамурская 93) F6 | 1 | 36,6 в | 64,0 | 0,67 бв |
| | | 2 | 39,3 а | 68,0 | 0,54 в |
| 496442 | (Салют × Inia 66) F6 | 1 | 30,5 д | 62,0 | 0,77 абв |
| | | 2 | 32,9 г | 65,0 | 0,76 абв |
| 496529 | (Фотон × Siete Cerrus) F6 | 1 | 33,9 г | 63,0 | 0,79 абв |
| | | 2 | 36,3 в | 67,0 | 0,76 абв |
| Критерий Тьюки W _{0.5} | | | 2.11 | – | 0.33 |

* Вариант 1 – для посадки в вегетационные сосуды отобраны проростки с длиной coleoptily более 30 мм. Вариант 2 – для посадки в вегетационные сосуды отобраны проростки с длиной coleoptily менее 10 мм. ** Средние величины по столбцам с различными буквами имеют существенные различия на 5%-ом уровне значимости.

В чашки Петри на смоченную дистиллированной водой фильтровальную бумагу раскладывали хорошо выполненные, нетравмированные семена каждой изученной популяции. Проращивание семян проводили при комнатной температуре до появления апикальной части листьев из coleoptily единичных проростков, обладающих наиболее высокой энергией прорастания. В этот момент отбирали проростки с максимальной и минимальной длиной coleoptily, из которых в вегетационных сосудах выращивали растения до полного созревания. У каждого растения отмечали фазу колошения.

В процессе отбора длину coleoptily можно измерять линейкой или определять визуально.

В таблице 7 показана зависимость продолжительности вегетации растений и массы зерна колоса главного стебля от длины coleoptily проростков яровой пшеницы.

В структурный анализ от каждой популяции брали по 10 растений, выращенных из проростков с длиной coleoptily более 30 мм, и столько же особей, полученных из проростков с длиной coleoptily менее 10 мм. Во всех изученных гибридных популяциях проростки, обладавшие длиной coleoptily более 30 мм, выколосились достоверно раньше на несколько дней по сравнению с проростками, имевшими длину coleoptily менее 10 мм.

Таким образом, в популяции в момент появления апикальной части листьев из coleoptily единичных проростков формы пшеницы с максимальной длиной coleoptily наиболее скороспелые по сравнению с формами, имеющими наименьшую длину coleoptily. Последние оказываются наиболее позднеспелыми.

Предлагаемый способ позволяет выделить эти формы на самой ранней фазе развития растений – в фазе прорастания семян, что исключает влияние условий на генотипы при выращивании растений, упрощает и ускоряет селекционный процесс. Предлагаемым способом можно одновременно отбирать скороспелые и позднеспелые растения из гибридных популяций зерновых колосовых, кукурузы, крупяных, кормовых и других злаковых культур.

Список литературы

- Габриелян Г. Г. Способ отбора ранне- и позднеспелых генотипов кукурузы // Авт. свид. СССР № 1419615. 1988. БИ № 32.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М.: Колос, 1979. 416 с.
- Кошкин В. А. Способ отбора форм пшеницы различной скороспелости // Авт. свид. СССР № 1745159. 1992. БИ № 25.
- Кошкин В. А., Матвиенко И. И., Брыкова А. Н., Филатенко А. А., Анфилова Н. Л., Шайдуко Н. Т. Яровая пшеница (Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности) // Каталог ВИР. 1995. Вып. 673. 27 с.
- Кошкин В. А., Матвиенко И. И., Зуев Е. В., Ляпунова О. А., Брыкова А. Н., Асеева Л. А. Яровая пшеница (Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности) // Каталог ВИР. 2000. Вып. 715. 17 с.
- Кошкин В. А., Матвиенко И. И., Терентьева И. А. Яровой ячмень (Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности) // Каталог ВИР. 2002. Вып. 730. 16 с.
- Кошкин В. А., Косарева И. А., Драгавцев В. А., Матвиенко И. И. Влияние генов *Ppd* на хлорофилл-белковый комплекс сортов пшеницы с различной фотопериодической чувствительностью // Докл. РАСХН. 1999. № 4. С. 6–7.
- Кошкин В. А., Лискер И. С., Косарева И. А., Драгавцев В. А., Матвиенко И. И. Хлорофилл-белковый комплекс и фитохромная пигментная система сортов ячменя различной фотопериодической чувствительности. IV Междунар. Симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». 20–24 июня 2001 г. Москва–Пушино. Т. II. С. 506–508.
- Кошкин В. А., Лискер И. С., Мережко А. Ф., Косарева И. А., Драгавцев В. А. Влияние генов *Ppd* на фитохром, фотопериодическую чувствительность, рост и развитие изогенных линий пшеницы // Докл. РАСХН. 2004. № 1. С. 3–4.
- Кошкин В. А., Матвиенко И. И. Способ отбора форм пшеницы различной скороспелости и фотопериодической чувствительности // Патент РФ № 2065697. 1996. 7 с.
- Кошкин В. А., Кошкина А. А., Матвиенко И. И., Прядехина А. К. Использование исходных форм яровой пшеницы со слабой фотопериодической чувствительностью для создания скороспелых продуктивных линий // Докл. РАСХН. 1994. № 2. С. 8–10.
- Кошкин В. А., Матвиенко И. И., Брач Н. Б., Пороховинова Е. А. Фотопериодическая чувствительность образцов льна различного географического происхождения // Тез. Междунар. науч. конф. «Физиологические и молекулярно-генетические аспекты сохранения биоразнообразия» (19–23 сентября 2005 г.). Вологда, С. 90.
- Кошкин В. А., Романова О. И. Модифицированный метод изучения фотопериодической чувствительности образцов гречихи // Матер. XIV Всерос. Конф. «Фундаментальные исследования и инновации в национальных исследовательских университетах». СПб. Изд. Политех. у-та, 2010. Т. 1. С. 345–347.
- Кошкин В. А., Романова О. И., Матвиенко И. И. Гречиха. Характеристика образцов по фотопериодической чувствительности // Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 763. С-Пб.: ВИР, 2005.
- Кошкин В. А., Романова О. И., Матвиенко И. И. Фотопериодическая чувствительность гречихи различного географического происхождения // Матер. VI Междунар. Симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их практического использования». М– Пушино, 2005.
- Кошкин В. А., Вишнякова М. А., Матвиенко И. И., Буровцева Т. В., Егорова Г. П. Фотопериодическая чувствительность фасоли различного географического происхождения // Тез. докл. IX Междунар. Симп. «Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования». 14–18 июня 2011 г. Т. 2. ИФПБ РАН. Пушино, 2011. С. 87–90.
- Малюженец Н. С., Малюженец Е. Е. Способ отбора злаковых растений на скороспелость // Авт. св. СССР № 1371636. 1988. БИ № 5 (прототип).
- Перуанский Ю. В., Тажобаева Т. Л. Способ распознавания озимых и яровых форм пшеницы // Авт. свид. СССР № 1419615, 1988.
- Сеферова И. В., Кошкин В. А. Зависимость скорости развития, высоты и семенной продуктивности сои от фотопериода // Тез. Междунар. науч. конф. «Проблемы физиологии растений Севера (15–16 июня 2004). Петрозаводск, 2004. С. 168.
- Сизов И. А. Лен. М.: Сельхозгиз, 1955. С. 45–50.
- Стельмах А. Ф., Авсенин В. И., Кучеров В. А., Воронин А. И. Изучение роли генетических систем *Vrn* и *Ppd* у мягкой пшеницы // Вопросы генетики и селекции зерновых культур. КОЦ СЭВ. Одесса (СССР). НИИР Прага–Рузыне (ЧССР). 1987. Вып. 3. С. 125–132.
- Цыбулько В. С., Жмурко В. В., Кобызева Л. Н. Способ выявления фотопериодически нейтральных форм сои // Авт. свид. СССР № 1360658. 1988. БИ № 47.
- Keim D. L., Welsh J. R., McConnel R. L. Inheritance of Photoperiodic heading response in winter and spring cultivars of bread wheat // Can. J. Plant Sci. 1973. V. 53. N 2. P. 247–250.

НОВЫЕ ПОДХОДЫ К ПОИСКУ ИСТОЧНИКОВ УСТОЙЧИВОСТИ К РАСТРЕСКИВАНИЮ БОБОВ У ЗЕРНОВЫХ БОБОВЫХ КУЛЬТУР

М. О. Бурляева

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: m.burlyaeva@vir.nw.ru

Резюме

В статье на основе обзора литературных публикаций, касающихся вопросов устойчивости зерновых бобовых культур к растрескиванию бобов, и собственных экспериментальных данных автора рассматривается возможность использования анатомического метода для отбора генотипов, обладающих признаком нерастрескиваемости плодов. Представлены результаты сравнительного анатомо-морфологического изучения строения боба и плодоножки у образцов сои зеленоукосного, сеного и силосного направлений использования. Выявлены признаки, позволяющие в полевых условиях задолго до созревания бобов – в стадии налива семян – визуально определять растрескивающиеся и устойчивые к растрескиванию формы.

Ключевые слова: зерновые бобовые культуры, соя, анатомия бобов, индикаторные признаки, устойчивость к растрескиванию бобов.

NEW APPROACH TO STABILITY SEARCH FOR THE SOURCES OF RESISTANCE TO SHATTERING OF PODS IN GRAIN LEGUMES CROPS

M. O. Burlyaeva

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: m.burlyaeva@vir.nw.ru

Summary

A review of the literature published on issues of resistance to shattering of pods in grain legumes crops. For the first time a comparative anatomical and morphological study of the structure of the pods, peduncle in samples of soybeans of different fodder usage (green mass, hay and silage) of use in connection with the problem of plant resistance to shattering of pods. The signs that allow to define the visual field are resistant to shattering form long before the maturation of pods – in a stage of ripening seeds.

Key words: grain legumes crops, soy beans, anatomy of pods, indicated signs, resistance to shattering of pods.

Введение

Увеличение производства растительного белка остается важнейшей задачей современного растениеводства, основным его источником до настоящего времени являются зерновые бобовые культуры. Трудно переоценить их пищевое, кормовое и агротехническое значение. Одной из причин, сдерживающих расширение посевных площадей под этими культурами, считается растрескивание бобов. В разной степени этот негативный признак свойствен всем культурам, принадлежащим к трибам Viciae (Adans.) Bronn., Ciceriae Alefeld, Phaseoleae DC., Genisteae (Adans.) Benth. В нашей стране из зерновых бобовых культур возделывают горох, сою, фасоль, кормовые бобы, чечевицу, вику, люпин и нут. Растрескиваемость бобов у многих из них затрудняет их механизированное возделывание и ведет к значительному снижению урожая (при запаздывании с уборкой потери семян могут достигнуть 50%).

Для создания высокоурожайных сортов с нерастрескивающимися плодами большое

значение имеют исследования, определяющие причины этого явления. Существенную помощь для понимания механизма раскрытия бобов оказывают экспериментальные данные, полученные анатомическими методами. Изучению анатомического строения репродуктивных органов посвящены многие работы по систематике и филогении бобовых культур и их диких родичей, в некоторых из них анализируется развитие плода в онтогенезе. Большинство исследований перикарпия направлено на выделение диагностических признаков для разных таксонов *Fabaceae* Lindl. и на выявление особенностей раскрытия бобов, в нескольких публикациях предложены модели эволюции плодов (Александров, 1935; Fahnet al., 1955; Пухальская, 1963; Архангельская, 1965; Майсурян и др., 1974; Харитонова, 1976; Setiaet al., 1984; Демина и др., 1985; Sehgal et al., 1986; Алимочкина, 1991, 2000; и др.).

Значительное число работ по изучению анатомических признаков, влияющих на растрескивание бобов у гороха, кормовых бобов, чечевицы, люпина, нута, чины, сои, фасоли и вики, проведено на материале из коллекции ГНУ ВИР Россельхозакадемии. Анализируя анатомические показатели плодов этих культур, авторы установили, что устойчивость к растрескиванию бобов у них связана с различными особенностями в строении перикарпия. Главное отличие, определяющее степень растрескивания бобов у разных видов, заключается в характере и мощности развития пергаментного слоя (как правило, механическая ткань представлена различным числом слоев). В данных публикациях для каждой культуры в качестве важных диагностических признаков приведены разные структурные компоненты плода: особенности строения клеток экзокарпия, мезокарпия, число слоев и особенности строения механической ткани, число и степень сохранности проводящих пучков в перикарпии и др. (Залкинд, 1953; Енкен, 1959; Пухальская, 1964; Майсурян и др., 1974; Харитонова, 1972; Макашева, 1979; Кахарова, 1987).

Целый ряд анатомических исследований проведен во время селекционной работы при создании сортов устойчивых к растрескиванию бобов. В. С. Федотов, Л. И. Лотова (1967), изучая структуру перикарпия и наследование особенностей его анатомического строения у разных сортов кормовых бобов, выделили ценные для селекции этой культуры формы. А. И. Атабекова и Н. Ф. Пухальская (1966), анализируя анатомо-морфологические структуры бобов различных сортов фасоли, также выявили образцы – источники устойчивости к растрескиванию плодов. Х. Д. Кахарова (1981, 1987) по комплексу анатомических и морфологических признаков у коровьего гороха и азиатских видов вигны установила показатели, связанные со слабым растрескиванием бобов, и на основании своих экспериментальных наблюдений отобрала образцы, перспективные для использования в производстве. Самые значительные результаты при применении анатомических методов были достигнуты в селекции и создании сортов с нерастрескивающимися бобами у люпина узколистного и желтого (Майсурян и др., 1974; Алкали, 1984; Агеева, 1997).

В последние годы благодаря использованию знаний, полученных при анатомических исследованиях, эта проблема для многих зерновых бобовых культур была решена. В результате созданы сорта со слабой растрескиваемостью бобов у фасоли, чины, сои, люпина желтого и узколистного.

Однако в целом причины растрескивания плодов бобовых не получили достаточно убедительного объяснения с морфолого-анатомической точки зрения. Выявленные с помощью этих методов анатомические критерии растрескивания бобов и структурные признаки, обеспечивающие устойчивость к растрескиванию плодов, трудно использовать в повседневной селекционной работе. Проблема выделения в полевых условиях, на ранних этапах развития растений форм с нерастрескивающимися бобами для многих культур до настоящего времени остается нерешенной. Как правило, оценка образцов по устойчивости к растрескиванию бобов проводится в последние фазы вегетационного развития растений, во время уборки, что существенно замедляет и усложняет работу селекционеров. На сегодняшний день только для люпина узколистного установлены маркерные признаки, связанные с нерастрескиваемостью бобов: красновато-коричневая пигментация внутренней стенки боба и семен-

ной кожуры (Gladstones, 1977; Курлович и др., 1995; Купцов и др., 2006).

В связи с этим нами осуществлено исследование, направленное на разработку эффективного метода предварительной оценки образцов на устойчивость к растрескиванию бобов. В качестве модельного объекта использованы образцы основной зерновой бобовой культуры – сои.

Основные задачи нашей работы – проведение сравнительного изучения анатомо-морфологических признаков строения боба, плодоножки у образцов сои (зеленоукосного, сенного и силосного направлений использования) и выявление признаков-индикаторов, позволяющих в полевых условиях визуально определять растрескивающиеся и устойчивые к растрескиванию формы задолго до созревания бобов – в стадии налива семян.

Материалы и методы

В опыт были включены кормовые образцы сои из мировой коллекции ВИР, относящиеся к разным направлениям хозяйственного использования (зеленоукожному, силосному, сенному). Исследуемые растения сои отличались друг от друга по своим морфологическим и хозяйственным признакам. Зеленоукосные сорта характеризовались относительной высокорослостью, детерминантным и полудетерминантным типом роста, высоким прикреплением ветвей, негрубой зеленой массой, способностью к интенсивному наращиванию вегетативной массы и отрастанию после скашивания, медленно стареющими листьями, слабо- и сильно-растрескивающимися бобами. Сорта, используемые на сено и травяную муку, имели тонкие, завивающиеся стебли, незаконченный тип роста, высокую ветвистость, облиственность, слабую опушенность, мелкие, хорошо удерживающиеся на растении листья, сильно-растрескивающиеся бобы и мелкие семена. Силосные сорта были высокорослыми, с незаконченным характером роста, часто со склонностью к завиванию побегов, неветвящиеся или с небольшим количеством ветвей, с крупными листьями и толстыми грубыми стеблями, устойчивые к обламыванию ветвей, с равномерным размещением бобов по ярусам и разной степенью устойчивости к растрескиванию бобов.

Определение закономерностей изменчивости анатомических и морфологических признаков сои и их связи с устойчивостью к растрескиванию бобов при разных погодных условиях осуществлялось на материале, собранном в течение двух лет на Кубанской опытной станции ВИР (Краснодарский край). Погодные условия в годы изучения сильно отличались по влагообеспеченности: в первый год количество выпавших за вегетационный период осадков равнялось 394,7 мм, во второй год – 177,1 мм. Сумма активных температур была относительно равной (3590 и 3578°C).

Оценку устойчивости образцов сои к растрескиванию бобов проводили по «Методическим указаниям по изучению коллекции зерновых бобовых культур» (Корсаков и др., 1975) и «Международному классификатору СЭФ рода *Glycine* Willd.» (Щелко и др., 1990).

Анатомическое изучение боба и плодоножки сои осуществляли в соответствии с «Методическими указаниями по технике анатомических исследований культурных растений» (Жестянникова и др., 1981). Анализировали 5 образцов из каждой группы, выделенной по особенностям направления использования. Материал фиксировали перед началом созревания бобов в 70%-ном этиловом спирте. Каждый образец изучали в 5-кратной повторности. Срезы делали от руки, препараты изучали с помощью микроскопа БИОЛАМ С II при увеличении 7×3,7 и 15×20, измерения вели при помощи винтового окуляр-микрометра МОВ-1-15, рисунки выполняли рисовальным аппаратом РА-4.

При обработке экспериментальных данных использовали пакеты программ Statistica 5.5 for Windows и Excel 7.0. Статистический анализ проводили по каждому году отдельно и по данным, усредненным за два года исследования. Выявление закономерностей изменчивости и коррелированности морфологических и анатомических признаков строения плода и плодоножки, выяснение их информационной ценности при оценке образцов сои на устойчивость к растрескиванию бобов осуществляли при помощи факторного анализа.

Результаты и обсуждение

Исследованные бобы сои различались по величине, форме, строению и окраске (табл. 1). На всех бобах встречалось опушение из простых сидячих волосков, величина которых варьировала (даже в пределах одного растения) от 15 до 60 мкм. Самые короткие волоски наблюдались у зеленоукосных образцов – 15 мкм. Наибольшей шириной бобов отличались зеленоукосные образцы, наименьшей – сенные. Длина бобов варьировала в зависимости от сорта. В засушливых условиях размеры бобов уменьшались во всех исследованных группах. Коэффициент ва-

Таблица 1. Характеристика морфологических и анатомических признаков боба у сои разного кормового использования

| Количество осадков, выпавших за вегетационный период | I год | | | | II год | | | |
|--|------------------|-------|------|------|------------------|-------|------|------|
| | 394,7 мм | | | | 177,1 мм | | | |
| Название признака | средние значения | CV | min | max | средние значения | CV | min | Max |
| Зеленоукосные образцы | | | | | | | | |
| Длина боба, см | 4,46 | 10,71 | 3,8 | 5,0 | 3,4 | 7,2 | 3,2 | 3,7 |
| Ширина боба, см | 0,86 | 14,62 | 0,7 | 1,03 | 1,01 | 5,42 | 0,95 | 1,10 |
| Толщина створки, мм | 0,6 | 19,7 | 0,50 | 0,70 | 0,50 | 33,01 | 0,30 | 0,70 |
| Толщина пергаментного слоя/толщина створки | 0,13 | 21,17 | 0,10 | 0,16 | 0,16 | 29,36 | 0,11 | 0,22 |
| Сенные образцы | | | | | | | | |
| Длина боба, см | 3,84 | 9,17 | 3,0 | 3,9 | 3,84 | 15,9 | 3,40 | 4,80 |
| Ширина боба, см | 0,80 | 0,00 | 0,80 | 0,80 | 0,78 | 14,04 | 0,70 | 0,90 |
| Толщина створки, мм | 0,51 | 11,75 | 0,50 | 0,60 | 0,30 | 19,76 | 0,20 | 0,40 |
| Толщина пергаментного слоя/толщина створки | 0,15 | 19,01 | 0,14 | 0,25 | 0,23 | 30,5 | 0,14 | 0,33 |
| Силосные образцы | | | | | | | | |
| Длина боба, см | 3,80 | 11,74 | 2,90 | 4,00 | 4,08 | 16,20 | 3,00 | 4,60 |
| Ширина боба, см | 0,80 | 0,00 | 0,80 | 0,80 | 0,86 | 10,40 | 0,80 | 1,00 |
| Толщина створки, мм | 0,60 | 10,91 | 0,50 | 0,70 | 0,40 | 26,75 | 0,30 | 0,60 |
| Толщина пергаментного слоя/толщина створки | 0,16 | 37,36 | 0,13 | 0,24 | 0,19 | 36,76 | 0,09 | 0,28 |
| Средние значения для всех образцов | | | | | | | | |
| Длина боба, см | 3,54 | 8,15 | 3,20 | 3,84 | 4,09 | 14,98 | 3,00 | 5,00 |
| Ширина боба, см | 0,84 | 12,06 | 0,74 | 1,03 | 0,88 | 14,46 | 0,70 | 1,10 |
| Толщина створки, мм | 0,60 | 16,70 | 0,50 | 0,70 | 0,40 | 32,99 | 0,20 | 0,70 |
| Толщина пергаментного слоя/толщина створки | 0,13 | 17,54 | 0,10 | 0,16 | 0,19 | 33,65 | 0,09 | 0,33 |

риации длины и ширины боба в благоприятных условиях был наибольшим у зеленоукосных образцов. Во время засухи этот показатель увеличивался у сенных и силосных образцов и уменьшался у зеленоукосных. Толщина створки боба была меньшей у сенных форм, у двух других форм – одинаковой. Коэффициенты вариации этого признака увеличивались при неблагоприятных условиях роста, по-видимому, изменчивость этого признака в большей степени связана с особенностями сортов.

Перикарпий бобов состоял из 3 слоев (рис. 1): экзокарпия (состоящего из наружной эпидермы и гиподермы), паренхимного мезокарпия и эндокарпия (включающего несколько слоев склеренхимных клеток и внутреннюю эпидерму). Клетки наружной эпидермы и гиподермы экзокарпия имели утолщенные целлюлозные оболочки. Паренхима мезокарпия состояла из округлых, гетерогенных, тонкостенных клеток. Среди паренхимных клеток проходили проводящие пучки, наиболее крупные из которых располагались в базальной и апикальной частях боба.

Изучение анатомического строения перикарпия бобов позволило выявить как общие, так и специфические черты у разных образцов. Створки бобов различались по форме, опушению, глубине бороздок, толщине, количеству проводящих пучков, по отношению толщины пергаментного слоя к толщине створки боба. Наибольшая величина по последнему признаку отмечалась у сенных образцов, характеризующихся сильным растрескиванием бобов. Самое большое количество проводящих пучков в створке наблюдалось у силосных образцов. По анатомическому строению эндокарпия более близки были сенные и силосные сорта. Они не имели между пергаментным слоем и внутренней эндодермой паренхимных клеток. У зеленоукосных сортов количество слоев паренхимных клеток варьировало от одного до трех.

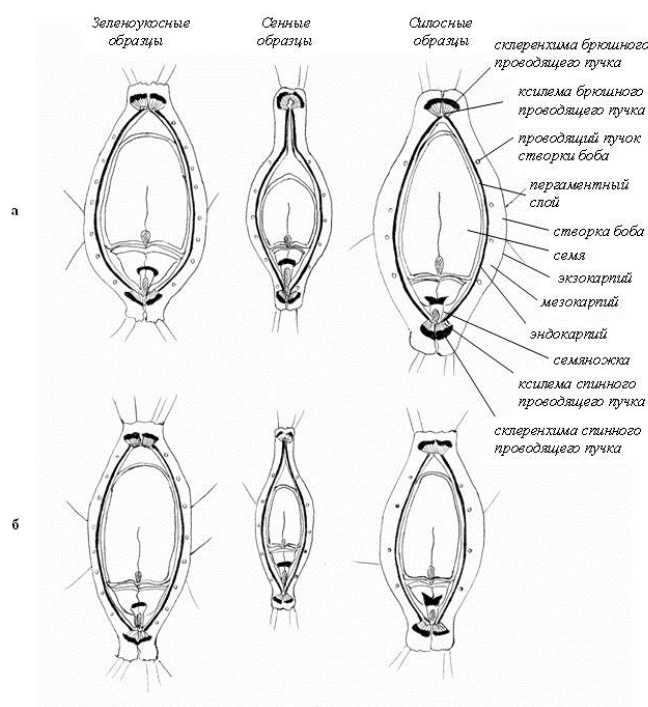


Рис. 1. Изменчивость анатомического строения поперечного сечения боба у зеленоукосных, сенных и силосных образцов сои в разные годы исследования.
а – I год изучения, б – II год изучения.

Основание боба по своему анатомическому строению имеет сходную структуру у всех образцов (рис. 1). Под эпидермой находится кора, состоящая из паренхимных клеток, далее идут склерефицированные клетки флоэмы и колленхимы. Число рядов клеток склеренхимы над проводящими пучками большее, чем в межпучковой зоне. Проводящих пучков – 3, два

верхних имеют форму колец, нижний – форму полумесяца. Верхние пучки по мере удаления от основания боба приближаются друг к другу, расстояние между ними варьирует в зависимости от сорта. Клетки разделительного слоя между пучками одревесневают, образуя вместе с клетками колленхимы и склеренхимы в области брюшного и спинного швов прочные тяжи, степень развития которых играет роль в устойчивости бобов к растрескиванию.

Середина основания боба заполнена паренхимными клетками. Наименьшими параметрами основания боба характеризуются сенные образцы (табл. 2). Условия недостаточного влагообеспечения отрицательно сказываются на значениях этих признаков у всех образцов. Коэффициент вариации при изменении условий у разных групп сортов ведет себя подобно CV общих размеров боба, т. е. увеличивается у сенных, силосных сортов и уменьшается у зеленоукосных. Величины верхних и нижних проводящих пучков относительно равные у всех образцов в благоприятных условиях, уменьшаются – в засушливых. Самое большое отрицательное влияние засухи на развитие проводящих элементов наблюдалось у сенных образцов. В засушливых условиях CV признаков проводящей системы боба увеличивался во всех исследованных группах. Относительно стабильной оставалась лишь ширина нижнего проводящего пучка.

Таблица 2. Характеристика признаков анатомического строения основания боба у сои разного кормового использования

| Количество осадков, выпавших за вегетационный период | I год | | | | II год | | | |
|--|------------------|-------|------|------|------------------|-------|------|------|
| | 394,7 мм | | | | 177,1 мм | | | |
| Название признака | средние значения | CV | min | max | средние значения | CV | min | max |
| Зеленоукосные образцы | | | | | | | | |
| Ширина основания боба, мм | 1,55 | 25,37 | 1,16 | 2,08 | 0,93 | 7,95 | 0,81 | 1,00 |
| Высота основания боба, мм | 1,87 | 12,8 | 1,54 | 2,12 | 1,24 | 8,56 | 1,08 | 1,35 |
| Толщина ксилемы верхнего проводящего пучка, мм | 0,47 | 4,08 | 0,46 | 0,50 | 0,35 | 27,22 | 0,27 | 0,50 |
| Толщина ксилемы нижнего проводящего пучка, мм | 0,74 | 14,92 | 0,62 | 0,89 | 0,48 | 16,72 | 0,39 | 0,58 |
| Ширина нижнего проводящего пучка, мм | 0,79 | 12,28 | 0,69 | 0,93 | 0,73 | 8,74 | 0,62 | 0,77 |
| Толщина склеренхимы, мм | 0,10 | 23,09 | 0,08 | 0,12 | 0,05 | 22,82 | 0,04 | 0,06 |
| Сенные образцы | | | | | | | | |
| Ширина основания боба, мм | 1,43 | 11,12 | 1,24 | 1,54 | 0,69 | 15,21 | 0,58 | 0,77 |
| Высота основания боба, мм | 1,31 | 11,15 | 1,39 | 1,62 | 0,97 | 8,13 | 0,85 | 1,04 |
| Толщина ксилемы верхнего проводящего пучка, мм | 0,47 | 4,68 | 0,46 | 0,50 | 0,20 | 16,09 | 0,15 | 0,23 |
| Толщина ксилемы нижнего проводящего пучка, мм | 0,73 | 10,53 | 0,66 | 0,81 | 0,29 | 20,49 | 0,23 | 0,35 |

| Количество осадков, выпавших за вегетационный период | I год | | | | II год | | | |
|--|------------------|-------|------|------|------------------|-------|------|------|
| | 394,7 мм | | | | 177,1 мм | | | |
| Название признака | средние значения | CV | min | max | средние значения | CV | min | max |
| Ширина нижнего проводящего пучка, мм | 0,73 | 8,18 | 0,66 | 0,77 | 0,49 | 12,84 | 0,42 | 0,58 |
| Толщина склеренхимы, мм | 0,11 | 21,65 | 0,08 | 0,12 | 0,05 | 22,82 | 0,04 | 0,06 |
| Силосные образцы | | | | | | | | |
| Ширина основания боба, мм | 1,66 | 7,22 | 1,51 | 1,74 | 0,83 | 13,34 | 0,69 | 0,97 |
| Высота основания боба, мм | 1,58 | 5,16 | 1,47 | 1,62 | 1,00 | 16,09 | 0,73 | 1,16 |
| Толщина ксилемы верхнего проводящего пучка, мм | 0,58 | 12,37 | 0,46 | 0,58 | 0,36 | 17,56 | 0,28 | 0,44 |
| Толщина ксилемы нижнего проводящего пучка, мм | 0,69 | 8,65 | 0,62 | 0,73 | 0,40 | 10,96 | 0,35 | 0,46 |
| Ширина нижнего проводящего пучка, мм | 0,77 | 5,00 | 0,73 | 0,81 | 0,64 | 8,08 | 0,58 | 0,69 |
| Толщина склеренхимы, мм | 0,08 | 0,00 | 0,08 | 0,08 | 0,07 | 26,31 | 0,04 | 0,08 |
| Средние значения для всех образцов | | | | | | | | |
| Ширина основания боба, мм | 1,55 | 20,25 | 1,16 | 2,08 | 0,82 | 16,62 | 0,58 | 1,00 |
| Высота основания боба, мм | 1,73 | 17,36 | 1,31 | 2,12 | 1,07 | 15,39 | 0,73 | 1,35 |
| Толщина ксилемы верхнего проводящего пучка, мм | 0,49 | 9,56 | 0,46 | 0,58 | 0,30 | 3,18 | 0,15 | 0,50 |
| Толщина ксилемы нижнего проводящего пучка, мм | 0,73 | 12,00 | 0,62 | 0,89 | 0,39 | 25,87 | 0,23 | 0,58 |
| Ширина нижнего проводящего пучка, мм | 0,78 | 10,12 | 0,69 | 0,93 | 0,62 | 18,29 | 0,42 | 0,77 |
| Толщина склеренхимы, мм | 0,10 | 21,91 | 0,08 | 0,12 | 0,05 | 29,22 | 0,04 | 0,08 |

Анатомическое строение плодоножки отличалось небольшим разнообразием (рис. 2). За однослойным эпидермисом располагалась кора из паренхимных клеток. Проводящая система имела концентрическую или почти концентрическую форму. К флоэме примыкала склеренхима из нескольких рядов клеток. Сердцевина была образована паренхимными клетками. Образцы разного кормового использования различались по размерам плодоножки и форме проводящей системы (табл. 3). Наименьшую ширину плодоножки имели сенные образцы, наибольшую – зеленоукосные, силосные сорта приближались по этой величине к сеным. Среди зеленоукосных образцов встречались сорта как с концентрической формой проводящей системы, так и с незамкнутой, сенные и силосные имели незамкнутую форму. Ин-

интересно отметить, что в засушливый год у зеленоукосных сортов наблюдалась только концентрическая форма. В условиях засухи размеры плодоножки уменьшались, коэффициент вариации признаков возрастал. Величина склеренхимной ткани над проводящими элементами была постоянной у всех образцов в год с достаточным увлажнением и уменьшалась в засушливом году, причем CV резко возрастал с 0 % до 30,62 %.

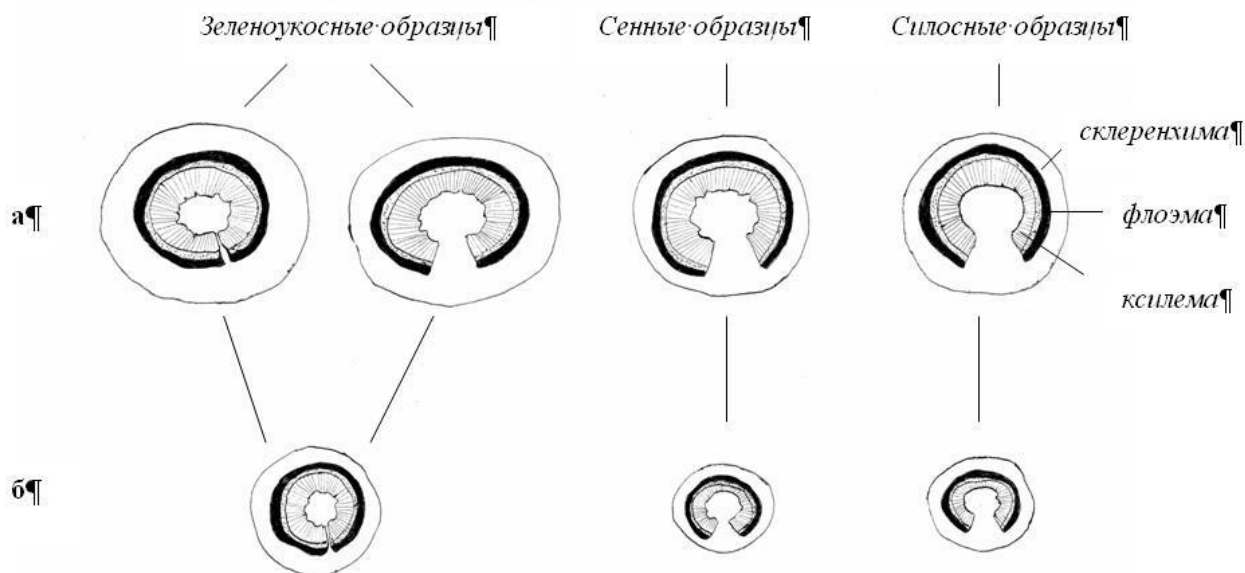


Рис.2. Изменчивость анатомического строения поперечного сечения плодоножки у зеленоукосных, сенных и силосных образцов сои в разные годы исследования.
а – I год изучения, б – II год изучения.

Таблица 3. Характеристика анатомических и морфологических признаков плодоножки у сои разного кормового использования

| Количество осадков, выпавших за вегетационный период | I год | | | | II год | | | |
|--|------------------|-------|------|------|------------------|-------|------|------|
| | 394,7 мм | | | | 177,1 мм | | | |
| Название признака | средние значения | CV | min | max | средние значения | CV | min | max |
| Зеленоукосные образцы | | | | | | | | |
| Ширина плодоножки, мм | 1,61 | 7,91 | 1,47 | 1,78 | 0,92 | 14,97 | 0,81 | 1,16 |
| Высота плодоножки, мм | 1,34 | 16,51 | 1,04 | 1,54 | 0,83 | 5,33 | 0,77 | 0,89 |
| Форма строения ксилемного кольца | 2,0 | 40,82 | 1,0 | 3,0 | 2,6 | 21,07 | 2,0 | 3,0 |
| Толщина склеренхимы, мм | 0,08 | 0,00 | 0,08 | 0,08 | 0,05 | 34,4 | 0,04 | 0,08 |
| Сенные образцы | | | | | | | | |
| Ширина плодоножки, мм | 1,54 | 7,90 | 1,43 | 1,62 | 0,64 | 10,08 | 0,54 | 0,69 |
| Высота плодоножки, мм | 1,43 | 7,35 | 1,27 | 1,47 | 0,61 | 18,12 | 0,46 | 0,73 |
| Форма строения ксилемного кольца | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |

| Количество осадков, выпавших за вегетационный период | I год | | | | II год | | | |
|--|------------------|-------|------|------|------------------|-------|------|------|
| | 394,7 мм | | | | 177,1 мм | | | |
| Название признака | средние значения | CV | min | max | средние значения | CV | min | max |
| Толщина склеренхимы, мм | 0,08 | 0 | 0,08 | 0,08 | 0,05 | 20,33 | 0,04 | 0,06 |
| Силосные образцы | | | | | | | | |
| Ширина плодоножки, мм | 1,54 | 2,5 | 1,51 | 1,58 | 0,84 | 11,87 | 0,69 | 0,97 |
| Высота плодоножки, мм | 1,16 | 9,96 | 1,08 | 1,31 | 0,76 | 11,52 | 0,62 | 0,85 |
| Форма строения ксилемного кольца | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 |
| Толщина склеренхимы, мм | 0,08 | 0 | 0,08 | 0,08 | 0,06 | 26,15 | 0,04 | 0,08 |
| Средние значения для всех образцов | | | | | | | | |
| Ширина плодоножки, мм | 1,61 | 6,56 | 1,47 | 1,78 | 0,8 | 19,42 | 0,54 | 1,16 |
| Высота плодоножки, мм | 1,33 | 14,58 | 1,04 | 1,54 | 0,73 | 16,76 | 0,46 | 0,89 |
| Форма строения ксилемного кольца | 1,67 | 48,99 | 1,0 | 3,0 | 1,53 | 54,38 | 1,0 | 3,0 |
| Толщина склеренхимы, мм | 0,08 | 0,00 | 0,08 | 0,08 | 0,05 | 30,62 | 0,04 | 0,08 |

Изучение изменчивости анатомических признаков боба и плодоножки, имеющих низкие коэффициенты вариации в благоприятных условиях, выявило их нестабильность в критических условиях засухи. Варьирование данных параметров у сенных образцов часто не совпадало по направлению с сортами других групп. Засуха влияла не только на уменьшение размеров органов, но и на развитие проводящей системы плода, что в свою очередь влияло на рост семян и приводило к уменьшению их величины.

Исследование анатомического строения боба и плодоножки выявило сильное воздействие условий произрастания на величины этих структур. Варьирование анатомических признаков под влиянием среды у сенных образцов часто не совпадало по направлению с сортами других групп. Воздействие засухи на растения влияло не только на уменьшение размеров органов, тканей, клеток, но и на развитие проводящей системы. При этом наряду с уменьшением площади проводящей системы наблюдалось увеличение количества сосудов в пучках во всех группах образцов. Вероятно, увеличение числа проводящих пучков является механизмом, способствующим транспортировке находящейся в минимуме воды. Развитие сенных и силосных сортов в большей степени угнеталось засушливыми условиями, что сказалось на уменьшении площади проводящих элементов. Это говорит о меньшей засухоустойчивости образцов данного направления использования по сравнению с зеленоукосными образцами. Слабое развитие проводящей системы боба во время засухи привело к недостаточному питанию семян, увеличению числа опавших бобов, снижению количества бобов на растении, уменьшению размеров семян. Сенные образцы резко отличались от образцов других групп меньшими размерами анатомических признаков исследованных частей растения. Они имели самый большой коэффициент между толщиной пергаментного слоя и толщиной створки. Силосные образцы по величине органов растений (количественным признакам) приближались к зеленоукосным по признакам внутреннего строения или занимали промежуточное положение между другими группами сортов, или были сходны с сенными. Строение створок боба (отсутствие рядов клеток между пергаментным слоем и эндодермой), плодоножки

(форма строения проводящего пучка) было подобно строению сенных сортов.

Выявление структурных критериев механизма растрескивания бобов и анализ признаков, связанных с этим явлением, проводили при помощи факторного анализа по методу главных компонент. Исследовали анатомические, морфологические признаки боба и плодоножки. Факторный анализ признаков установил четыре плеяды, оказывающих влияние на строение боба и плодоножки (табл. 4). В первую плеяду вошли признаки длины и ширины боба, ширины основания боба, ширины нижнего проводящего пучка в основании боба, толщины ксилемы проводящего пучка в верхней части боба, высоты плодоножки и толщины ксилемы ее проводящего пучка. Кроме того, в нее входили с отрицательной корреляцией – растрескиваемость бобов и отношение толщины пергаментного слоя к толщине и длине створки плода (FD – 35,0%). Во втором факторе оказались взаимосвязанными толщина створки, ее отношения к длине и ширине боба, отношения пергаментного слоя к толщине створки и к ширине боба, высота ксилемы в верхнем проводящем пучке (FD – 24%). Третья плеяда включала в себя толщину склеренхимы в плодоножке и в верхней части основания боба (FD – 12%). В четвертой находились высота основания боба и форма ксилемы плодоножки (FD – 14%). Признаки: толщина створки боба, отношение пергаментного слоя к толщине и ширине створки, высота основания боба, толщина склеренхимы плодоножки оказывали влияние на изменчивость нескольких факторов (рис. 3).

Таблица 4. Факторная структура морфологических и анатомических признаков, связанных с растрескиваемостью бобов

| Название признака | Обозначение признака | Фактор | | | |
|--|----------------------|--------------|--------------|-------------|-------------|
| | | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Длина боба | 1 | 0,79 | -0,51 | 0,16 | -0,12 |
| Ширина боба | 2 | 0,90 | -0,06 | 0,02 | 0,29 |
| Толщина створки боба | 3 | 0,42 | 0,79 | 0,19 | 0,36 |
| Толщина пергаментного слоя/толщина створки | 4 | -0,39 | -0,75 | 0,38 | 0,12 |
| Ширина основания боба | 5 | 0,88 | 0,20 | 0,02 | 0,21 |
| Толщина пергаментного слоя/(толщина створки × ширина боба) | 6 | -0,56 | -0,74 | 0,15 | 0,07 |
| Толщина створки/ширина боба | 7 | 0,06 | 0,94 | 0,18 | 0,19 |
| Толщина створки/длина боба | 8 | 0,07 | 0,94 | 0,05 | 0,29 |
| Толщина пергаментного слоя/(толщина створки × длина боба) | 9 | -0,71 | -0,54 | 0,30 | 0,21 |
| Высота основания боба | 10 | 0,41 | 0,18 | -0,23 | 0,76 |
| Толщина ксилемы верхнего проводящего пучка боба | 11 | -0,08 | 0,78 | -0,09 | -0,18 |
| Толщина ксилемы нижнего проводящего пучка боба | 12 | 0,84 | 0,18 | -0,06 | 0,24 |
| Ширина ксилема нижнего проводящего пучка боба | 13 | 0,90 | 0,18 | 0,04 | 0,21 |
| Толщина склеренхимы боба | 14 | 0,02 | -0,01 | 0,88 | -0,05 |
| Ширина плодоножки | 15 | 0,78 | 0,16 | 0,34 | 0,16 |
| Высота плодоножки | 16 | 0,90 | 0,31 | 0,00 | 0,01 |
| Толщина ксилемы плодоножки | 17 | 0,65 | 0,02 | -0,38 | 0,48 |
| Высота склеренхимы плодоножки | 18 | 0,41 | -0,04 | 0,64 | -0,34 |
| Растрескиваемость бобов | 19 | -0,82 | -0,19 | -0,24 | 0,17 |
| Expl. Var | | 5,98 | 4,15 | 2,01 | 2,42 |
| FD % | | 35 | 24 | 12 | 14 |

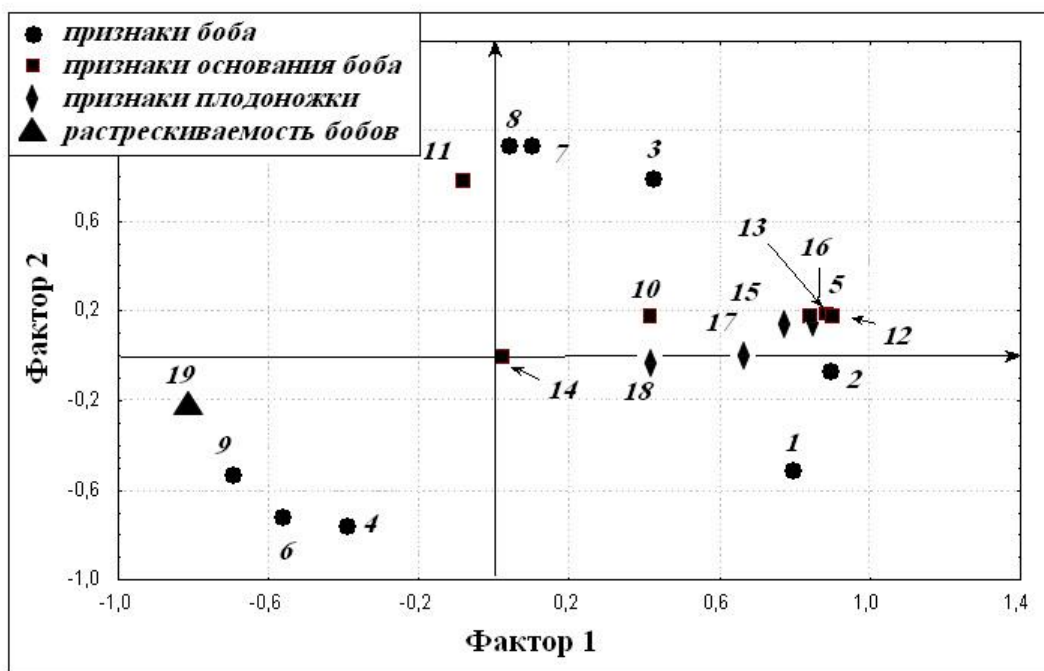


Рис. 3. Факторная структура анатомических и морфологических признаков боба и плодоножки, связанных с растрескиваемостью бобов (название признаков 1–19 в табл. 4).

Анализируя взаимосвязи растрескиваемости бобов, можно заметить воздействие на нее многих признаков структуры боба. Признак, наиболее часто учитываемый как показатель сильной растрескиваемости (отношение толщины пергаментного слоя к толщине створки), не имел большого значения в наших исследованиях. В большей степени с растрескиваемостью были связаны отрицательной зависимостью ширина боба и его основания, высота и ширина нижнего проводящего пучка боба, ширина и высота плодоножки, отношение толщины пергаментного слоя к толщине створки и длине боба. То есть чем толще плодоножка, шире боб и его основание, толще брюшной и спинной проводящие пучки боба, меньше отношение толщины пергаментного слоя к толщине створки и его длине (тоньше пергаментный слой, толще створка, короче боб), тем меньшей растрескиваемостью будет отличаться образец.

Исследование сортов разных групп использования по выделенным показателям, связанным с устойчивостью плодов к растрескиваемости, определило, что самым высоким отношением толщины пергаментного слоя к толщине створки и длине боба, наиболее тонкими плодоножками, узкими бобами и неширокими проводящими пучками в бобе, а следовательно, и самой высокой растрескиваемостью бобов характеризуются сенные образцы. Более устойчивы силосные сорта, затем располагаются зеленоукосные образцы. Растрескивание плодов является приспособлением растений к распространению семян, расселению вида и расширению его ареала, поэтому естественно, что полукультурные формы (сенные образцы) сохранили это качество и отличаются сильной растрескиваемостью. Устойчивость к растрескиванию типичных представителей зеленоукосных сортов, изученных нами, не является абсолютной для всех представителей данного направления. Растрескиваемость бобов в большей степени обусловлена сортовыми особенностями, поэтому и среди зеленоукосных образцов имеются генотипы с сильнорастрескивающимися бобами. Таким образом, устойчивость бобов к растрескиванию обеспечивается комплексом морфологических и анатомических признаков. По сочетанию некоторых признаков можно косвенно судить об устойчивости бобов к растрескиванию: толщине плодоножки, ширине боба и его основания, толщине брюш-

ной и спинной жилок боба и толщине створки. Растрескивание бобов максимально у образцов, отличающихся тонкой плодоножкой, низкой относительной толщиной пергаментного слоя, узкими бобами с узкими проводящими пучками в них.

Заключение

На основе проведенных анатомо-морфологических исследований репродуктивных органов сои кормовых направлений использования (силосного, сеного и зеленоукосного) выявлены индикаторные признаки для определения устойчивости образцов к растрескиванию бобов. Выяснено, что устойчивость бобов к растрескиванию обеспечивается комплексом морфологических и анатомических признаков. По сочетанию некоторых признаков можно косвенно судить об устойчивости бобов к растрескиванию: толщине плодоножки (>1,6 мм), ширине боба (>0,9 см) и его основания (>1,55 мм), толщине брюшной и спинной жилок боба (>1 мм) и толщине створки (>0,7 мм). Оценку по этим признакам можно проводить на стадии зеленых бобов и выбраковывать ненужные для селекционного процесса растения, не дожидаясь их созревания. Установленные показатели позволят с наибольшей объективностью оценивать исходный материал для селекции сои по устойчивости к растрескиванию бобов.

Список литературы

- Агеева П. А. Создание сортов люпина узколистного с новыми хозяйственно ценными признаками // Тез. докл. конф. «Биологический и экономический потенциал люпина и пути его реализации». Брянск. 1997. С. 16 – 18.
- Александров В. Г. О строении плода бобовых // Бот. журн. 1935. Т. 20. № 6. С. 684 – 694.
- Алимочкина К. В. Закономерности формирования и особенности анатомического строения перикарпия представителей рода *Lathyrus* L. // В кн.: Филогения и систематика растений. М., 1991. С. 6 – 7.
- Алимочкина К. В. Сравнительная анатомия и ультраскульптура поверхности плодов разных жизненных форм бобовых: Fabaceae Lindl.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2000. 20 с.
- Алкали С., Изучение формообразовательного процесса у гибридов узколистного люпина и создание исходного материала для селекции: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. М., 1984.
- Архангельская З. М. Анатомо-морфологическая характеристика плодов кормовых бобов // Докл. ТСХА. 1965. Вып. 102. С. 123 – 130.
- Атабекова А. И., Пухальская Н. Ф. Особенности анатомо-морфологического строения бобов у различных сортов фасоли обыкновенной *Phaseolus vulgaris* (L.) Savi // С.-х. биол. 1966. Т.1. № 1. С. 125 – 132.
- Демина Р. Б., Петрова М. В. Строение перикарпия у бобов (*Faba bona* Medik.) различного географического происхождения // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1985. Т. 91. С. 85 – 91.
- Жестянникова Л. Л., Москалева Г. И. Методические указания по технике анатомических исследований культурных растений. Л., 1981. 65 с.
- Залкинд Ф. Л. Чина. Л., 1953. 144 с.
- Енкен В. Б. Анатомическое строение соевого растения // В кн.: Соя. М., 1959. С. 229 – 237.
- Кахарова Х. Д. Об анатомическом строении плодов бобовых // В кн.: Вопросы биологии, экологии и физиологии растений Таджикистана. Душанбе, 1981. С. 60 – 66.
- Кахарова Х. Д. Морфология и анатомическое строение плодов *Glycine* Willd. и *Vigna* Savi в связи с вскрыванием: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Душанбе, 1987. 23 с.
- Корсаков Н. И. и др. Методические указания по изучению коллекции зерновых бобовых культур. Л., 1975. 59 с.
- Купцов Н. С., Такунов И. П. Люпин. Генетика, селекция, гетерогенные посева. Брянск, 2006. 575 с.
- Курлович Б. С. и др. Люпин // В кн.: Генофонд и селекция зерновых бобовых культур (Люпин, Вика, Соя, Фасоль). СПб., 1995. С. 9 – 122.
- Майсуриян Н. А., Атабекова А. И. Люпин. М., 1974. 463 с.
- Макашева Р. Х. Горох. Культурная флора СССР. Т. IV. Л., 1979. 324 с.
- Пельменев В. К., Кахарова Х. Д. Анатомическое строение перикарпия у азиатских видов вигны // В кн.: Эффективные методы селекции и семеноводства зернобобовых культур. Л., 1982. С. 84 – 95.

- Пухальская Н. В. Анатомическое строение плодов у зернобобовых // Докл. ТСХА. 1963. Вып. 83. С. 373 – 381.
- Пухальская Н. В. Особенности анатомо-морфологического строения бобов фасоли и некоторых других зерновых бобовых: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1964. 18 с.
- Федотов В. С., Лотова Л. И. О сортовых различиях в анатомическом строении перикарпия кормовых бобов // Вестн. МГУ. 1967. № 2. С.54 – 60.
- Харитонова Л. Ф. Сравнительно-анатомические особенности вики мохнатой – *Vicia villosa* Roth – Различного географического происхождения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 25 с.
- Харитонова Л. Ф. Сравнительно анатомическое строение перикарпия некоторых видов рода *Vicia* L. // Науч. тр. ЛСХИ. 1976. Т. 310. С. 33 – 38.
- Щелко Л. Г. и др. Международный классификатор СЭФ рода *Glycine* Willd. Л., 1990. 46 с.
- Fahn A., Zohary M. On the pericarpial structure of the legumen, its evolution and relation to dehiscence // Phytomorphology. 1955. V. 5. № 1. P. 99 – 111.
- Gladstones J. S. The narrow-leaved lupin in Western Australia (*Lupinus angustifolius* L.) // Depart. of Agric., Technical Bulletin. 1977. № 3990.39 p.
- Sehgal C. B., Gandi Varsha. Histology and histochemistry of pericarp of grain legumes: *Cajanus cajan*, *Vigna mungo* and *Vigna radiata* // Cytologia. 1986. V. 51, N 2. P. 333 – 339.
- Setia N., Malik C. P., Setia R. C. Comparative histological studies in growing pods of chickpea and mungbean // Phytomorphology. 1984. V. 34, N 14. P. 204 – 208.

УДК: 633.112.9:633.11:581.1

ОЦЕНКА СТЕПЕНИ МОБИЛИЗАЦИИ ГЕНОФОНДА КЛЕВЕРА (*TRIFOLIUM* L.) НА ТЕРРИТОРИИ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Л.Л. Малышев, В.Ф. Чапурин

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: l.malyshev@vir.nw.ru

Резюме

В результате анализа распределения сборов дикорастущих образцов клевера на территории Европейской части Российской Федерации выделены регионы, перспективные для проведения мобилизации: юг Нечерноземной зоны, север Черноземной зоны, Среднее и Нижнее Поволжье.

Ключевые слова: клевер, генетические ресурсы, гап-анализ.

THE EVALUATION OF MOBILIZATION LEVEL OF CLOVER (*TRIFOLIUM* L.) GENOFOND ON THE TERRITORY OF EUROPEAN PART OF RUSSIAN FEDERATION

L.L. Malyshev, V.F. Chapuin

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail:l.malyshev@vir.nw.ru

Summary

In the result of analysis of distribution of collections wild accessions of clover on the territory of European part of Russian Federation the perspective regions for mobilization were defined: south of Non-Chernozem and north of Chernozem zones, Middle and Lower Volga region.

Key words: clover, genetic resources, hap-analysis.

Совместное изучение ареала вида в целом и размещения коллекционных сборов в пределах ареала позволит получить информацию о генетическом потенциале и реально используемых генетических ресурсах вида. Располагая данными об экологических условиях, таксономическом разнообразии культуры и биологических свойствах образцов коллекции, можно выявить районы с наибольшим агробиоразнообразием и аккумуляцией значимых для селекции аллелей ценных признаков кормовых культур и рекомендовать данные районы для формирования *ex situ* семенных коллекций.

Главная цель сохранения генетических ресурсов растений (далее ГРР) – максимизировать долю генного пула целевого таксона в коллекциях и сделать его доступным для потенциального или фактического использования (Maxted et al., 1997).

Чтобы сформулировать приоритеты в формировании коллекций ГРР необходимо дать некоторую текущую оценку статуса сохранения. При отсутствии данных о структуре генетического разнообразия изучаемого таксона, включая информацию относительно частоты и распределения аллелей и генотипов, можно предпринять ряд косвенных исследований оценки эффективности текущих действий по сохранению разнообразия.

Сравнение разнообразия таксона с долей разнообразия, которая уже сохранена в коллекциях, и идентификацию «пробелов» в сохраненном разнообразии обычно называют гар-анализом (Margules et al., 1988; Margules, 1989; Margules, Pressey, 2000; Balmford, 2003; Brooks et al., 2004; Dietz, Czech, 2005; Riemann, Ezcurra, 2005). Данную концепцию можно применить для описания таксономического и генетического разнообразия и его распределения в дикорастущих популяциях, и разработки стратегии сохранения генетических ресурсов. Burley (1988) определил четыре шага гар-анализа:

- 1) идентификация и классификация биологического разнообразия;
- 2) выявление территорий, ранее использованных для сохранения биологического разнообразия;
- 3) идентификация биологического разнообразия, недостаточно представленного на данных территориях;
- 4) установление приоритетов для новых действий по сохранению разнообразия.

Уровень разнообразия, встречающегося в пределах изучаемого таксона, должен быть определен на таксономическом, генетическом или эколого-географическом уровнях.

Поскольку данные по структуре генетического разнообразия для большинства видов отсутствуют, для его косвенной оценки можно использовать информацию об экологической амплитуде и географическом распространении таксона (Maxted et al., 1995; Maxted, Guarino, 2003). Основная предпосылка, лежащая в основе этого метода, – наличие корреляции между эколого-географическим разнообразием местообитаний и структурой генетического разнообразия популяций из данных местообитаний. Предполагается, что выборка популяций из отдаленных мест и разнообразных местообитаний обеспечит репрезентативную выборку генетического разнообразия таксона (Maxted et al., 1995).

Следующий шаг гар-анализа – сопоставление оценки природного разнообразия с разнообразием, в настоящее время сохраняемым в коллекциях генетических ресурсов растений, для определения эффективности охраны таксона.

Такое сопоставление позволяет выделить долю генетического разнообразия, которая не охвачена существующими коллекциями, т. е. «пробелы» в стратегии сохранения таксона, и помогает заполнить эти промежутки.

Цель нашей работы:

1. Оценка репрезентативности коллекции клевера и распределение сборов на территории Европейской части Российской Федерации;
2. Выявление регионов, которые необходимо охватить экспедициями для заполнения "пробелов" географического и экологического диапазонов коллекций.

Материалы и методика

Материалами для данной работы послужили паспортная база данных коллекции клевера отдела ГР многолетних кормовых культур ВИР и электронные карты, созданные в 2003–2009 гг. при работе по созданию "Агрэкологического атласа России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их болезни, вредители и сорные растения" (Смекалова и др., 2006).

В качестве операционных единиц нами рассматривались области и республики Европейской части Российской Федерации, для каждой из которых учитывали:

- 1) общее число видов рода *Trifolium* на территории административной единицы;
- 2) общее число образцов на территории административной единицы;
- 3) плотность сборов на территории административной единицы (число образцов/площадь).

Для статистической обработки данных использовали систему Statistica 6.0, дифференцированные карты числа и плотности сборов составлены с помощью Mapinfo 8.5.

Результаты и обсуждение

В коллекции ВИР в настоящее время содержится 828 дикорастущих образцов, собранных на территории Европейской части РФ.

Сборы относятся к 24 видам рода *Trifolium* L. Основную часть (более половины) сборов составляют образцы *Trifolium pratense* L. Наибольшим видовым разнообразием отличаются территории Краснодарского края – 16 видов, Ставропольского края и Республики Северная Осетия – по 8 видов.

В двенадцати административных единицах сборы дикорастущих образцов не проводились или образцы эти сейчас выпали из коллекции.

По величине доверительного интервала средних значений числа образцов и плотности сборов операционные единицы были разбиты на четыре группы (табл. 1, табл. 2).

Таблица 1. Распределение административных единиц по общему числу дикорастущих образцов клевера

| Группа | Число административных единиц | Число образцов (N) |
|-----------------------------------|-------------------------------|--------------------|
| 0. Сборы отсутствуют | 12 | N = 0 |
| 1. Низкая степень мобилизации ГР | 20 | 0 < N < 8,5 |
| 2. Средняя степень мобилизации ГР | 11 | 8,5 < N < 22,3 |
| 3. Высокая степень мобилизации ГР | 11 | N > 22,3 |

Таблица 2. Распределение административных единиц по плотности сборов дикорастущих образцов клевера

| Группа | Число административных единиц | Плотность сборов (D) |
|-----------------------------------|-------------------------------|----------------------|
| 0. Сборы отсутствуют | 12 | D = 0 |
| 1. Низкая степень мобилизации ГР | 22 | 0 < D < 0,166 |
| 2. Средняя степень мобилизации ГР | 9 | 0,166 < D < 0,515 |
| 3. Высокая степень мобилизации ГР | 11 | D > 0,515 |

Наибольшее число образцов (138) было мобилизовано из Краснодарского края, Архангельской, Владимирской, Ленинградской и Свердловской областей. В целом же на группу административных единиц с высокой степенью мобилизации ГР клевера приходится 631 образец. В то же время на 20 регионов с низкой степенью мобилизации приходится всего лишь 59 образцов (рис. 1).

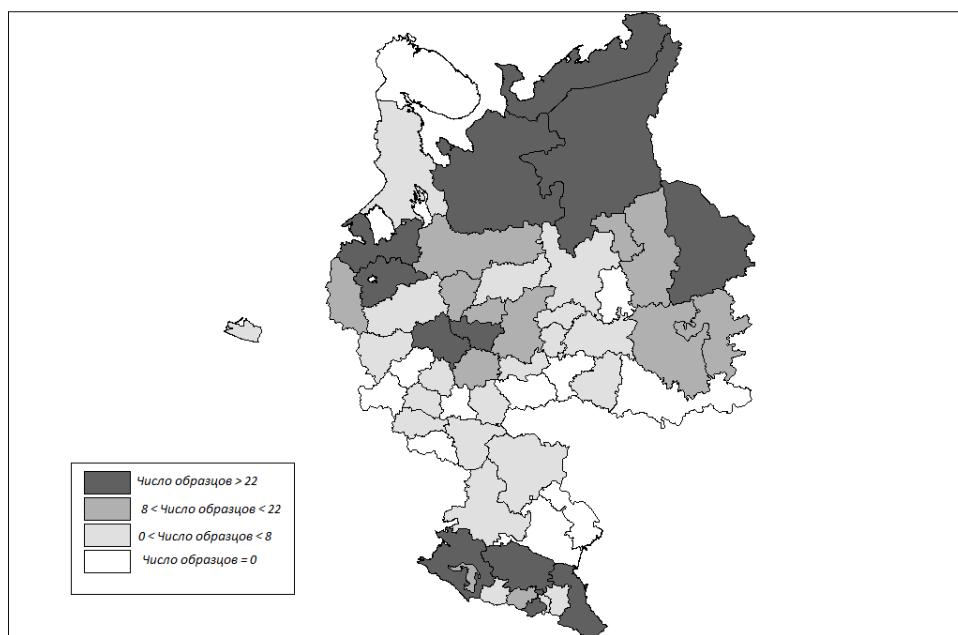


Рис. 1. Общее число образцов клевера по административным единицам Европейской части Российской Федерации.

Несмотря на то, что число образцов дает общее представление о степени изученности некоторой территории, для более детального анализа предпочтительнее использовать плотность сборов на определенной площади (число образцов/1000 км²). Высокой плотностью сборов отличаются края и республики Северного Кавказа, Центрально-Черноземный и Северо-Западный районы (рис. 2).

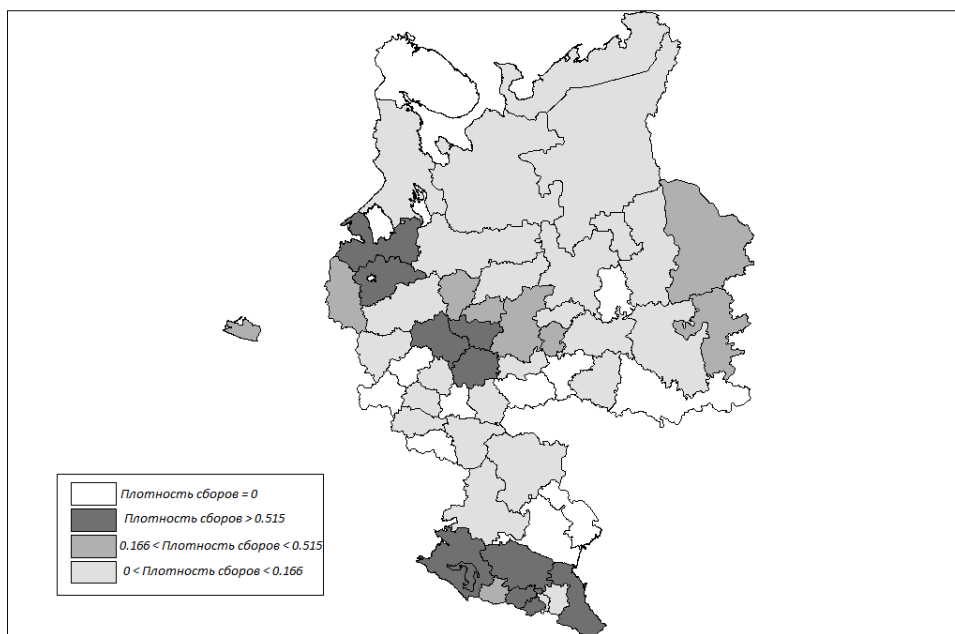


Рис. 2. Плотность сборов образцов клевера по административным единицам Европейской части Российской Федерации

Выводы

На основании полученных нами результатов можно сделать следующие выводы.

1. Таксономическое разнообразие дикорастущих образцов клевера (за исключением Краснодарского края) слабо представлено в коллекции.
2. Наиболее полно охвачены экспедиционными сборами Северный Кавказ, Северо-Западный и Центрально-Черноземный районы.
3. По числу образцов, но не по плотности сборов, достаточно высоко представлено популяционное разнообразие клевера лугового из Северо-Восточного района.
4. Практически не мобилизовано таксономическое и популяционное разнообразие клевера на территории юга Нечерноземной и севера Черноземной зон, Среднего и Нижнего Поволжья, Республики Карелия и Мурманской области.

Список литературы

- Смекалова Т. Н., Дзюбенко Н. И., Дзюбенко Е. А., Чухина И. Г., Малышев Л. Л. Культурные растения и их дикие родичи в электронном «Атласе экономически значимых растений и вредных объектов России и сопредельных государств» // Сб. Информ. системы и web-порталы по разнообразию видов и экосистем. М.: КМК, 2006. С. 203-207.
- Balmford A. Conservation planning in the real world: South Africa shows the way // Trends in Ecology and Evolution. 2003 V. 18. P. 435-438.
- Brooks T. M., Bakarr M. I., Boucher T., Da Fonesca G. A. B., Hilton-Taylor C., Hoekstra J. M. Coverage provided by the global protected area system: is it enough? // Bioscience. 2004. V. 54. P. 1081-1091.
- Burley F. W. Monitoring biological diversity for setting priorities in conservation // Biodiversity. Washington: National Academy Press, 1988. P. 227-230.
- Dietz R. W., Czech B. Conservation deficits for the continental United States: an ecosystem gap-analysis // Conservation Biology. 2005. V. 19. P. 1478-1487.
- Margules C. R. Introduction to some Australian developments in conservation evaluation // Biological Conservation. 1989. V. 50. P. 1-11.
- Margules C. R., Nicholls A. O., Pressey R. L. Selecting networks of reserves to maximise biological diversity // Biological Conservation. 1988. V. 43. P. 63-76.
- Margules C. R., Pressey R. L. Systematic conservation planning // Nature. 2000. V. 405. P. 243-253.
- Maxted N., Dulloo E., Ford-Lloyd B. V., Iriondo J. M., Jarvis A. Gap analysis: a tool for complementary genetic conservation assessment // Diversity and Distributions. 2008. V. 14. P. 1018-1030.
- Maxted N., Ford-Lloyd B. V., Hawkes J. G. Plant genetic conservation: the in situ approach. London: Chapman and Hall, 1997.
- Maxted N., Guarino L. Planning plant genetic conservation // Seed conservation: turning science into practice. Kew: Royal Botanic Gardens. 2003. P. 37-78.
- Maxted N., Van Slageren M. W., Rihan J. Ecogeographic surveys // Collecting plant genetic diversity: technical guidelines. Wallingford: CAB International, 1995. P. 255-286.
- Riemann H., Ezcurra E. Plant endemism and natural protected areas in the peninsula of Baja California, Mexico // Biological Conservation. 2005. V. 122. P. 141-150.

ВОЗМОЖНОСТИ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЗЕИНОВЫХ МАРКЕРОВ В ПОВЫШЕНИИ ЭФФЕКТИВНОСТИ ГЕТЕРОЗИСНОЙ СЕЛЕКЦИИ КУКУРУЗЫ

В. В. Сидорова, Г. В. Матвеева, Ю.А. Керв, А.В. Конарев

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail:a.konarev@vir.nw.ru

Резюме

Зеиновые маркеры – электрофоретические спектры запасного белка семян кукурузы (зеина) использовали в анализе инбредных линий, сортов и гибридов из мировой коллекции ВИР им. Н. И. Вавилова и полученных от селекционеров. Выявлены зеиновые маркеры гибридности. Эффективность маркеров продемонстрирована на гетерозисных гибридах. Показано, чем больше различий в спектрах родительских линий, тем больший гетерозисный эффект можно ожидать от гибридной комбинации. Применение белковых (зеиновых) маркеров позволяет осуществлять объективный контроль за степенью генетической однородности линий, выявлять генетически более отдаленные линии для получения максимального гетерозисного эффекта, определять «процент» гибридности и т.д.

Ключевые слова: кукуруза, электрофоретические спектры зеина, гибридность, высокий гетерозисный эффект.

POSSIBILITIES OF ZEIN MARKERS IN MAIZE HETEROSIS BREEDING IMPROOVING

V.V. Sidorova, G.V. Matveeva, Yu.A. Kerv, A.V. Konarev

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail:a.konarev@vir.nw.ru

Summary

Zein markers – electrophoretic patterns of maize seed storage proteins (zein) for analysis of inbred lines, varieties and hybrids from N. I. Vavilov Institute world collection and received from breeders were used. Zein markers of hybridity are revealed. Efficiency of markers was shown on heterotic hybrids; comparing zein spectra, it is possible to predict which lines at crossing give highly heterotic hybrids: the more differences (distinctions) have spectra of parental lines, the greater heterotic effect is possible to expect from a hybrid combination. Zein markers of maize may be used in breeding, for evaluation of inbred lines homogeneity, to reveal parental lines with essential zein pattern differences for high heterotic effect, to determine seed hybridity level in hybrid maize seed production.

Key words: maize, zein electrophoretic spectra, hybridity, high heterotic effect

Введение

Успехи в создании гетерозисных гибридов в значительной мере определяются правильным подбором исходного материала для скрещиваний – самоопыленных (инбредных) линий. Высокогетерозисные гибриды кукурузы, как правило, получаются от скрещивания генетически разнокачественных инбредных линий. Отмечено, что для получения гетерозисного эффекта генетические различия между родительскими формами могут иметь даже большее значение, чем комбинационная способность (Шмараев, 1974; Югенхеймер, 1979). В ряде стран значительные усилия были потрачены на получение гибридов кремнистой и зубовидной кукурузы. В Европе селекционеры создавали линии кремнистого подвида кукурузы, а в США – зубовидного. Некоторые гибриды, созданные на основе этих линий, имели высокую степень гетерозиса. Инбред-

ные линии кремнистого подвида кукурузы вносят в гибриды такие ценные качественные признаки, как раннее и дружное созревание, хорошая всхожесть и мощность проростков при пониженных температурах. Родительские формы зубовидной кукурузы придают гибриднему потомству высокую урожайность, устойчивость к болезням и полеганию растений.

В селекции кукурузы анализ популяций, сортов, линий и гибридов осуществляется, в основном, по морфологическим признакам. Подавляющая часть генетических различий при этом не выявляется (Конарев, 2001). Поиск удачных гетерозисных гибридных комбинаций кукурузы проводится преимущественно путем скрещивания огромного количества инбредных линий между собой или известных простых гибридов с модифицированными устаревшими инбредными линиями. В скрещиваниях используют в основном один и тот же набор исходных родительских форм. Это, как правило, приводит к обеднению генетического пула используемого селекционного материала и может, например, вызвать вспышки болезней на посевах кукурузы (Ullstrup, 1972).

Существенный сдвиг на пути к раскрытию генетической гетерогенности в морфологически однородных популяциях произошел благодаря появлению методов молекулярного анализа, основанных на белковых и ДНК-маркерах. Эти методы позволяют с большей полнотой и надежностью выявлять полиморфизм популяций, идентифицировать и регистрировать генотипы, определять их соотношение в популяциях, линиях и т.п. (Конарев, 2001). Поскольку инбредные линии интенсивно используются для получения гибридов кукурузы (в гибридной селекции кукурузы), необходимы знания генетической природы и родства среди мирового генофонда линий, понимание распределения у них генетического разнообразия (Pejić et al., 1998; Liu Kejun et al., 2003). Эффективность анализа исходного и селекционного материала с использованием молекулярных маркеров показана в последние десятилетия в работах отечественных и зарубежных исследователей (Конарев, 2001, Конарев 2002, 2006; Кудрявцев, 2009; Pejić et al., 1998; LiuKejun et al., 2003; Nagy et al., 2009).

В селекции и семеноводстве кукурузы особенно актуальны проблемы идентификации и маркирования инбредных линий, контроль их гомозиготности, выявление степени генетических различий линий и, наконец, оценка зерна межлинейных гибридов на уровень гибридности.

Среди различных методов и маркерных систем наиболее удобным и надежным для решения этих проблем оказался электрофорез генетически полиморфного запасного белка семян кукурузы – зеина (Сидорова и др., 1987, 1998; Конарев и др., 1990, 2000). Анализ полиморфизма зеина положен в основу международных и отечественных стандартных методов идентификации линий и сортов, а также оценки степени гибридности кукурузы (Конарев и др., 2000). Электрофоретический анализ зеина позволяет оценивать инбредные линии на генетическую неоднородность. Многочисленными исследованиями показано, что у генетически чистой линии все зерна выборки (50–100 семян) дают одинаковый спектр. По компонентному составу спектров зеина можно с большой долей вероятности говорить о степени генетического родства тех или иных линий между собой (Сидорова и др., 1987, 1998; Конарев, 2001).

Т. И. Пенева и др. на основании результатов изучения большого числа линий и сортов ржи сделано заключение, что сведения о составе и встречаемости спектров и компонентов проламина линий и сортов ржи можно использовать при подборе пар для скрещивания, анализе их комбинационной способности и для прогнозирования возможного гетерозисного эффекта (Конарев, 2006; см. настоящий сборник: Пенева и др., 2012). Ранее связь эффекта гетерозиса с числом специфических компонентов проламина у родительских линий была показана нами для сорго (Konarev et al., 1995). Попытки связать эффект гетерозиса с молекулярными маркерами предпринимались и другими исследователями (Азарин, 2011; Орловская и др., 2012; Bernardo, 1994).

В задачу настоящей работы входило выяснение связи между компонентным составом зеина родительских линий кукурузы и эффектом гетерозиса. Это в первую очередь необхо-

димо для повышения надежности предсказания эффекта гетерозиса и, соответственно, подбора родительских линий для гибридизации.

Материал и методы

Материалом для данных исследований послужили 9 сортов, более 250 линий и гибридов кукурузы из коллекции ВИР им Н.И. Вавилова, селекционных центров России, Украины и Молдавии.

Электрофорез зеина – запасного белка зерна кукурузы проводили в вертикальных пластинах ПААГ по стандартной методике (Сидорова и др., 1998; Конарев и др., 2000). Гелевая пластина содержит 10% акриламида и 8 М мочевины. В раствор для экстракции зеина входит 6 М мочевины и 0,01 М дитиотрейтол. Электрофорез проводится без охлаждения в течение 5 ч при напряжении 500–580 В.

Электрофоретический спектр зеина содержит от 12 до 22 основных компонентов. При регистрации их записывают в величинах электрофоретической подвижности (rf). Позиции основных компонентов зеина изученных нами инбредных линий находятся в пределах rf 36–86. Для оценки интенсивности компонентов использована трехбалльная шкала (Сидорова и др., 1998; Конарев и др., 1990, 2000). На рисунке 1 представлены суммарный (эталонный) спектр электрофоретических компонентов зеина, пример спектра инбредной линии и записи ее спектра в виде формулы зеина.

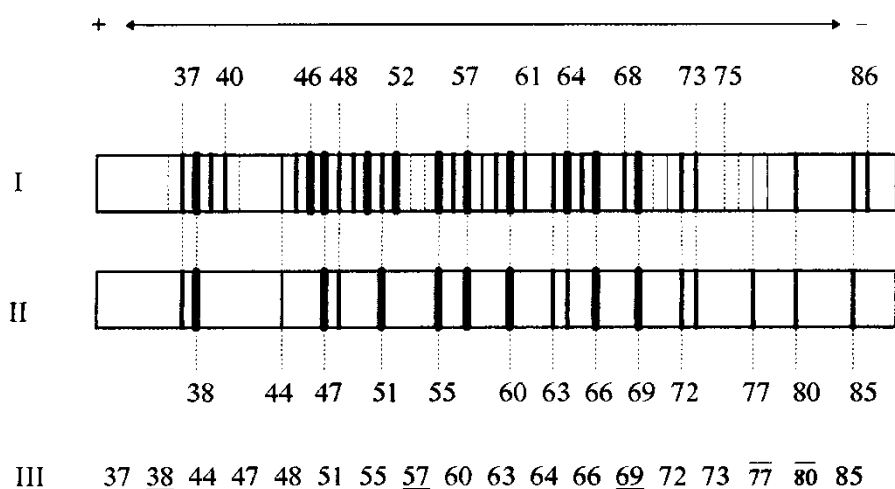


Рис. 1. Номенклатура электрофоретического спектра зеина и запись зеиновой формулы инбредной линии кукурузы.

I – эталонный ЭФ спектр, II – спектр инбредной линии F 2, III – запись линии F 2 по ЭФ эталону.

Результаты и обсуждение

Изучение инбредных линий и сортов кукурузы из коллекции ВИР. Изучили компонентный состав спектров зеина большого числа самоопыленных линий, использованных при создании наиболее известных высокогетерозисных районированных гибридов кукурузы, а также линии подвидов кремнистой, зубовидной, полузубовидной и лопающейся кукурузы. Установлено, что большинство линий имели характерные (собственные специфические) типы спектров. Была установлена идентичность (или близость) спектров зеина сестринских линий кукурузы (Сидорова и др., 1998).

В электрофоретических спектрах зеина изученных линий идентифицированы основные (или маркерные) компоненты (рис. 1), по которым в дальнейшем проводился сравнительный анализ инбредных линий, сортов и гибридов кукурузы (Сидорова и др., 1998).

Выяснено что отдельные компоненты в белковых спектрах могут быть сцеплены между собой и служить в качестве «маркерных комбинаций», состоящих из 2–3 компонентов. Отдельные компоненты таких блоков могут быть самостоятельными маркерами.

Все изученные линии мы разделили на две основные группы. В первую вошли линии с маркерной комбинацией 38–57 (т.е. с компонентами 38 и 57). Во вторую – линии без компонента 57, но с комбинацией таковых 36–39 (за исключением некоторых линий с 38 компонентом).

В электрофоретических спектрах линий, как с комбинацией компонентов 38–57, так и без нее, встречаются другие маркерные комбинации (52–67 и 64–69), а также различные сочетания компонентов: 63 и 64, 63 и 65, 63 и 66, 63 и 67 и только 63; в редких случаях – отсутствие компонентов с подвижностью от 63 до 69. Некоторые линии проявляли индивидуальные особенности в составе компонентов с подвижностью от 45 до 51. Зону компонентов с подвижностью от 70 до 86 при обсуждении результатов мы не учитывали, так как она мало информативна для решения поставленных задач.

При сравнении двух основных групп линий по компонентному составу зеина было установлено, что в первую (с комбинацией 38–57) вошли почти все инбредные линии кремнистого подвида и много линий подвида зубовидной кукурузы. Во вторую группу (без компонента 57) вошли, в основном, линии подвида зубовидной кукурузы и несколько линий подвида кремнистой.

Анализ типов спектров большого числа стародавних местных сортов кукурузы показал, что маркерная комбинация компонентов 38–57 наиболее характерна для сортов подвида кремнистой кукурузы. Так, у *Gloria Janetzi*s она встречается в 100% спектров, у *Schindelmeiser* в 98%, у Старинской местной в 81% и у Кремнистой 880Т в 52%. У сорта подвида зубовидной кукурузы *Funk's Stug Corn* спектры с маркерными компонентами 38–57 не встречаются. В других сортах подвида зубовидной кукурузы количество спектров без маркерной комбинации 38–57 невелико – 35% у *Reid's Yellow Dent*, 26% у *Lancaster Schar Crop* и 19% у *Sterling White*. В сортах кремнистой кукурузы количество таких спектров еще меньше и составляет 19% у Старинской местной, 3% у *Schindelmeiser*, а в сорте *Gloria Janetzi*s таких спектров нет.

Установлено, что инбредные линии, в спектрах которых присутствует маркерная комбинация 52–67, относятся в основном к подвиду зубовидной кукурузы. Соответственно, в спектрах сортов зубовидного подвида кукурузы встречаемость типов спектров с такой комбинацией наибольшая – например, в сорте *Lancaster Schar Crop* – 100%. В спектрах линий подвида кремнистой кукурузы комбинация компонентов 52–67 встречается очень редко. Эта маркерная комбинация отсутствует и в спектрах сортов подвида кремнистой кукурузы (*Кремнистая 880Т*, *Schindelmeiser* и *Gloria Janetzi*s).

Маркерная комбинация компонентов 64–69 встречается в спектрах некоторых линий как кремнистого, так и зубовидного подвида кукурузы. Среди сортов встречаемость спектров с этой комбинацией компонентов наибольшая, например, у сорта подвида зубовидной кукурузы *Funk's Stug Corn* – 96%. У сорта Кремнистая 880Т – 58%, а в популяции *BS16Eto* – 63%. В спектрах других сортов такая комбинация встречается редко (*Gloria Janetzi*s – 17%, *Schindelmeiser* – 4%) или совсем не встречается (*Reid's YellowDent*, Старинская местная, *Sterling White* и *Lancaster Schar Crop*).

Гораздо больше выявлено инбредных линий, имеющих в спектрах маркерные компоненты 63 и 64. В основном это линии подвида зубовидной кукурузы и только несколько линий подвида кремнистой кукурузы. Соответственно, в сортах подвида зубовидной кукурузы встречаемость типов спектра с компонентами 63 и 64 наибольшая (*Lancaster Schar Crop* и *Sterling White* – 100%).

Типы спектров с компонентами 63 и 65 встречаются у незначительного числа линий как кремнистого, так и зубовидного подвида кукурузы. Наибольшая встречаемость спектров с компонентами 63 и 65 отмечена в сортах подвида кремнистой кукурузы *Schindelmeiser* (85%) и

Кремнистая 880Г (63%), в сорте подвида зубовидной кукурузы Reid's Yellow Dent (27%). В других изученных сортах спектры с компонентами 63 и 65 не встречаются.

В селекционных программах широко используются линии зубовидного подвида кукурузы, в спектрах которых присутствуют компоненты 63 и 66. Таких компонентов нет у линий подвида кремнистой кукурузы. Тем не менее, они встречаются в спектрах зеина сорта подвида кремнистой кукурузы Старинская местная.

Сочетание компонента 63 с интенсивным компонентом 67 встречается только в спектрах линий подвида кремнистой кукурузы. Соответственно, в сорте подвида кремнистой кукурузы Gloria Janetzis это сочетание компонентов можно встретить у 83% спектров. В спектрах линий подвида зубовидной кукурузы маркерный компонент 67 проявляется очень слабо.

Среди линий, в спектрах которых в зоне с подвижностью компонентов от 63 до 69 обнаружен единственный компонент 63, много линий подвида зубовидной кукурузы и только две подвида кремнистой кукурузы. Сорт подвида зубовидной кукурузы Reid's Yellow Dent имеет 13% таких спектров. В остальных изученных сортах подобные типы спектра не встречаются.

Выделена группа из десяти линий, в спектрах которых присутствует интенсивный компонент 38. Обычно он сцеплен с маркером 57, но в данном случае «38» выступает как самостоятельный маркерный компонент. Ему сопутствует менее интенсивный компонент 45 и группа интенсивных компонентов 48–49–50. Можно предположить, что эти линии кукурузы сестринские. Хотя они имеют разное название и созданы в разных странах они, видимо, созданы на основе классической линии P502.

Анализ селекционного материала. В селекции при создании новых инбредных линий кукурузы часто используют староместные сорта. Основное условие – подбор генетически разнородного материала. Выбрать сорт, с которым лучше скрестить ту или иную линию можно с помощью молекулярных маркеров. Так Гаркушка В. Г. на Кубанской опытной станции ВИР (КОС ВИР) на основе гибрида между высокополиморфным сортом подвида кремнистой кукурузы Schindelmeiser и французской линией подвида кремнистой кукурузы (с маркерными комбинациями 38–57 и 64–69) создал ценную с высокой комбинационной способностью линию 205MB. Скрещиваемые формы были очень разными не только фенотипически, но и по спектрам зеина: в сорте Schindelmeiser спектров с комбинацией компонентов 64–69 оказалось всего 4% (рис. 2).

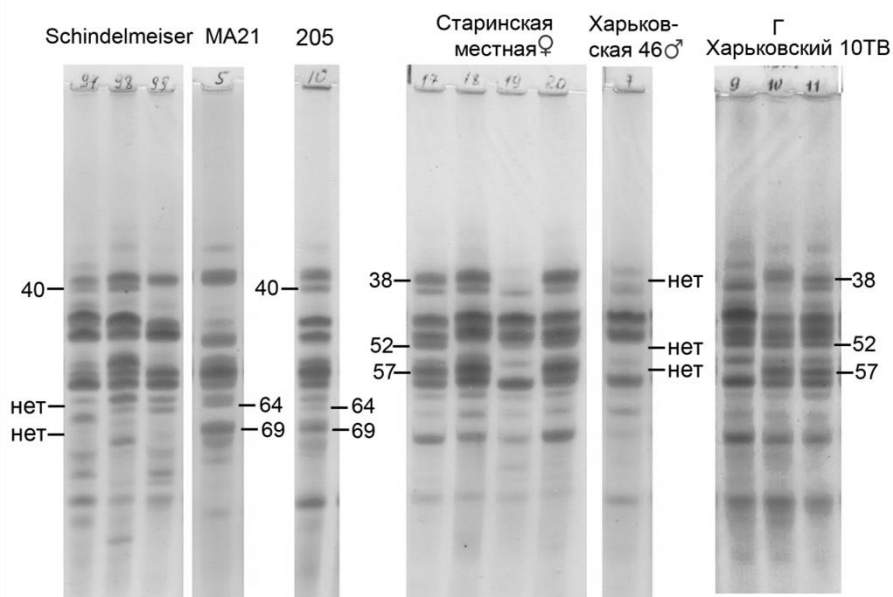


Рис. 2. Сопровождение зеиновыми маркерами процесса создания новой инбредной линии (205MB) и наследование маркерных компонентов в гибриде (Г) Харьковский 10ТВ (Старинская местная × Харьковская 46).

Исходя из состава спектров зеина, можно предположить, какие линии и сорта при скрещивании дадут высокогетерозисное гибридное потомство. Например, для получения сортолинейного гибрида Харьковский 10ТВ использовали сорт Старинская местная и линию Харьковская 46. В сорте Старинская местная присутствует 83% генотипов с маркерной комбинацией 52–66 (из них 81% с маркером 57), тогда как в спектрах линии этих компонентов нет. Таким образом, чем больше различий в спектрах скрещиваемых образцов по маркерным компонентам, тем большего гетерозисного эффекта можно ожидать от гибридной комбинации (рис. 2).

Известно, что в результате многократных самоопылений у линий снижаются устойчивость к болезням, составные компоненты урожайности, другие биологические и хозяйственные показатели. Такие линии можно улучшить. Примером может служить улучшение родительских линий выдающегося районированного гетерозисного гибрида В73 × Мо17. После восьмикратного самоопыления гибрида Мо17СВ × ХМ552 В. Г. Гаркушка вывел из него линию 552СВ, которая существенно отличается по маркерным компонентам от Мо17СВ. В ее электрофоретическом спектре обнаружен четкий маркерный компонент 64.

Улучшенную линию использовали при создании гибрида 673 × 552СВ. Линия 673 – это улучшенная версия линии В73. В спектре линии 673 выявлены интенсивные компоненты 63 и 66. Таким образом, в результате селекционной работы между двумя «улучшенными линиями» увеличились различия по составу маркерных белков. Гибридная мощность кукурузы увеличилась. Маркер 64 от отцовской линии позволяет точно определить процент гибридных семян (рис. 3).

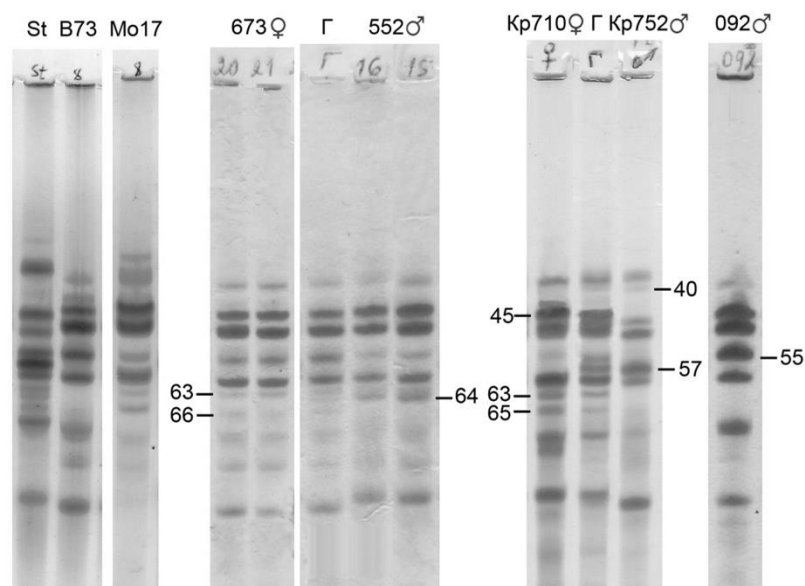


Рис. 3. Сопровождение зеиновыми маркерами процессов улучшения инбредных линий (673 и 552СВ) и выявление маркеров гибридности у простого (673 × 552СВ) и трехлинейного (Кр710 × Кр752) × 092 гибридов (Г).

КНИИСХ им. П. П. Лукьяненко предоставил для оценки трехлинейный гибрид (Кр710 × Кр752) × 092, где линия Кр710 по составу компонентов в спектре похожа на несколько измененную линию Мо17, а линия 092 – на линию В73. В простом гибриде Кр710 × Кр752 маркером гибридности служит комбинация компонентов 38–57, которая отсутствует в материнской линии Кр710. В трехлинейном гибриде маркером гибридности может служить интенсивный компонент 55 (рис. 3).

Другим примером улучшения линий на КОС ВИР является создание линии кукурузы 347зМ из простого гибрида Р346 × СГ10 (девять поколений самоопыления). По основным маркерным компонентам линия 347 оказалась ближе к линии СГ10. В ее спектре нет компо-

нента 57 и хорошо представлены компоненты 38 и 64. Линии кукурузы 347 и 205 использованы для получения трехлинейного гибрида Кубанский 247 (34×7432) × 205 МВ. Компонент 69 из спектра отцовской линии 205 – хороший маркер для установления процента гибридности партий семян (рис. 4).

У селекционеров существует мнение, что некоторые линии в «норме» в своем составе могут иметь два–три биотипа. Мы считаем, что уровень гомозиготности линий в большинстве

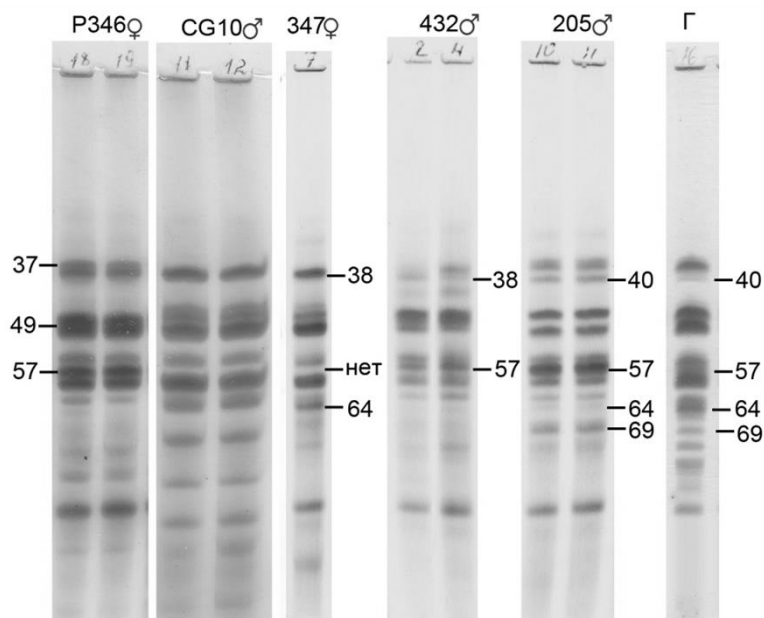


Рис. 4. Сопровождение белковыми спектрами процесса создания новых линий 347 и 205МВ (см. рис. 2) и наследование их маркерных компонентов в трехлинейном гибриде Кубанский 247МВ (347М × 432) × 205МВ (Г).

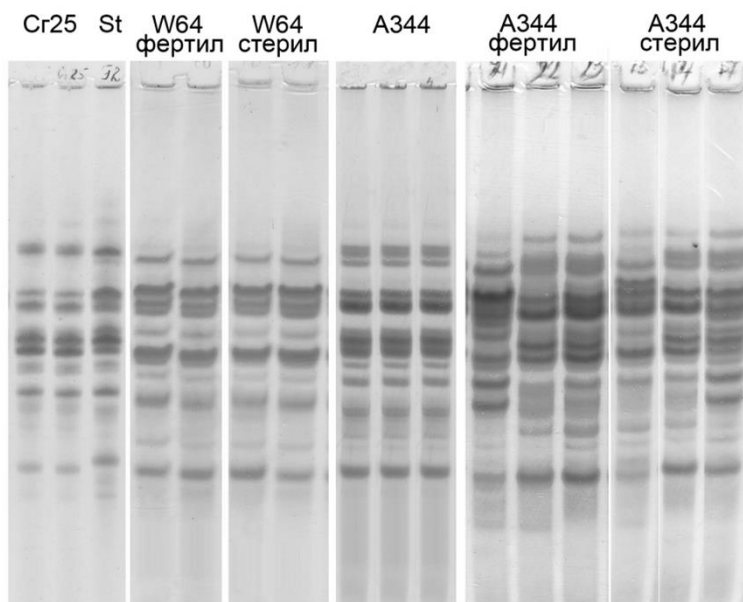


Рис. 5. Примеры контроля гомозиготности линий кукурузы по электрофоретическим спектрам зеина.

случаев зависит от стиля работы селекционеров, создающих линии. Нами проанализировано несколько идентичных инбредных линий, полученных из разных селекционных учреждений. Среди них идентифицированы линии, имеющие один тип спектра, например: Сг25 (колхоз

им. Фрунзе, 1984), W64 (КНИИСХ, 1984) и А344 (КОС ВИР, 1987). Наличие нескольких генотипов у одной и той же линии селекционеры часто связывают с переводом их «на стерильную основу». Мы сравнили спектры фертильной и стерильной формы линии W64 (КНИИСХ, 1984). Белковые формулы у обеих форм оказались одинаковыми и представленными только одним биотипом. Такой же опыт мы провели с линией А344, полученной из разных учреждений. Линия А344 репродукции КОС ВИР (1987) была однородна по спектрам зеина, а линия А344 репродукции КНИИСХ (1984), как фертильный, так и стерильный аналоги имели по несколько генотипов (рис. 5).

Гомозиготность линии можно контролировать методом электрофореза, который показывает селекционеру, что процесс создания той или иной линии завершен. Есть линии, которым требуется 4–5 поколений самоопыления, чтобы достичь гомозиготности, другим – до 9 и больше. Метод электрофореза позволяет более объективно судить о завершенности процесса, улучшая «качество» инбредных линий.

Мы проанализировали типы спектров линий, с использованием которых были получены многие районированные гибриды. Линия А344 (с компонентом 66 в спектре) подвита зубовидной кукурузы с высокой комбинационной способностью была использована в качестве материнской формы при создании многих отечественных простых, трехлинейных и двойных межлинейных гибридов, например, А344 × Т22, А344 × Т23 (Кубанский 275М) и А344 × Т135 и др. В этих гибридах отцовскими формами служили линии кремнистой кукурузы из Болгарии. В линиях Т22 и Т23 обнаружены маркеры 45 и 46, а в линии Т135 – 63 и 65 при отсутствии компонента 66 (рис. 6).

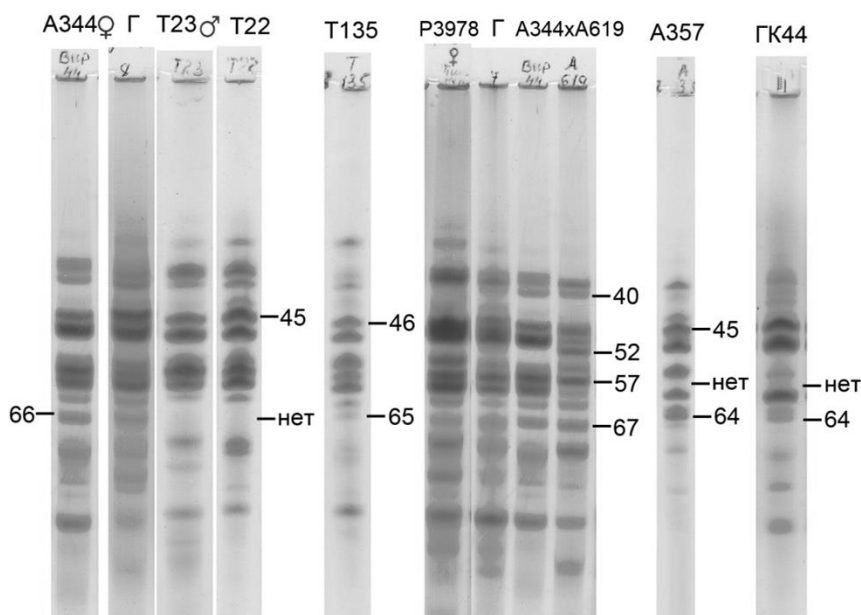


Рис. 6. Наследование маркерных компонентов зеина в простом гибриде Кубанский 275М (А344 × Т23) и двойном межлинейном гибриде Днепровский 505МВ Р3978 × (А344 × А619) при скрещивании материнской линии А344 с отцовскими линиями различных подвидов.

Существует мнение, что для достижения эффекта гетерозиса скрещивание двух линий подвита зубовидной кукурузы не целесообразно. Наиболее продуктивные гибриды получаются, как правило, при скрещивании зубовидных и кремнистых форм. Однако линию А344 (материнская форма) успешно скрещивали с другими линиями зубовидной кукурузы: А619, W153R, ГК44, А357 и А334. Если родительские линии создаются на основе разных сортов зубовидной кукурузы и существенно отличаются друг от друга по наличию маркерных компонентов в спектрах, то в результате получаются гибриды с высоким гетерозисным эффектом. Так, вышеперечисленные отцовские линии имеют специфичные маркерные комбинации, которые не встречаются в спектрах материнской линии: А619 – 52–67 (маркерные компоненты гибридности 52 и 67); W153R – 63 и 64 (маркер – 64). Линии ГК44 и А357 также

имеют комбинацию 63–64–66 (но без маркерной комбинации 38–57). Отсутствие компонента не может служить показателем гибридности, но вносит отличие в спектры отцовских линий от материнского растения, что важно для проявления эффекта гетерозиса. Простые гибриды могут быть использованы для получения трехлинейных (A344 × T135) × A619, (A344 × W153R) × МК159 и двойных межлинейных гибридов: Пионер 3978 × (A344 × T22), Пионер 3978 × (A344 × A619) и (A344 × A357) × (Од301 × WF9) (рис. 6).

При создании высокогетерозисных гибридов кукурузы целесообразно использовать отцовские и материнские линии, имеющие в своих спектрах разные маркерные компоненты. Примером может служить гибрид Днепровский 505МВ (Р346 × Р502) × А619, где линия А619 имеет специфичную маркерную комбинацию 52–67 и компонент 40, которые отсутствуют в спектре зеина материнской формы гибрида (рис. 6). Она с успехом может быть заменена линиями из этой же группы В55 или Oh43. Вместо линии А619 можно использовать линии зубовидной кукурузы с другими маркерами либо контрастные линии кремнистой кукурузы (например, Т 22). Отцовской формой может быть также простой гибрид, но он должен иметь в своем составе хотя бы одну линию, отличающуюся по спектрам от материнских форм.

Известно много районированных гибридов селекции КНИИСХ им. П. П. Лукьяненко, в которые вошла линия зубовидной кукурузы W64 с высокой комбинационной способностью. Она использовалась в качестве родительской формы в простых (W64 × Сг25, W64 × WF9 и W64 × В55), трехлинейных и двойных межлинейных гибридах. Все линии этих гибридов относятся к подвиду зубовидной кукурузы и различаются по маркерным компонентам. Так, в спектре линии W64 нет маркерной комбинации 38–57, но имеются компоненты 45, 46 и 65. В то же время все отцовские линии в указанных гибридах имеют маркерную комбинацию 38–57 и у каждой из них есть дополнительные маркеры: для Сг25 – 37 и 64–69, для WF9 – 49 и 66, для В55 – 40, 47 и 52–67 (рис. 7).

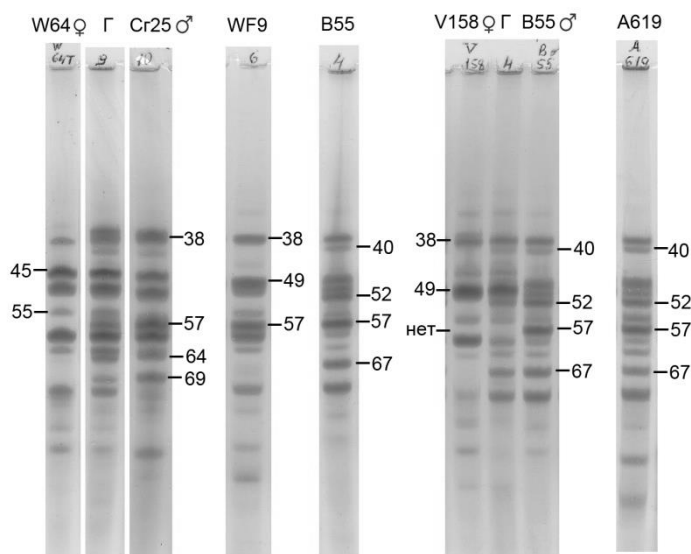


Рис. 7. Наследование маркерных компонентов зеина в простых позднеспелых высокогетерозисных гибридах (Г) Краснодарский 303ТВ (W64 × Сг25), Краснодарский 602ТВ (V158 × B55), Кубанский 422ТВ (A619 × V158ТВ) и в трехлинейном гибриде Краснодарский 362АТВ (W64 × F9) × V158.

В трехлинейных гибридах в качестве отцовской формы используют линию зубовидной кукурузы V158. Она не имеет маркерного компонента 57 (но присутствует компонент 38). Ее спектр не богат маркерами для определения гибридности, но отсутствие компонента 57 увеличивает разницу белковых спектров родительских форм. Большое число маркерных компонентов (52–67 и 57) для определения степени гибридности обнаружено у линии В55 в гибриде Краснодарский 602ТВ (V158 × В55). Вместо линии В55 можно использовать линию А619 (например, в гибриде Кубанский 422ТВ (А619 × V158ТВ), либо другую линию, имеющую

аналогичные маркеры. Более удачным был трехлинейный гибрид (W64 × WF9) × Сг25, в котором вместо линии V158 использована линия Сг25, имеющая маркеры 37 и 64–69 (рис. 7).

В гибридной селекции часто весьма продуктивными получаются гибридные комбинации с участием только линий подвида кремнистой кукурузы. Это известный простой ранне-спелый гибрид Дружба (F7 × F2) и некоторые другие (рис. 8).

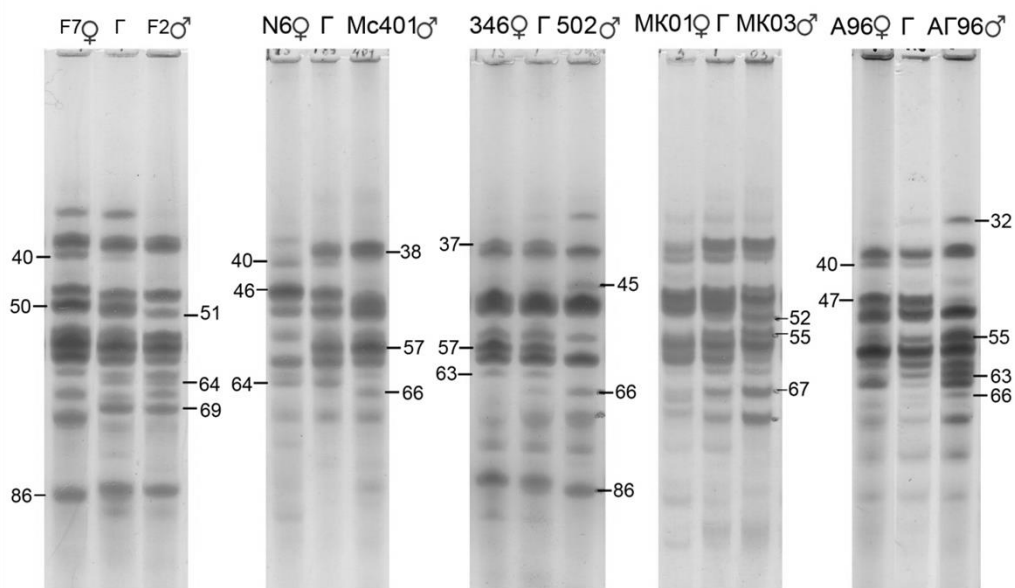


Рис. 8. Наследование компонентов зеина исходных родительских линий в простых гибридах (Г) первого поколения Дружба (F7 × F2), Чуйский 466 (N6 × Mc401), Пионер 3978 (P346 × P502), Молдавский (MK01 × MK03) и A96 × AG96.

Весьма продуктивными оказываются гибриды, полученные от скрещивания линий с маркером 57 и без него. Эффект гетерозиса выше, когда в спектрах родительских линий есть дополнительные различия по маркерам из зон с другой подвижностью компонентов. Например, в гибриде Чуйский 466 (N 6 × Mc 401), линия Mc 401 имеет маркеры 57 и 66, которых нет в линии N 6. Кроме того, линия N 6 имеет компоненты 40, 45, 46 и 64, которых нет в спектре отцовской линии Mc 401 (рис. 8).

В другом гибриде – Краснодарский 201 (B 40 × C 103), родительские линии также имеют белковые спектры с различным составом маркерных компонентов. В спектре отцовской линии C 103 выявлены компоненты 57 и 66, которых нет в спектрах материнской линии B 40, а в спектре материнской линии присутствуют компоненты 45 и 65, отсутствующие в спектре отцовской линии. На рисунке 8 даны еще несколько примеров наследования компонентов зеина в гибридах первого поколения.

В ходе работы по созданию новых гибридов с высоким эффектом гетерозиса селекционеры постоянно улучшают старые и создают новые инбредные линии. Поскольку полиморфизм зеина (как и других запасных белков семян и изоферментов), выявляемый электрофорезом и изоэлектрическим фокусированием, носит адаптивный характер (Конарев, 2002; Perezde la Vega, 1997) генетические изменения в линиях (сортах, генотипах) сопровождаются соответствующими изменениями в спектрах белка. Это подтверждается также более чем 30-ти летним опытом работы ВИР (Конарев, 2001, 2006), данными других исследователей (Perezde la Vega, 1997).

Заключение

Таким образом, метод электрофореза зеина позволяет идентифицировать и регистрировать существующие и вновь создаваемые инбредные линии и сорта кукурузы, осуществлять контроль за гомозиготностью линий в процессе создания таковых и степенью гибридности.

Наши многолетние исследования показали: сфера применения данного метода – гораздо шире. Сопровождение селекции с использованием белковых (зеиновых) маркеров (marker assisted

selection) – один из важных аспектов их применения. Это и формирование желаемого генотипического состава с использованием молекулярных маркеров (Сидорова и др., 2010), и подбор исходных родительских форм при гибридизации. В настоящей публикации мы стремились как можно более наглядно продемонстрировать возможности использования белковых маркеров в повышении эффективности гетерозисной селекции. Данные по составу спектров зеина, приведенные в наших предыдущих публикациях и, особенно в этой работе, будут способствовать целенаправленному созданию и оптимальному подбору исходных родительских форм (сортов, линий, простых гибридов и т.д.) для достижения высокого эффекта гетерозиса.

Список литературы

- Азарин К. В. Оценка комбинационной способности линий подсолнечника и подбор SSR-маркеров, ассоциированных с эффектом гетерозиса // Тезисы VI международной конференции молодых ученых и специалистов. Краснодар: ВНИИМК, 2011. С. 12-14.
- Конарев А. В. Адаптивный характер молекулярного полиморфизма и его использование в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции // Аграрная Россия. 2002. № 3. С. 3-13.
- Конарев А. В. Использование молекулярных маркеров в решении проблем генетических ресурсов растений и селекции // Аграрная Россия. 2006. № 6. С. 4-22.
- Конарев В. Г., Сидорова В. В., Тимофеева Г. И. Электрофорез зеина как метод идентификации, регистрации и анализа сортов, линий и гибридов кукурузы // С.-х. биология. 1990. № 3. С. 167-177.
- Конарев В. Г., Гаврилюк И. П., Губарева Н. К. и др. Идентификация, анализ и регистрация сортов, линий и гибридов кукурузы электрофорезом и изоэлектрофокусированием зеина // Идентификация сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян. СПб.: ВИР, 2000. С. 73-89.
- Конарев В. Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений // СПб: ВИР, 2001. 417 с.
- Кудрявцев А. М. Маркер опосредованная селекция растений // Молекулярная и прикладная генетика. Минск. 2009. Т. 9. С. 28-31.
- Орловская О. А., Корень Л. В., Хотылева Л. В. Оценка генетического полиморфизма образцов яровой тритикале (*× Triticosecale Wittmack*) посредством RAPD- и ISSR-маркеров // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012. Т. 16. № 1. С. 279-275.
- Сидорова В. В., Тимофеева Г. И., Конарев В. Г. Идентификация и регистрация сортов, линий и гибридов кукурузы методами электрофореза зеина // Труды по прикл. бот., ген. и сел. 1987. Т. 114. С. 61-75.
- Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Тимофеева Г. И. Анализ и регистрация линий, сортов и гибридов кукурузы по зеину методом электрофореза // Методические указания и каталог белковых формул // Под ред. В. Г. Конарева. СПб: ВИР, 1998. 50 с.
- Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Конарев А. В., Янковский Н. К. Характеристика местных сортов и новых линий лопающейся кукурузы по спектрам зеина // Аграрная Россия. 2010. № 3. С. 6-10.
- Югенхеймер Р. У. Кукуруза. Улучшение сортов, производство семян, использование // М.: Колос, 1979. 103 с.
- Шмараев Г. Е. Происхождение самоопыленных линий кукурузы, широко используемых в США // Труды по прикл. бот., ген. и сел. 1974. Т. 53. С. 82-105.
- Bernardo Rex. Prediction of Maize Single-Cross Performance Using RFLPs and Information from Related Hybrids // Crop Sci. 1994. V. 34. № 1. P. 20-25.
- Konarev A. V., Khomutnikova L. A., Malinovski B. N. The use of electrophoresis of storage proteins in breeding sorghum for heterosis and in marking biotypes of value for breeding // Extended synopsis FAO IEAE Int. Symp.: The Use of induced Mutations and Molec. Techniques for Crop Improvement. Austria. Vienna. 1995. P. 201.
- Liu Kejun, Goodman M., Muse S., Smith J. S. C., Buckler Ed. and Doebley J. Genetic structure and diversity among inbred lines as inferred from DNA microsatellites // Genetics. 2003. V. 165. P. 2117-2128.
- Nagy E., Szoke Cs., Spitko T., Marton L. Cs. Изучение родства между разными видами кукурузы с помощью генетических маркеров // В кн.: Селекция. Семеноводство. Технология возделывания кукурузы. Материалы научно-практической конференции, посвященной 20-летию ГНУ ВНИИ кукурузы. Пятигорск. 2009. С. 88-91.
- Perez de la Vega M. Plant genetic adaptedness to climatic and edaphic environment. Adaptation in plant Breeding // Ed. P.M.A. Tigerstedt. 1997. P. 27-38.
- Pejic I., Ajmone-Marsan P., Morgante M., Kozumplik V., Castiglioni P., Taramino G., Motto M. Comparative analysis of genetic similarity among maize inbred lines detected by RLFPs, RAPDs, SSRs, and AFLPs // Theor. Appl. Genet. 1998. V. 97. P. 1248-1255.
- Ullstrup A. J. The impacts of the southern corn leaf blight epidemics of 1970-1971 // Annu. Rev. Phytopathol. 1972. V. 10. P. 37.

**ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭЛЕКТРОФОРЕЗА БЕЛКОВ ЗЕРНА
ДЛЯ КОНТРОЛЯ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ЦЕЛОСТНОСТИ,
УТОЧНЕНИЯ ПАСПОРТНЫХ ДАННЫХ И ВЫЯВЛЕНИЯ ДУБЛЕТОВ
В КОЛЛЕКЦИИ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ**

Н.К. Губарева, Н.М. Мартыненко, Е.В. Зуев, А.Н. Брыкова

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: e.zuev@vir.nw.ru

Резюме

Методом электрофореза запасных белков зерна – глиадина изучено 190 сортообразцов яровой мягкой пшеницы. Полученные результаты свидетельствуют о перспективности использования этого метода для выявления дублетов, контроля за генетической целостностью и подлинностью при репродуцировании сортов яровой мягкой пшеницы.

Ключевые слова: яровая мягкая пшеница, электрофоретические спектры глиадина, генетическая целостность, дублеты

**PROSPECTS OF GRAIN PROTEIN ELECTROPHORESIS FOR THE CONTROL
OF GENETIC INTEGRITY, UPDATING PASSPORT DATA AND FINDING DOUBLETS
FOR THE SPRING BREAD WHEAT COLLECTION**

N.K. Gubareva, N.M. Martynenko, E.V. Zuev, A.N. Brykova

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: e.zuev@vir.nw.ru

Summary

190 accessions of spring bread wheat were studied by electrophoresis of grain storage proteins (gliadin). These results demonstrate the promise of using this method for the detection of doublets, monitoring genetic integrity and authenticity in reproducing varieties of springwheat.

Key words: spring bread wheat, electrophoretic spectra of gliadin, genetic integrity, the doublets

Введение

В коллекции генетических ресурсов Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова (ВИР) хранится 14422 образца яровой мягкой пшеницы основного каталога. Постоянно совершенствуются методы их рационального сохранения и использования. Как и любая другая, коллекция яровой мягкой пшеницы должна содержать максимум генетического разнообразия при минимальном наличии дублетного материала. В последние годы для контроля генетической целостности образцов, исключения дублетов и ошибок при репродуцировании наряду с методами, основанными на морфологических признаках, все шире привлекаются молекулярные (белковые и ДНК) маркеры (Конарев и др., 2004; Пюккенен и др., 2005; Перчук и др., 2009). В нашей работе в качестве маркеров использованы запасные белки пшеницы – глиадины, электрофоретические спектры которых являются надежными маркерами в идентификации сортов и биотипов пшеницы (Конарев, 1993; Конарев и др., 1998; Конарев и др., 2000).

Материал и метод исследования

В исследование было включено 190 образцов яровой мягкой пшеницы. С целью выявления дублетов было оценено 93 сорта и линии, включающих 39 пар и 7 групп по три образ-

ца с одинаковыми сортовыми названиями, но хранящиеся под разными каталожными номерами. Для оценки сохранения генетической стабильности при репродукции было проанализировано 23 пакетобразца, объединенных в 10 пар и группу из трех образцов. Также изучены 30 местных сортов из Казахстана и 44 из России, которые были разделены на группы с одинаковыми районами сбора и ботаническими разновидностями.

Электрофорез глиаина проводили в вертикальных пластинах 6,5% полиакриламидного геля в ацетатном буфере pH 3,1 по методике ВИР (Конарев и др., 1975), используемой в ISTA (ISTARules, 1986), UPOV и IPGRI. Глиаин выделяли из единичных зерновок. Случайная выборка составляла 20-30 зерновок. Идентификацию компонентов и запись спектров глиаина в виде формул проводили по эталонному спектру в соответствии с принятой номенклатурой. В тех случаях, когда компоненты представлены двумя или тремя субкомпонентами, для их обозначения используются нижние индексы при сохранении основной позиции компонента. Очень слабые по интенсивности компоненты обозначаются подчеркиванием компонента, очень интенсивные выделены жирным шрифтом, средние по интенсивности компоненты представлены обычным шрифтом (Конарев, 2000).

Позерновой анализ глиаина выявляет две категории сортов: мономорфные и полиморфные. Мономорфные имеют один тип спектра глиаина, полиморфные состоят из двух и более белковых биотипов. Электрофоретический спектр глиаина отдельной зерновки маркирует соответствующий ей биотип. Определяющими у полиморфных сортов обычно являются один-три биотипа, на которые приходится 80-90% сорта. Они в основном и служат главным критерием этих сортов (Конарев, 2001).

Результаты и обсуждение

Среди 39 пар образцов с одинаковыми или близкими сортовыми названиями, но разными каталожными номерами выявлено 11 пар с идентичными или очень близкими по компонентному составу спектрами глиаина. Среди них 7 пар (табл.) однородны и идентичны по спектрам глиаина: к-31235 и к-35754 (Heines Kolben, Германия); к-43218 и к-44691 (362 B1 E4, Кения); к-40161 и к-41920 (Marquis × Svalof II 69, Германия); к-49383 и к-52722 (Иртышанка 7, Омская обл.); к-45858 и к-47886 (Грекум 114, Московская обл.); к-38414 и к-41356 (Cadet, США); к-33980 и к-37344 (N 159, Болгария)². Идентичность по спектрам глиаина позволяет отнести такие пары образцов к дублетам.

В группы из трех сортов с одинаковыми сортовыми названиями входят образцы, два из которых идентичны по спектрам глиаина. Третий образец в группе отличается по одному или нескольким типам спектров глиаина. Так, образцы канадского сорта Huron под номерами каталога к-25871 и к-29443 однородны и идентичны, а для к-5936 выявлены три отличающихся типа спектров глиаина. Однородны и идентичны образцы к-58941 (Maya-Pavon, Замбия) и к-59201 (Pavon S, Мексика); образцы к-35284 (Florence, Италия) и к-34056 (Quality, Австралия). Но третьи, входящие в эти группы образцы к-54403 (Pavon F 76, Мексика) и к-3704 (Florence, Австралия), соответственно, имеют иные по составу типы спектров глиаина. В группах образцов такого типа идентичные по глиаину образцы могут рассматриваться как дублиеты, а отличающиеся образцы должны быть сохранены под отдельным каталожным номером.

Однородны и идентичны по спектру глиаина образцы к-5026 и к-29510 канадского сорта Marquis, близок к ним и образец к-29614, у которого выявлен еще один тип глиаинового спектра с иной α - зоной. Частота встречаемости не более 10%. Можно предположить, что все три образца идентичны, но в одном имеется механическая примесь.

Шесть пар одноименных образцов по типам спектра глиаина можно отнести к генетически близким. Это образцы к-45978 и к-45298 (Klein Aniversario, Аргентина), идентичные по основному типу спектра, второй тип спектра, выявленный у образца к-45298 отличался по

² У образцов N 159 выявлено по два идентичных по компонентному составу типов спектра глиаина.

составу α - и ω - зон; образцы к-33774 (Pilot, США) и к-34223 (Hope \times Ceres, США); образцы к-34705 и к-39356 (Мильтурум 553, Омская обл.) идентичные по двум основным типам спектра глиаина, но отличающиеся по составу третьих биотипов. Полиморфные по спектрам глиаина (выявлено до пяти–семи типов спектра), но идентичные только по двум–трем основным типам спектров пары образцов к-39984 и к-45145 (Nourin 29, Япония), к-15594 и к-27655 (Prelude, Канада) можно также отнести к генетически близким образцам. Из трех образцов к-40413, к-41921 (Heines Noe, Германия) и к-20349 (Noe, Франция) идентичны по основному типу спектра только два первых сорта, которые также можно отнести к генетически близким. Для генетически близких образцов необходимо провести дополнительные исследования, включив в анализ зерна пшеницы с типичных колосьев сортов, устранив тем самым возможность механического засорения.

Белковые формулы спектров глиаина яровой мягкой пшеницы

| Номер по каталогу ВИР, название образца | Формула глиаина | | | | Частота встрече- ваемо- сти, % |
|--|--|---|--|--|---|
| | α | β | γ | ω | |
| 31235, Heines Kolben | <u>246</u> ₂ 7 ₁ | <u>23</u> ₃ <u>4</u> ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₂ <u>3</u> <u>4</u> | <u>4</u> ₁ <u>5</u> ₁ <u>6</u> ₂ <u>6</u> ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₂ | 100 |
| 35754, Heines Kolben | » | » | » | » | « |
| 43218, 362 В1 Е4 | <u>56</u> ₁ <u>7</u> ₁ <u>7</u> ₂ | <u>23</u> ₂ <u>4</u> ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>5</u> | <u>4</u> ₁ <u>5</u> ₁ <u>6</u> ₁ <u>6</u> ₃ 7 ₂ 8 ₂ 9 ₂ | 100 |
| 44691, 362 В1 Е4 | » | » | » | » | « |
| 40161, Marquis \times Svalof II 69 | <u>56</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₃ <u>4</u> ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | 4 ₁ 4 ₂ 6 ₁ 7 ₁ 8 ₁ 8 ₂ 9 ₂ | 100 |
| 41920, Marquis \times Svalof II 69 | » | » | » | » | « |
| 49383, Иртышанка 7 | <u>57</u> ₁ | <u>2</u> ₁ <u>2</u> ₂ <u>3</u> ₃ 4 ₁ 5 ₂ | <u>2</u> ₂ <u>2</u> ₃ <u>3</u> <u>4</u> | <u>2</u> <u>3</u> <u>4</u> <u>2</u> <u>5</u> ₁ <u>6</u> ₂ <u>8</u> <u>9</u> ₂ | 100 |
| 52722, Иртышанка 7 | » | » | » | » | « |
| 45858, Грекум 114 | <u>56</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₂ 4 ₁ 4 ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | <u>3</u> <u>4</u> <u>2</u> <u>5</u> ₁ <u>6</u> ₃ 7 ₂ 8 ₂ 9 ₂ | 100 |
| 47886, Грекум 114 | » | » | » | » | « |
| 38414, Cadet | <u>246</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₂ <u>4</u> ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | 24 ₂ 6 ₂ 7 ₁ 8 ₁ 8 ₂ 9 ₂ | 100 |
| 41356, Cadet | » | » | » | » | « |
| 33980, No 159 | <u>56</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₁ 4 ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | 34 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 8 ₂ 9 ₂ | 92 |
| | <u>56</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₁ 4 ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | 34 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₂ | 10 |
| 37344, No 159 | <u>56</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₁ 4 ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | 34 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 8 ₂ 9 ₂ | 54 |
| | <u>56</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₁ 4 ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | 34 ₂ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₂ | 46 |
| 25871, Huron | <u>56</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₁ 4 ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>5</u> | 4 ₂ 4 ₃ 6 ₃ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₂ | 100 |
| 29443, Huron | » | » | » | » | « |
| 5936, Huron | <u>56</u> ₁ <u>7</u> ₁ <u>7</u> ₂ | <u>23</u> ₂ <u>4</u> ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> <u>5</u> | <u>2</u> <u>3</u> <u>4</u> <u>2</u> <u>6</u> ₃ 8 ₂ 9 ₂ | 40 |
| | <u>56</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₂ <u>4</u> ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₂ <u>3</u> <u>5</u> | <u>2</u> <u>4</u> <u>2</u> <u>5</u> ₂ <u>6</u> ₁ <u>6</u> ₃ 8 ₁ 8 ₂ 9 ₂ | 40 |
| | <u>57</u> ₁ 7 ₂ | <u>23</u> ₂ 4 ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>2</u> ₃ <u>3</u> <u>4</u> | <u>3</u> <u>6</u> ₂ 8 ₂ 9 ₂ | 20 |
| 58941, Maya-Pavon | <u>245</u> <u>6</u> ₂ 7 ₁ | <u>23</u> ₁ 4 ₂ 5 ₁ | <u>2</u> ₂ <u>2</u> ₃ <u>3</u> <u>4</u> | 34 ₂ 5 ₂ 6 ₁ 8 ₂ 9 ₂ 10 ₁ | 100 |
| 59201, Pavon S | » | » | » | » | 100 |
| 54403, Pavon F 76 | <u>56</u> ₁ <u>6</u> ₂ 7 ₁ 7 ₂ | <u>23</u> ₁ <u>4</u> ₂ <u>5</u> ₁ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>2</u> ₂ <u>3</u> <u>4</u> <u>5</u> | 4 ₁ 4 ₃ 6 ₂ 8 ₁ 8 ₂ 9 ₂ | 100 |
| 35284, Florence | <u>246</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₁ <u>3</u> ₂ <u>4</u> ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | <u>2</u> <u>3</u> <u>4</u> <u>2</u> <u>6</u> ₂ 7 ₁ 8 ₁ 8 ₂ 9 ₂ | 100 |
| 34056, Quality | » | » | » | » | 100 |
| 3704, Florence | <u>246</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₁ <u>3</u> ₂ <u>4</u> ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | <u>2</u> <u>3</u> <u>4</u> <u>2</u> <u>6</u> ₂ 7 ₁ 8 ₁ 9 ₁ 9 ₃ 10 ₂ | 100 |
| 5026, Marquis | <u>246</u> ₁ 7 ₁ | <u>23</u> ₁ 4 ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | <u>2</u> <u>3</u> <u>4</u> <u>2</u> <u>6</u> ₂ <u>6</u> ₃ 8 ₁ 8 ₂ 9 ₂ | 100 |
| 29510, Marquis | » | » | » | » | 100 |
| 29614, Marquis | » | » | » | » | 90 |
| | <u>56</u> ₇ 1 | <u>23</u> ₁ 4 ₂ 5 ₂ | <u>2</u> ₁ <u>3</u> <u>4</u> | <u>2</u> <u>3</u> <u>4</u> <u>2</u> <u>6</u> ₂ <u>6</u> ₃ 8 ₁ 8 ₂ 9 ₂ | 10 |

Остальные проанализированные пары образцов с одинаковыми сортовыми названиями имели различные по компонентному составу типы спектров глиаина, что свидетельствует о необходимости их хранения под разными каталожными номерами. К ним относятся образцы: к-34706 и к-39357 (Альбидум 3700, Омская обл.); к-8103 и к-25867 (Ruby, Канада); кенийские линии к-43220 (358 AA 5B) и к-45215 (358 AA); к-18340 и к-20624 (Candel, Испания); к-34223 и к-34774 (Hope x Ceres, США); к-22121 и к-39604 (Kinney, США); к-8097 и к-29609 (Reward, Канада); к-23548 и к-26409 (KenyaGovernor, Кения); к-45717 и к-57023 (Presivka XV/1, Чехия); образцы из Кении к-43215 (1066/1) и к-44686 (Cobbs 1066/1); египетские сорта к-46125 (Hindi Tosson) и к-46134 (Tosson), сорт Florence к-3704 (Австралия) и к-35284 (Италия); к-5926 и к-22084 (Canadian Red, Канада); к-54883 и к-54886 (Isogenicline: ISr9a-Sa, США); к-45182 и к-49440 (Pewter, Канада). Для этой группы образцов необходимо провести дополнительную работу по уточнению подлинности образцов.

По спектрам глиаина оценена степень генетической стабильности при репродуцировании. Выявлены образцы, у которых текущая репродукция по спектрам глиаина полностью соответствовала оригиналу или первой репродукции. Однородны и идентичны по глиаиновым спектрам были образцы Лютесценс 1597, к 823 (к-58452, Новосибирская обл.) и Vakhna Blanco (к-31523, Аргентина). У сорта Strubes Roter Schlanstedter (к-31242, Германия) репродуцированный образец по спектру глиаина идентичен оригиналу (и-198564). Идентичны по двум типам спектра глиаина оригинал и две репродукции образца к-42052 из Китая. У линий Лютесценс 53 Н 54/168-8 (к-58210, Краснодарский край), RL 1527 (к-41338, Канада) ранние репродукции по спектрам глиаина однородны, более поздние полиморфны, но их основные типы спектра идентичны спектрам ранних репродукций. Появление в поздних репродукциях новых биотипов можно идентифицировать как примесь. Отличаются по спектрам глиаина от оригинала и ранней репродукции образцы более поздней репродукции у сортов Rumkers Dickkopf (к-31238, Германия), СВР 79 (к-48466, Чили) и Новинка (к-21971, Ленинградская обл.). У полиморфной линии Hope x Thatcher(3) (к-41340, США) при репродуцировании почти полностью изменился биотипный состав. Для последних четырех образцов необходимо сделать запросы в Кубанский генный банк ВИР или зарубежные генбанки для восстановления их подлинности.

С целью выявления дублетного материала были изучены 74 местных сорта из Казахстана и России. Среди 30 образцов из Северо-Казахстанской области 14 были однородны и идентичны по спектру глиаина, белковая формула которого $\alpha_5\beta_1\gamma_1\beta_2\beta_3\beta_4\beta_5\gamma_2\gamma_3\beta_5\omega_3\beta_1\beta_3\beta_8\beta_1\beta_2\beta_9$. Это образцы кк-36729, 36731, 36733, 36737, 36744 (var. *ferrugineum*); кк-36730, 36736, 36738, 36743 (var. *caesium*, *ferrugineum*); кк-36777, 36778, 36779, 36784, 36792 (var. *caesium*). Несмотря на то, что первоначально данные образцы были описаны под разными, но близкими ботаническими разновидностями³, в полевых исследованиях мы наблюдали сходство по окраске колоса. В результате наших исследований с использованием белковых маркеров это полностью подтвердилось. Данные образцы принадлежат к одной ботанической разновидности, которая является переходной формой от *ferrugineum* к *caesium*. Видимо, в 30-е годы прошлого века в коллекцию ВИР были включены сборы самого распространенного местного сорта, собранного в пределах одного района, но в разных пунктах.

Генетически близки к этим образцам образцы кк-36753, 36754, 36774, 36783, 36796, у которых 70-90% зерна имели такой же тип спектра. Другие выявленные у этих образцов типы глиаинового спектра отличались от основного небольшими изменениями в составе α -, β - или γ - зон. Возможно, их появление является результатом переопыления.

К дублетам можно отнести два образца к-34366 и к-34365 (var. *erythrospermum*), белковая формула которых: $\alpha_5\beta_1\beta_2\beta_3\beta_4\beta_5\gamma_2\beta_1\beta_4\omega_3\beta_2\beta_6\beta_7\beta_8\beta_9$.

Девять образцов различных разновидностей имеют специфичные для каждого образца типы спектров глиаина (кк-34278, 34386, 34318, 34338, 34351, 34398, 34452, 34552, 35674).

³var. *caesium* и var. *ferrugineum* различаются только окраской колосковой чешуи: у первой формы – серо-дымчатая на красном фоне, у второй - красная

Анализ 44 российских местных сортов (17 образцов из Татарстана, 6 – из Чувашии, 7 – из Кировской, 2 – из Пермской, 12 – из Свердловской областей) показал, что они обладают большим разнообразием типов спектра глиаина. Выявлено 57 типов спектров глиаина. Из проанализированных образцов только 13 мономорфны, остальные полиморфны – имеют два и более типов спектра глиаина с различной частотой встречаемости. Сравнительный анализ показал, что к дублетам можно отнести мономорфные образцы разновидности *lutescens*: к-36586, к-36615 (Татарстан) и к-30713 (Свердловская обл.). Близки между собой образцы к-35882 и к-36506 из Чувашии. К ним генетически близки образцы к-36583 из Татарстана и к-32681 из Свердловской области той же разновидности.

К дублетам относятся полиморфные (два типа спектра) образцы к-36311 из Кировской области и к-36496 из Татарстана. Среди полиморфных образцов по типам спектра глиаина основных биотипов (частота встречаемости 60-90%) можно выделить генетически близкие пары. Это образцы к-36494, к-36569, к-36565 из Татарстана и к-36529 (Кировская область); к-36566 (Татарстан) и к-32669 (Свердловская область); к-36496 и к-36495 из Татарстана; к-30739 (Чувашия) и к-30708 (Свердловская область).

Выяснение причин появления дублетов среди местных сортов, собранных в различных областях России, требует дополнительных исследований. Для этого необходимо проанализировать районированные сорта яровой мягкой пшеницы, находившиеся в производстве на момент сбора вышеописанных образцов. Возможно, в коллекцию ВИР были включены сборы старых районированных сортов, которые занимали большие площади и высевались в различных регионах бывшего СССР.

Выводы

Результаты данной работы свидетельствуют о перспективности использования электрофореза белков зерна – глиаина для выявления дублетов, контроля за генетической целостностью и подлинностью при репродуцировании сортообразцов яровой мягкой пшеницы.

Список литературы

- Идентификация* сортов и регистрация генофонда культурных растений по белкам семян / Под ред. В. Г. Конарева. СПб: ВИР, 2000. 320 с.
- Конарев А. В. Использование молекулярных маркеров в работе с генетическими ресурсами растений // Сельхоз. биол. 1998. № 5. С. 3-25.
- Конарев А. В., Губарева Н. К., Корнюхин Д. Л., Бернер А. Анализ генетической стабильности образцов коллекции мягкой пшеницы в процессе многолетнего поддержания путем многократных репродукций // Аграрная Россия. 2004. №6. С. 30-33.
- Конарев В. Г. Морфогенез и молекулярно-биологический анализ растений. СПб: ВИР, 2001. 417 с.
- Конарев В. Г., Гаврилюк И. П., Губарева Н. К. Способ сортовой идентификации зерна и муки. Авт. Свид. №507271. Заявка 1 сентября 1972 г.; опубл. 11 ноября 1975. Бюл. №11. 1975.
- Конарев В. Г., Конарев А. В., Губарева Н. К., Пенева Т. И. Белки семян как маркеры в решении проблем генетических ресурсов растений, селекции и семеноводства // Цитол. и генет. 2000. Т.34. № 2. С. 91-104.
- Молекулярно-биологические аспекты* прикладной ботаники, генетики и селекции. Теоретические основы селекции / Под ред. В. Г. Конарева. М.: Колос, 1993. Т. 1. 447 с.
- Перчук И. Н., Лоскутов И. Г., Блинова Е. В. Выявление дублетных образцов в коллекциях овса с использованием электрофореза авенина // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 165. С. 182-185.
- Пюккенен В. П., Губарева Н. К., Митрофанова О. П. Поиск возможных дублетов среди мягкой пшеницы из Китая // Аграрная Россия. 2005. №2. С. 31-35.
- ISTA Rules. 1986. 354 pp.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЛИНЕЙНОЙ РЕГРЕССИИ ДЛЯ ОЦЕНКИ AL-ТОЛЕРАНТНОСТИ В РОДЕ *MELILOTUS* MILL.

О. В. Дук, И. А. Косарева, Л. Л. Малышев

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: o.douk@vir.nw.ru

Резюме

В статье обсуждены результаты применения регрессионного анализа для оценки устойчивости образцов донника к алюминию.

Ключевые слова: донник, алюмоустойчивость, регрессионный анализ.

THE APPLICATION OF LINEAR REGRESSION FOR ESTIMATION OF AL-TOLERANCE IN GENUS *MELILOTUS* MILL.

O.V. Duk, I.A. Kosareva, L.L. Malyshev

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: o.douk@vir.nw.ru

Summary

The results of application of regression analysis for estimation of tolerance of sweet clover collection are discussed in the paper.

Key words: sweet clover, al-tolerance, regression analysis.

Донник (*Melilotus* Mill.) перспективен как кормовая, фитомелиоративная, медоносная и лекарственная культура, в последнее время все большее внимание уделяется ей как сидерату. Данная культура, как и другие бобовые, чувствительна к повышенной почвенной кислотности, особенно на начальных этапах онтогенеза. В этих условиях угнетается деятельность клубеньковых бактерий, ответственных за фиксацию атмосферного азота. Растения, выросшие на кислой почве, из-за низкой обеспеченности элементами минерального питания, нарушения углеводного и белкового обмена чаще «выпадают» в период перезимовки, более восприимчивы к болезням (Авдонин, 1960; Кулаковская, 1978). В связи с этим актуален поиск форм растений, толерантных к токсикантам кислых почв.

Имеющаяся в генбанке ВИР коллекция образцов рода *Melilotus* Mill. отражает мировое разнообразие данной культуры и вполне репрезентативна для сравнительной оценки видов на адаптивность к неблагоприятным эдафическим факторам.

В экспресс-методах оценки устойчивости в качестве его показателей обычно используют индексы, равные отношению соответствующих параметров растений контрольного и опытных вариантов (Климашевский, 1988). К сожалению, эти индексы не позволяют оценить их значимость и не отражают общей тенденции поведения генотипов в различных условиях среды. В то же время для полевых исследований разработан целый ряд моделей, позволяющих статистически оценить параметры биологической и агрономической стабильности (Becker, 1981; Becker, Leon, 1988; Eberhart, Russell, 1966).

Целью данной работы явилась оценка коллекции донника на устойчивость к избытку подвижного алюминия и выделение толерантных образцов на основе анализа регрессии морфологических признаков проростка в контрольных и стрессорных условиях.

Материал и методика исследований

В ходе исследований изучено 147 образцов, относящихся к восьми видам рода *Melilotus* (*M. albus*, *M. altissimus*, *M. dentatus*, *M. hirsutus*, *M. indicus*, *M. officinalis*, *M. suaveolens*, *M. sulcatus*). Образцы гибридогенного происхождения и неясного систематического положения включены в анализ как *Melilotus* ssp.

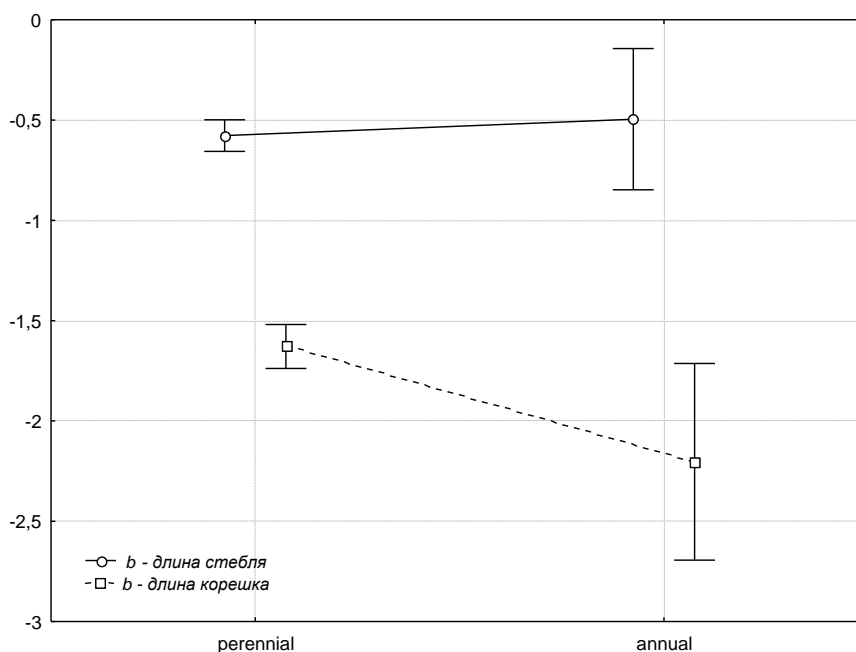
Растения выращивали в контролируемых условиях среды, в культуре питательного раствора, содержащего $5 \cdot 10^{-4}$ М $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ и $1 \cdot 10^{-3}$ М KCl (Алексеева-Попова). Измерения проводили по 10 растениям в каждом варианте опыта, организованного по схеме:

- 1) контроль (питательный раствор с pH 6,5);
- 2) стрессорный фон 1 (питательный раствор с pH 4,5 +1Al);
- 3) стрессорный фон 2 (питательный раствор с pH 4,5 + 2Al).

Стрессорные фоны создавали добавлением в питательный раствор хлорида алюминия в одинарной и двойной дозировке. Учитывали длину ростка и корня после 4-суточного роста проростков в контрольных и стрессорных условиях. Для каждого из образцов были построены уравнения линейной регрессии, и коэффициент b использовался как показатель устойчивости образца ($b < 0$ – образец неустойчив, $b \geq 0$ – образец устойчив к подвижному алюминию). Расчеты производились в системах статистических программ Statistica 6.0 и Systat 10.2.

Результаты и обсуждение

Коэффициент регрессии b , рассчитанный для каждого из образцов, варьировал в пределах $-2,696$ – $+0,754$ по признаку длина стебля проростка и $-3,455$... $-0,100$ по длине корешка. Изменчивость показателя невысока ($CV = 0,3\%$ и $CV = 0,5\%$ для длины стебля и длины корешка соответственно). Корреляция между коэффициентами слабая, но значимая ($r = 0,33$, $p = 0,05$). У однолетних и многолетних форм величина коэффициента регрессии по длине корешка имеет значимое различие, по длине проростка различия между формами недостоверны (см.рис.).



Величина коэффициента регрессии b у многолетних и однолетних форм.

Высокими показателями устойчивости, вычисленными как по длине стебля, так и по длине корешка, отличались шесть образцов (см. табл.).

Образцы донника, выделившиеся по величине коэффициента регрессии параметр-среда

| № по каталогу ВИР | Вид | Название | Происхождение | b_{ls} | b_{lr} |
|-------------------|-------------------------------|--------------|-------------------|----------|----------|
| 32834 | <i>Melilotus officinalis</i> | RCN-58 | Канада | 0,004 | -0,100 |
| 33609 | » | RCN-2 | » | 0,107 | -0,600 |
| 40839 | <i>Melilotus suaveolentis</i> | дикорастущий | Республика Якутия | 0,025 | -0,397 |
| 42276 | » | » | » | 0,486 | -0,581 |
| 43578 | » | » | Читинская обл. | 0,034 | -0,723 |
| 44680 | <i>Melilotus sp</i> | » | Тюменская обл. | 0,754 | -0,163 |

Следует отметить высокую устойчивость образцов донника душистого и образцов канадской селекции. Выделившиеся образцы происходят из регионов, характеризующихся высоким содержанием ионов-токсикантов кислых почв.

Выводы

1. Полученные результаты доказывают достаточно высокую разрешающую способность коэффициента регрессии признаков проростка на условия среды в качестве показателя устойчивости и в целом совпадают с данными традиционного анализа.

2. При сопоставлении результатов проведенного лабораторного скрининга установлено, что для оценки образцов донника на алюмотолерантность более информативным диагностическим критерием является коэффициент регрессии по длине корешка, но для однолетних форм следует использовать оба критерия.

Список литературы

- Авдонин Н. С. Повышение плодородия кислых почв. М. 1960. 240 с.
- Климашевский Э. Л. Кислотоустойчивость растений // Диагностика устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Л.: ВИР, 1988. С. 97-100.
- Кулаковская Т. Н. Почвенно-агрохимические основы получения высоких урожаев. Минск: Ураджай, 1978. 272 с.
- Becker H. C., Leon J. Stability analysis in plant breeding // Plant Breeding. 1988. V.101. N 1. P. 1-23.
- Becker H. C. Correlation among statistical measures of phenotypic stability // Euphytica, 1981. V.30. N 3. P. 835-840.
- Eberhart S. A., Russell W. A. Stability parameters for comparing varieties // Crop Science, 1966, V.6, N 1, P. 36-40.

ДИКИЕ РОДИЧИ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ВО ФЛОРЕ ПРИРОДНОГО ПАРКА «ЛЕНСКИЕ СТОЛБЫ»

Н.С. Данилова, Т.С. Коробкова

Ботанический сад Института биологических проблем криолитозоны СО РАН, Якутск, Россия,
e-mail: dan51@mail.ru; korobkova_t@list.ru

Резюме

Изложены результаты изучения диких родичей культурных растений (ДРКР) в Якутии на территории Природного парка (ПП) «Ленские Столбы». Составлен список ДРКР, указана фитоценологическая приуроченность; проведены экологический, хорологический, биоморфологический анализы. Более подробно рассмотрены виды смородины, их участие в лесных сообществах ПП. Изучена изменчивость их биоморфологических признаков, компонентов продуктивности.

Ключевые слова: Дикие родичи культурных растений (ДРКР), Природный парк (ПП) «Ленские Столбы», разнообразие, *Ribes pauciflorum*, *R. glabellum*, изменчивость признаков, интродукция.

CROP WILD RELATIVES IN THE FLORA OF “LENA PILLARS” NATURAL PARK

N.S. Danilova, T.S. Korobkova

The Botanical Gardens of Institute for biological problems of cryolithozone SD RAS,
Russia, Yakutsk e-mail: dan51@mail.ru; korobkova_t@list.ru

Summary

The results of the crop wild relatives (CWR) investigations in the “Lena Pillars” Natural Park (NP) are stated. List of CWR is compiled, phytocoenological, environmental chorological, biomorphological analyses have been conducted. Currants species, especially - their participation in forest associations, are considered more detailed. Variability of their biomorphological characters and components of productivity were studied.

Key words: CWR, NP“Lena Pillars”, diversity, *Ribes pauciflorum*, *R. glabellum*, variability of characters, introduction.

Введение

Экономическая устойчивость и независимость любой страны во многом определяется её природными ресурсами, значительную часть которых составляют растительные ресурсы. В последние десятилетия, в связи с ухудшением экологического состояния среды, катастрофически сокращается разнообразие растительного мира. На наших глазах исчезают многие популяции не только редких, но и обычных, вполне распространенных видов, обедняется исходный генетический материал – основа современной селекции.

В связи с этим в последние годы усилился интерес к особой группе растений – диким родичам культурных растений (ДРКР). Согласно Модельному закону «О сохранении генетических ресурсов культурных растений и их рациональном использовании», принятому на XXXIII пленарном заседании Межпарламентской Ассамблеи государств-участников СНГ (Постановление N 33-8 от 3 декабря 2009 года), дикие родичи культурных растений – «эволюционно-генетически близкие к культурным растениям виды естественной флоры, входящие в один род с культурными растениями, потенциально пригодные для введения в культуру или использования в процессе получения новых сортов».

В 1975 г. была проведена первая инвентаризация диких родичей культурных растений флоры СССР, когда В. В. Никитиным и О. Н. Бондаренко был предложен список, включающий 613 видов. Позже О. Н. Коровиной опубликован перечень растений, состоящий их 763 видов ДРКР (Природный генофонд..., 1986). Спустя два десятилетия был составлен аннотированный список ДРКР России, в который вошло 1680 видов, относящихся к 48 семействам и 170 родам (Смекалова, Чухина, 2005). Для каждого вида ДРКР в списке приводится общая характеристика: использование, степень редкости вида, а также степень родства с культурными растениями.

Международная практика по разработке стратегий сохранения ДРКР предусматривает, как правило, 2 пути – сохранение в природных местообитаниях (*in situ*) и в коллекциях (*ex situ*). Конвенция по биоразнообразию (2002) рекомендует отдавать предпочтение сохранению *in situ* как наиболее естественному и гармоничному. Такая возможность сохранения растений может быть реализована сетью особо охраняемых природных территорий (ООПТ), а наиболее приемлемым и целесообразным является сохранение ДРКР в пределах уже существующих ООПТ. В Центральной Якутии такой территорией является Природный парк (ПП) «Ленские Столбы».

Уникальный по своим характеристикам ПП «Ленские столбы» занимает, в основном, территорию в пределах Лено-Буотамского междуречья, в 180 км выше по течению г. Якутска. Площадь парка составляет 4850 км², вместе с буферной зоной – 13530 км².

Большая часть территории парка располагается в пределах пластово-денудационного низкого плато с абсолютными отметками водоразделов от 200 до 400 м. Плавный характер рельефа плато прерывается на участках обнажения коренных пород на бортах речных долин. Столбы и другие скальные обнажения, наблюдаемые в пределах ПП, образовались в результате постепенного врезания в средне- и нижнекембрийские отложения русла р. Лена. При этом обнаженные слои трещиноватых горных пород сильно подвергались процессам выветривания (Колосов, 2001). Долина р. Лены в районе парка хорошо разработана, террасирована.

На территории «Ленских столбов» распространены мерзлотно-таежные палевые щебенчатые суглинистые почвы, развитые на элювии кембрийских известняков, под пологом леса почти на всех элементах рельефа. Признак таких почв – солонцеватость или осолодение верхних горизонтов и карбонатность нижележащих. Реакция среды в верхней половине профиля – нейтральная или слабощелочная, нижележащая – щелочная (Еловская, 1987). Четко прослеживается зависимость пространственного распределения почв от условий рельефа и почвообразующих пород (Десяткин и др., 2001).

Долина р. Лены характеризуется своеобразными климатическими условиями. Здесь более продолжительный вегетационный период, чем в междуречьях (127 дней против 116), безморозный период (95 против 70). Сумма положительных температур за вегетационный период в долине составляет 1500, в то время как на междуречьях от 1160 до 1400, меньше осадков – 192 мм против 214 – 245 мм/год и т. д. (Шашко, 1961).

Район Ленских столбов входит в Алдано-Ленский округ Центрально-Якутской среднетаежной провинции подзоны среднетаежных лесов (Основные особенности..., 1987), где господствует равнинная лиственничная тайга с вкраплениями сосняков, аласов на водоразделах, лугов и степных участков в долине рек Лена и Буотама. В нижней части склонов скал распространены курумники с разреженной петрофильной растительностью. По карнизам и выступам скал отмечены растительные группировки с единичными растениями. На средней части склонов и в расщелинах скал встречаются кустарники. На вершине и пологих склонах распространены лиственничные леса с примесью сосны и березы, а на сухих южных склонах произрастают сосняки с елью и лиственницей. В распадке встречаются ивняки (Егорова, 2001). Растительность долины р. Буотама более разнообразна. Она представлена петрофильными степями, лиственничными, сосновыми, еловыми и березовыми лесами, топольниками и осинниками, лугами, болотами и прибрежно-водной растительностью. Особого внимания

заслуживают тукуланы с очень скудной растительностью. Большие площади занимают залежи, где флора наиболее богата и разнообразна (Захарова, 2001).

Материалы и методы

Материалом для исследования служили 67 видов дикорастущих родичей культурных растений, произрастающих на территории Природного парка «Ленские столбы». Ранжирование видов ДРКР проводилось в соответствии с рекомендациями Т. Н. Смекаловой, И. Г. Чухиной (2005). Для анализа степени изменчивости признаков смородины использовали виды, испытываемые в культуре Якутского ботанического сада.

Сбор материала проводился по общепринятым методикам маршрутных и стационарных флористических исследований. Геоботанические описания выполнены по стандартной методике (Миркин и др., 2001). Определение возрастного состава популяций видов приводится в соответствии с методическими указаниями Работнова Т.А. (1964). Видовой состав растительных сообществ определялся в пределах площади выявления. При описании подлеска, травяно-кустарничкового ярусов использовали методы глазомерного определения проективного покрытия в %, оценки обилия по Друде (Понятовская, 1964). Номенклатура высших сосудистых растений дана по С. К. Черепанову (1995) с учетом последних публикаций (Конспект..., 2012). В определении растений руководствовались следующими изданиями: «Определитель высших растений Якутии» (1974), «Флора Сибири» (1988-2003). Изучение эколого-биологических исследований проведено согласно общепринятой «Программе и методике сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» (Орел, 1999).

Результаты и обсуждение

Таксономический анализ ДРКР. Флора ПП «Ленские Столбы» включает в себя 427 видов (Егорова, 2001; Захарова, 2001). Среди них насчитывается 67 видов ДРКР, что составляет 15,7%. Список ДРКР ПП «Ленские Столбы» объединяет виды, относящиеся к 19 семействам и 44 родам (табл. 1).

Анализ ДРКР показал, что ведущими семействами являются Роасеае, Rosaceae, Fabaceae, что вполне соотносится с данными других авторов. Согласно Е. В. Вульффу и О.Ф. Малеевой (1969), именно эти семейства являются источниками наибольшего мирового разнообразия культурных растений. Спектр наиболее крупных родов выглядит таким образом: *Rubus* (4), *Allium* (3), *Vicia* (3), *Ribes* (3), *Festuca* (3).

Таблица 1. Список диких родичей культурных растений во флоре Природного парка «Ленские Столбы»*

| Название таксона | Ранг | Использование |
|--|------|------------------------------|
| Alliaceae | | |
| 1. <i>Allium prostratum</i> L. – Лук стелющийся | 5 | Пищевое |
| 2. <i>Allium ramosum</i> L. – Лук ветвистый | 1 | Пищев., декор. |
| 3. <i>Allium schoenoprasum</i> L. – Лук скорода, шнитт | 1 | Пищев., декор. |
| Asteraceae | | |
| 4. <i>Artemisia dracuncululus</i> L. – Полынь эстрагон | 1 | Пищев., техн. |
| 5. <i>Mulgedium sibiricum</i> Cass. ex Less. - Молокан сибирский | 1 | Пищев. |
| Brassicaceae | | |
| 6. <i>Armoracia sisymbryoides</i> (DC.) Cajand – Хрен гулявниковый | 4 | Пищев. |
| 7. <i>Brassica campestris</i> L.– Капуста полевая | 3 | Корм., пищев., техн., лекар. |
| 8. <i>Camelina microcarpa</i> Andrz. – Рьжик мелкоплодный | 5 | Пищев., техн. |
| Cannabaceae | | |
| 9. <i>Cannabis sativa</i> L. – Конопля посевная | 1 | Техн. |

| Название таксона | Ранг | Использование |
|---|------|----------------------------------|
| Caprifoliaceae | | |
| 10. <i>Lonicera altaica</i> Pall. Ex DC. – Жимолость алтайская | 1 | Пищев., медонос., декор., лекар. |
| 11. <i>Lonicera edulis</i> Turcz. ex Freyn – Жимолость съедобная | 1 | Пищев., декор., лекар. |
| Chenopodiaceae | | |
| 12. <i>Chenopodium album</i> L. – Марь белая | 1 | Корм., пищев., техн. |
| Ericaceae | | |
| 13. <i>Arctostaphylos uva-ursi</i> (L.) Spreng. – Толокнянка | 4 | Пищев., лек. |
| 14. <i>Vaccinium uliginosum</i> L. – Голубика | 1 | Пищев., лек. |
| 15. <i>Vaccinium vitis-idaea</i> L. – Брусника | 1 | Пищев., лек. |
| Fabaceae | | |
| 16. <i>Lathyrus humilis</i> (Ser.) Spreng. – Чина приземистая | 5 | Корм. |
| 17. <i>Lathyrus palustris</i> ssp. <i>pilosus</i> (Cham.) Nult. – Чина волосистая | 4 | Корм. |
| 18. <i>Medicago falcata</i> L. – Люцерна желтая, люцерна серповидная | 1 | Корм. |
| 19. <i>Onobrychis arenaria</i> (Kit.) DC. – Эспарцет песчаный, эспарцет дикий | 2 | Корм. |
| 20. <i>Lupinaster pentaphyllus</i> Moench – Люпинник пятилистный | 4 | Корм. |
| 21. <i>Trifolium repens</i> L. – Клевер ползучий | 1 | Корм. |
| 22. <i>Vicia amoena</i> Fisch. – Вика приятная | 3 | Корм. |
| 23. <i>Vicia cracca</i> L. – Вика мышиная | 1 | Корм. |
| 24. <i>Vicia multicaulis</i> Ledeb. – Вика многостебельная | 5 | Корм. |
| Grossulariaceae | | |
| 25. <i>Ribes glabellum</i> (Trautv. et C.A. Mey.) – Смородина голенькая | 3 | Пищев. |
| 26. <i>Ribes pauciflorum</i> Turcz. ex Rojark. – Смородина малочветковая | 1 | Пищев., медонос., лекар. |
| 27. <i>Ribes procumbens</i> Pall. – Смородина лежачая или Моховка | 2 | Пищев. |
| Hypericaceae | | |
| 28. <i>Hypericum attenuatum</i> Choisy – Зверобой оттянутый | 5 | Пищев. |
| Lamiaceae | | |
| 29. <i>Dracosephalum nutans</i> L. – Змееголовник поникший | 5 | Пищев. |
| 30. <i>Mentha arvensis</i> L. – Мята полевая | 1 | Пищев., техн., лекар. |
| Linaceae | | |
| 31. <i>Linum komarovii</i> Juz. – Лен Комарова | 5 | Пищев., техн. |
| 32. <i>Linum perenne</i> L. – Лен многолетний | 3 | Техн., декор. |
| Papaveraceae | | |
| 33. <i>Papaver jacuticum</i> Peschkova – Мак якутский | 5 | Декор. |
| Poaceae | | |
| 34. <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn. – Житняк гребенчатый | 1 | |
| 35. <i>Agrostis trinii</i> Turcz. – Полевица Триниуса | 5 | Корм. |
| 36. <i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir. – Лисохвост тростниковый, вздутый | 1 | Корм. Корм. |

| Название таксона | Ранг | Использование |
|---|------|----------------------------------|
| 37. <i>Beckmannia syzigachne</i> (Steud.) Fern. – Бекмания восточная. | 1 | Корм. |
| 38. <i>Bromopsis inermis</i> (Leys.) Holub – Кострец безостый | 1 | Корм. |
| 39. <i>Bromopsis sibirica</i> Drob. Peschkova – Кострец сибирский | 3 | Корм. |
| 40. <i>Elymus gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvelev – Пырейник Гмелина | 4 | Корм. |
| 41. <i>Elymus macrourus</i> (Turcz.) Tzvel. – Пырейник длинноколосый | 4 | Корм. |
| 42. <i>Elytrigia jacutorum</i> (Nevski) Nevski – Пырей якутский | 4 | Корм. |
| 43. <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski – Пырей ползучий | 1 | Корм. |
| 44. <i>Festuca jacutica</i> Drob. – Овсяница якутская | 5 | Корм. |
| 45. <i>Festuca lenensis</i> Drob. – Овсяница ленская | 5 | Корм. |
| 46. <i>Festuca rubra</i> L. – Овсяница красная | 1 | Корм. |
| 47. <i>Hordeum brevisubslatum</i> (Trin.) Link. – Ячмень короткоостистый | 5 | Корм. |
| 48. <i>Hordeum jubatum</i> L. - Ячмень гривастый. | 2 | Декор. |
| 49. <i>Poa botryoides</i> (Trin. ex Griseb.) Kom.- Мятлик кистевидный | 3 | Корм. |
| 50. <i>Poa pratensis</i> L. - Мятлик луговой | 1 | Корм. |
| 51. <i>Psathyrostachys caespitosa</i> (Sukacz.) Peschkova- Ломкоколостник дернистый | 4 | Корм. |
| 52. <i>Trisetum sibiricum</i> Rupr. -Трищетинник сибирский | 4 | Корм. |
| Polygonaceae | | |
| 53. <i>Rumex aquaticus</i> L. - Щавель водный. | 4 | Пищев. |
| 54. <i>Acetosa thyrsoiflora</i> (Fingerh.) A.Love et D. Love - Щавель пирамидальный | 1 | Пищев., техн. |
| Rosaceae | | |
| 55. <i>Crataegus dahurica</i> Koehne et Schneid. – Боярышник даурский | 4 | Пищев., медонос., декор. |
| 56. <i>Fragaria orientalis</i> L. - Земляника восточная | 2 | Пищев. |
| 57. <i>Padus avium</i> Mill. - Черемуха обыкновенная, птичья | 1 | Пищев., медонос., декор. |
| 58. <i>Rosa acicularis</i> Lindl. - Роза иглистая | 1 | Пищев., медонос., декор., лекар. |
| 59. <i>Rubus arcticus</i> L. - Княженика арктическая, поленика, мамура | 4 | Пищев. |
| 60. <i>Rubus chamaemorus</i> L. - Морошка приземистая | 4 | Пищев., лекар. |
| 61. <i>Rubus matsumuranus</i> Levl. et Vaniot. – Малина Матсумура | 2 | Пищев., лекар. |
| 62. <i>Rubus saxatilis</i> L. - Костяника | 4 | Пищев. |
| 63. <i>Sorbus sibirica</i> Hedl. – Рябина сибирская | 3 | Пищев., медонос., декор., лекар. |

| | | |
|--|---|---|
| Sambucaceae 64. <i>Sambucus sibirica</i> Nakai – Бузина сибирская | 5 | Пищев., техн., медонос., декор., лекар. |
| Solanaceae 65. <i>Solanum kitagawae</i> Schonbeck-Temesy – Паслен Китагавы | 5 | Пищев., лекар. |

Окончание таблицы 1

| Название таксона | Ранг | Использование |
|---|------|---------------------------------|
| Urticaceae 66. <i>Urtica angustifolia</i> Fisch. Ex Hornem. – Крапива узколистная | 5 | Пищев., техн., медонос., декор. |
| 67. <i>Urtica dioica</i> L. – Крапива двудомная | 1 | Корм., лекар. |

* - названия видов приведены по «Конспекту флоры Якутии. Сосудистые растения» (2012).

Фитоценотическая приуроченность. Центральная Якутия расположена в пределах лесной зоны, которая прерывается лугами, болотами и изолированными участками степной растительности, которые в пределах таежной зоны носят реликтовый характер. Степи являются своеобразием якутской природы и ярким примером экстразональности, они значительно удалены от основного ареала сибирских и забайкальских степей. В плейстоцене степи занимали обширные площади северо-востока, но с изменением климата уступили место зональной – лесной и тундровой растительности. Участки степной растительности встречаются и на территории ПП «Ленские Столбы». По приуроченности к различным подразделениям растительного покрова среди ДРКР можно выделить 15 степных видов и 3 – лугово-степных. Но основное ядро составляют лесные виды (23), луговые (18), небольшое количество болотных (2), сорно-рудеральных (5) и песчано-галечниковых (1). Ведущие семейства сложены по-разному, среди представителей сем. Poaceae (злаковые) почти в равной степени присутствуют луговые и степные виды, а также - 2 лугово-степных; лесных растений в этом семействе не обнаружено. Розоцветные (сем. Rosaceae) представлены, в основном, лесными видами, среди Бобовых (сем. Fabaceae) отмечены луговые, степные и лесные виды.

Экологический анализ. Соответственно фитоценотической приуроченности видов большую часть ДРКР составляют мезофиты – 70,2%, ксерофиты – 22,4%, ксеромезофиты – 4,5% и гигрофиты – 2,9 %. Что касается освещения, большинство видов предпочитает открытые, хорошо освещенные места. Многие лесные виды (*Rubus arcticus*, *R. saxatilis*, *Fragaria orientalis*), произрастают в природе в условиях тени или полутени, но при переносе в культуру успешно растут и развиваются на открытых солнечных местах.

Биоморфологический анализ. Почти четверть списка ДРКР (22,4%) составляют фанерофиты. Большая часть видов – кустарники (*Ribes*, *Rosa*, *Rubus matsumuranus* и др.), но часть из них, такие как *Sorbus sibirica*, *Padus avium*, *Crataegus sibirica*, в зависимости от условий среды могут иногда развиваться как небольшие деревца. Кустарнички представлены видами рода *Vaccinium*, полукустарник - *Solanum kitagawae*. Среди травянистых растений также отмечается разнообразие жизненных форм. Луговые, степные виды представлены, преимущественно, гемикриптофитами, сорно-рудеральные – терофитами, лесные – корневищными геофитами, виды рода *Allium* - луковичными геофитами, хамефиты – двумя видами льна (*Linum*).

Ранжирование ДРКР по степени родства с культурными растениями. Определение ДРКР дает возможность группировать ДРКР по степени родства с культурными растениями. Т. Н. Смекаловой и И. Г. Чухиной (2005) предложена классификация ДРКР, включающая 5 групп или рангов:

I ранг – виды, непосредственно представленные в культуре, имеют селекционные сорта;
II – виды, непосредственно участвующие в скрещивании, используемые как источники генов или как подвои;

III – виды близкого родства с введенными в культуру (в составе одной секции, одного подрода), перспективные для хозяйственного использования;

IV – другие полезные виды рода, используемые в собирательстве и народной селекции (сортов нет);

V – все остальные виды данного рода (хозяйственные свойства мало изучены).

Наибольшее число видов ДРКР можно отнести к I рангу (26 видов). К IV и V рангу относятся соответственно 14 и 15 видов. Во II ранг входят 5 и в III – 7 видов.

Хозяйственное использование ДРКР. Использование многих видов из списка неоднозначно: один и тот же вид может использоваться одновременно в разных направлениях. Так, *Lonicera altaica*, *Rosa acicularis* используются в качестве пищевого, медоносного, декоративного и лекарственного растений, *Brassica campestris* имеет значение как кормовая, пищевая, лекарственная и техническая культура. Ведущее место среди исследованных ДРКР занимают пищевые растения, их насчитывается 35 видов, они входят в состав семейств Rosaceae, Grossulariaceae, Caprifoliaceae. В основном, это плодово-ягодные растения, такие как *Vaccinium uliginosum*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Padus avium*, *Fragaria orientalis*, *Crataegus dahurica*, *Lonicera edulis*. Кормовые растения сосредоточены, в основном, в семействах Rosaceae, Fabaceae и, как правило, используются в одном направлении. В списке ДРКР III «Ленские Столбы» ведущее место занимают пищевые (35 видов) и кормовые (29 видов) растения. Остальные группы растений по их хозяйственному использованию представлены, примерно, на одном уровне: видов лекарственного использования - 14, декоративных – 13, технических – 10, медоносов – 8.

Хорологический анализ. Среди географических элементов, слагающих ДРКР III «Ленские столбы», преобладают виды (50%) с широкими евроазиатским (17 видов) и голарктическим (17 видов) ареалами. Достаточно много видов с сибирско-монгольскими и сибирско-дальневосточными связями, отмечен 1 эндем Якутии – *Papaver jacuticum*.

Одними из наиболее интересных и перспективных для селекционного изучения пищевых растений являются виды рода *Ribes*.

R. pauciflorum Turcz. ex Pojark. (подрод *Eucoreosma* Berg.) – смородина малоцветковая, типичный бореальный вид. Кустарник до 1,5 м высотой с бледными желтовато-серыми тонкими молодыми побегами, образующий обильную корневую поросль. Листья тусклые, с пятью притупленными короткими треугольными лопастями, средние из которых крупнее боковых, с широкими зубцами, снизу по жилкам усажены желтыми пахучими железками. Кисти короткие, 1,5-3 см длиной, с желтоватыми, снаружи густоопушенными 2-8 цветками на коротких густоволосистых цветоножках. Цветки колокольчатые с овальными лепестками. Ягоды черные, ароматные.

Смородина малоцветковая растет в сырых листовничных лесах, на опушках хвойных лесов, в долинах рек. В дикорастущем виде распространена на обширной территории Восточной Сибири, Дальнего Востока, Северной Кореи, северного Китая (Павлова, 1936; Пояркова, 1935; Бочкарникова, 1973; Ворошилов, 1982;) В Якутии встречается во всех районах.

В культуре смородина малоцветковая легко приживается, но дает низкий урожай, ягоды сильно мельчают и осыпаются, т.к. она очень требовательна к влаге, почве, плохо переносит засуху, особенно воздушную.

Смородина малоцветковая отнесена к I рангу. Имеет сорта якутской селекции: Хара Кыталык (Черный стерх), выделенный из Местной Малоцветковой смородины по урожайности и высокой С-витаминности, и Эркээни, исходной формой которого является Алтайская бурая × (Малоцветковая × Читинская).

R. glabellum Trautv. et Mey (*R. acidum* Turcz. ex Pojark.), подрод *Ribesia* (Berl.) Jancz.) – смородина голенькая, евроазиатский бореальный вид. Кустарник до 2 м высотой с голыми

и железистыми ветвями, окраска молодых побегов бледно-желтая, старых – бурая. Листья с 3 четко выраженными и 2 слабо выраженными лопастями, не опушены, с сердцевидным основанием, листовой черешок слабо опушен. Цветоложе чашевидное, без околопестичного кольца. Ось соцветия и цветоножки голые или железистые, цветоножки длинные (5 – 12мм). Кисть рыхлая, длиной 2,7-5,2 см, с 4-12 цветками. Цветки желтовато-зеленые. Ягоды ярко-красные, округлые.

Смородина голенькая растет в долинных лесах, зарослях кустарников, по берегам рек и речек. Массово встречается в лесной зоне Сибири, реже в европейской части России, Дальнем Востоке и Монголии (Флора Сибири, 1994). В Якутии встречается в Алданском, Центрально-Якутском, Верхне-Вилуйском, местами отмечена в Верхоянском, Усть-Янском, Нижнеколымском, Усть-Майском районах (Определитель ..., 1974).

Согласно списку ДРКР России (Смекалова, Чухина, 2005) вид отнесен к III рангу, т.к. не известны сорта, созданные при его участии. Тем не менее, вид непосредственно широко используется в культуре. В Якутском ботаническом саду выделены формы смородины голенькой в качестве источников для использования в селекции на продуктивность и высокое содержание аскорбиновой кислоты (Коробкова, Сорокопудов, Сабарайкина, 2008). По нашему мнению, это повышает статус вида до II ранга.

Изучение популяционно-ценотической изменчивости видов ДРКР в различных экологических условиях является одним из важнейших факторов сохранения генетического разнообразия в естественных условиях существования.

На исследуемой нами территории ПП смородина приурочена к лесам средневлажных и сырых мест произрастаний (табл. 2). Обычно встречается в виде единичных кустов или небольших куртин. Обильно произрастает вдоль рек и ручьев. В травяных формациях лиственничников смородина входит в состав подлеска наряду с шиповником иглистым, ольховником кустарниковым, таволгой средней.

Таблица 2. Участие видов смородины в лесных сообществах на территории ПП «Ленские столбы»

| Тип леса | <i>R. pauciflorum</i> | <i>R. glabellum</i> |
|---|-----------------------|---------------------|
| Лиственнично-сосновый с елью брусничный лес | – | – |
| Лиственничник ольховниковый брусничный с примесью ели | – | – |
| Лиственничник бруснично-травяной | – | – |
| Сосняк с лиственницей зеленомошный | + | – |
| Лиственничник бруснично-зеленомошный | – | – |
| Лиственничник редкотравяно-брусничный с примесью ели | + | + |
| Лиственничник травяной | – | + |
| Ивняк хвощовый | – | – |
| Ивняк разнотравный | + | + |
| Ивняк шиповниковый разнотравный с березой | – | + |
| Ельник шиповниковый бруснично-зеленомошный | + | + |
| Ельник хвощово- | – | + |

| | | |
|---|---|---|
| зеленомошный | | |
| Сосняк спирейный редко- травяной | – | – |
| Березняк шиповниковый разнотравный с примесью ели | + | – |

Встречаемость вида обычно определяется шириной его экологической амплитуды. Экологически *R. glabellum* более пластичен, чем другие виды смородины и может произрастать в различных типах леса (табл. 2).

В пределах популяции обнаруживаются экоэлементы видов, выражающие приспособленность вида к рельефу, освещенности. На опушке березового леса с редкой примесью ели (сомкнутость крон 0.2–0.4) обнаружены экземпляры *R. pauciflorum* с 5-ти лопастными тонкими листьями, глубоко рассеченными (до 2/3 листовой пластинки) на длинных, до 11 см черешках. С увеличением сомкнутости до 0.6 рассеченность листовой пластинки уменьшается до 1/3, нижние лопасти сглаживаются. Высокой (13–20%) и очень высокой (более 20%) степенью изменчивости отличаются признаки листовой пластинки (длина, ширина, длина черешка). Качественные признаки цветка, побегов имеют низкую степень изменчивости (5–7%). На каменистых склонах Ленских Столбов на высоте 10 м нами обнаружены куртины смородины малоцветковой с изменчивой формой куста – от пряморослых до низкой стелющейся формы.

R. glabellum поднимается по склону на высоту 300 м, не изменяя формы куста. Форма куста у *R. glabellum*, в отличие от *R. pauciflorum*, консервативна и служит одним из диагностических признаков вида. В природе и в культуре кусты рыхлые с молодыми приподнимающимися и старыми стелющимися побегами. Высота растений варьирует от 55 до 108 см. Окраска побегов остается неизменной в природе и в культуре ($V=1,5\%$). В различных популяциях ПП низкий уровень изменчивости имеют окраска лепестков и чашелистиков (светло-зеленые с красными прожилками, $V=7,5\%$), форма цветка (чашевидная, $V=2,5\%$), кубаревидная форма семян. Сильно варьирующими признаками популяций *R. glabellum* оказались длина листового черешка (43,7%), форма и размеры листовой пластинки ($V=31,6\%$). В культуре изменчивость признаков находится на том же уровне (табл. 3)

Таблица 3. Среднее значение (М) и изменчивость признаков (С, %) *R. glabellum* в культурной популяции Якутского ботанического сада

| Признаки | Кол-во растений | Ribes glabellum | |
|----------------------------------|-----------------|-------------------|------|
| | | М | С, % |
| Длина побега (lim) | 50 | 7,0 (2,1–16) | 26 |
| Количество почек на побеге (lim) | 50 | 11 (2–22) | 36 |
| Ширина почек (lim) | 257 | 0,4 (0,05–0,6) | 19 |
| Длина почек (lim) | 257 | 0,6 (0,1–1,1) | 41 |
| Длина кисти (lim) | 475 | 4,7 (2,3–8,2) | 13 |
| Количество цветков (lim) | 475 | 8,3 (3–16) | 41 |

| | | | |
|-----------------------|-----|------------|----|
| Количество ягод (lim) | 475 | 6,7 (1–16) | 48 |
|-----------------------|-----|------------|----|

Размер и масса ягоды имеют сильную эндогенную и внутривидовую изменчивость. Встречены формы *R. pauciflorum* с мелкими черными плодами, с плодами среднего размера коричневого цвета и крупными бурными. Пределы изменчивости массы плодов составляют 0,4 – 1,1 г (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика компонентов продуктивности смородины в естественных условиях ПП «Ленские столбы»

| Вид | Длина кисти, см | Кол-во в кисти, шт | | Масса ягоды, г | Кол-во семян в 1 ягоде, шт |
|-----------------------|-----------------|--------------------|----------|----------------|----------------------------|
| | | цветков | ягод | | |
| <i>R. glabellum</i> | 4,07±0,9 | 7,46±0,5 | 6,27±0,9 | 0,41±0,1 | 4,07±0,4 |
| <i>R. pauciflorum</i> | 1,5±4,0 | 3,0±7,0 | 1,0±7,0 | 0,51±0,81 | 21,0±0,32 |

Ягоды *R. glabellum* имеют более выровненные по массе плоды (0,4 – 0,6 г). Окраска плодов от ярко красной с прозрачной тонкой кожицей до темно-красной с розовыми прожилками.

Урожайность видов смородины в на территории ПП в изученных ценозах невысокая (в пределах 0,3–1,0 кг с куста), хотя встречаются локально произрастающие экземпляры с высокой урожайностью (*R. glabellum* – 3,2 кг, *R. pauciflorum* – 2,0 кг). В условиях культуры урожайность смородины голенькой значительно повышается (табл. 5), тогда как урожайность смородины малоцветковой падает.

Таблица 5. Урожайность *R. glabellum* в условиях культуры в Якутском ботаническом саду

| Вид | Урожайность по годам, кг | | | | | | |
|-----------------------|--------------------------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|
| | 2001 | 2002 | 2003 | 2004 | 2005 | 2006 | Средн. |
| <i>R. glabellum</i> | 3,2±0,2 | 2,9±0,3 | 0,8±0,2 | 3,6±0,1 | 4,1±0,2 | 3,9±0,3 | 3,0±0,1 |
| <i>R. pauciflorum</i> | 1,9±0,2 | 1,9±0,1 | 1,5±0,4 | 1,6±0,1 | 1,1±0,1 | 1,0±0,2 | 1,5±0,1 |

С 80-х годов 20 века в Якутском ботаническом саду культивируется форма *Ribes glabellum* с необычными, совершенно лишенными кислого вкуса ягодами. Кусты невысокие, до 0,6 м с тонкими голыми и железистыми ветвями. Листья 5-ти лопастные, не опушены. Цветки мелкие, желтовато-зеленые. Кисть плотная, короткая (до 3 см.) с 3-6 цветками. Ягоды ярко-красные, округлые. Семена желтые, кубаревидные. Размножается очень слабо, корневой поросли не образует. Потомки сохраняют вкус исходного образца.

Заключение

Таким образом, среди видов смородины на территории ПП «Ленские столбы» наиболее встречаемым видом является смородина голенькая. Широкое использование в местном садоводстве высокопродуктивных форм *R. glabellum*, отобранных при интродукции вида в Якутском ботаническом саду, повышает ранг вида до II. Изученная морфологическая изменчивость, изменчивость признаков продуктивности позволяет отобрать формы смородины для их дальнейшего изучения в культуре, а также представить и сохранить весь спектр генетических изменений.

Ботанические сады позволяют сохранять виды ДРКР не только в составе природных экосистем, но и интродукционных популяциях (комплементарное сохранение), тем самым решая задачу надежного сохранения вида. Оценка генетического разнообразия форм смородины по признакам, представляющим интерес для селекции, позволяет привлечь дикорастущие виды для создания новых сортов.

Список литературы

- Бочкарникова Н. М. Черная смородина на Дальнем Востоке. Владивосток, 1973. 186 с.
- Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1982. 334 с.
- Вульф Е. В., Малеева О. Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Справочник. Л.: Наука, 1969. 563 с.
- Десяткин Р. В., Еловская Л. Г., Оконешникова М. В. Почвенный покров Национального природного парка «Ленские столбы» // Национальный природный парк «Ленские столбы»: геология, почвы, растительность, животный мир, охрана и использование. Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 2001. С. 42-53.
- Егорова А. А. Конспект флоры сосудистых растений Ленских столбов // Национальный природный парк «Ленские столбы»: геология, почвы, растительность, животный мир, охрана и использование. Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 2001. С. 86-100.
- Еловская Л. Г. Классификация и диагностика мерзлотных почв Якутии. Якутск: ЯФ СО РАН СССР, 1987. 178 с.
- Захарова В. И. Сосудистые растения реки Буотамы // Национальный природный парк «Ленские столбы»: геология, почвы, растительность, животный мир, охрана и использование. Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 2001. С. 100-115.
- Колосов П. Н. О геологических объектах Национального природного парка «Ленские столбы», имеющих мировое значение // Национальный природный парк «Ленские столбы»: геология, почвы, растительность, животный мир, охрана и использование. Якутск: Изд-во Якутского ун-та, 2001. С. 20-27.
- Конвенция о биоразнообразии (текст и приложения на рус.яз.) // The Interim Secretariat for the CBD, Geneva, Executive Center. 1992.
- Конспект флоры Якутии. Сосудистые растения / сост. Л.В.Кузнецова, В.И.Захарова. Новосибирск: Наука, 2012. 272 с.
- Коробкова Т. С., Сорокопудов В. Н., Сабарайкина С. М. Красная смородина в Якутии (систематика, география, изменчивость, интродукция). Белгород: изд-во Бел. ГУ, 2008. 176 с.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломец А. И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2001. 264 с.
- Никитин В. В., Бондаренко О. Н. Дикие сородичи культурных растений и их распространение по территории СССР (конспект). Л., 1975. 69 с.
- Определитель высших растений Якутии / отв. ред. А.И. Толмачев. Новосибирск: Наука, 1974. 544 с.
- Основные особенности растительного покрова Якутской АССР / В.Н. Андреев, Т.Ф. Галактионова, В.И. Перфильева, И.П. Щербаков. Якутск: Изд. ЯФ СО АН СССР, 1987. 155 с.
- Павлова Н.М. Смородина и Крыжовник. // Культурная флора СССР. М.–Л., 1936. т. XVI. с. 21-133.
- Природный генофонд дикорастущих родичей культивируемых растений флоры СССР и его охрана (аннотированный перечень). Л., 1986. 126 с.
- Понятовская В. М. Учет обилия и особенности размещения видов в естественных растительных сообществах // Полевая геоботаника. М.–Л., 1964. Т. 3.
- Пояркова А. И. Род *Ribes* L. // Флора СССР. / Под ред. В. Л. Комарова. М., Л.: изд-во АН СССР, 1939. т. IX. С. 244.
- Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Орел, 1999. С.608.
- Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов и в сообществе // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. т.3. с.132-145.
- Смекалова Т. Н., Чухина И. Г. Дикие родичи культурных растений России. Каталог мировой коллекции ВИР. СПб., 2005. 54 с.
- Флора Сибири. Berberidaceae-Grossulariaceae. / Под ред. Г.А.Пешковой. Новосибирск: Наука, 1994. Т.7. с. 214.

Шашко Д. И. Климатические условия земледелия Центральной Якутии. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 246 с.

ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ПО СЕЛЕКЦИОННО ЗНАЧИМЫМ ПРИЗНАКАМ

УДК 633.5:631.527

ИЗУЧЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КАРТОФЕЛЯ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ФИТОФТОРОЗУ

Н. М. Зотева

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: zoteyeva@rambler.ru

Резюме

Приведены результаты многолетнего изучения устойчивости к фитофторозу листьев и клубней образцов диких и культурных видов картофеля из коллекции ВИР, а также гибридов, полученных с использованием устойчивых растений. Более тысячи образцов изучено в полевых условиях в течение нескольких сезонов, характеризовавшихся сильным распространением *Phytophthora infestans*, и около 150 – в тестах заражения листьев и клубней. Выделены образцы ряда видов, не поражавшиеся возбудителем болезни в отдаленных по времени полевых сезонах, что свидетельствует о наличии высоко эффективной устойчивости по отношению к разным популяциям патогена. На основе полевых наблюдений показано, что большинство устойчивых к фитофторозу диких южноамериканских видов картофеля распространены в Боливии либо имеют большую часть ареала на территории этой страны. Среди видов *S. demissum* Lindl., *S. guerreroense* Corr., *S. papita* Rydb., *S. neoantipoviczii* Buk., *S. microdontum* Bitt., *S. simplicifolium* Bitt. и *S. ruiz-ceballosii* Card. выявлены образцы, способные передавать устойчивость гибридным потомствам. В тестах заражения листьев и клубней выделены устойчивые растения, которые использовали в скрещиваниях. Полученные гибриды характеризуются повышенной устойчивостью к фитофторозу и формируют клубни правильной формы относительно крупного размера. Отдельные эксперименты посвящены изучению факторов, влияющих на результаты лабораторных тестов. Учет таких факторов поможет снизить разноречивость результатов, получаемых разными авторами.

Ключевые слова: виды картофеля, устойчивость, *Phytophthora infestans*.

ASSESSMENT OF DIVERS POTATO GERMPLASM MAINTAINED IN VIR COLLECTION FOR RESISTANCE TO LATE BLIGHT

N. M. Zoteyeva

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: zoteyeva@rambler.ru

Summary

Current paper represents the data of the evaluation of resistance to late blight in wild potato species. In several seasons characterized by strong *Phytophthora infestans* invasion up to one thousand accessions were evaluated in field observations. Around 150 accessions were screened in laboratory tests for foliar and tuber resistance. The accessions of several wild potato species which expressed high resistance levels to late blight in remote periods of evaluation could be considered possessing flexibility in respect to diverse populations of pathogene. The analyses of the resistance levels and geographical distribution of South American species showed that the most resistant ones are more frequent in Bolivia than in other parts of the Andes. Several highly resistant to *P. infestans* accessions of *S. demissum* Lindl., *S. guerreroense* Corr., *S. papita* Rydb., *S. neoantipoviczii* Buk., *S. microdontum* Bitt., *S. simplicifolium* Bitt. and *S. ruiz-ceballosii* Card. were found able to transfer resistance to hybrid offspring. Hybrids obtained in crosses with selected accessions were characterized by resistance to *P. infestans* and formation of tubers with regular shape and relatively large size. The part of research included the evaluation of factors influencing on the results of laboratory tests. Data obtained can be used for unification of testing conditions in order to avoid inconsistency in the data obtained in different sets of evaluation.

Keywords: potato species, resistance, *Phytophthora infestans*.

Введение

Фитофтороз картофеля, вызываемый оомицетом *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary, является одной из наиболее вредоносных болезней картофеля во всем мире. При благоприятной погоде патоген быстро воспроизводится бесполом путем. Половой процесс развития сопровождается многочисленными рекомбинациями в его генеративном потомстве (Fry, 2008). Трудность защиты картофеля от фитофтороза возросла также из-за того, что половое воспроизведение патогена в Европе обусловило более раннее проявление фитофтороза в поле (Widmark et al., 2007). Учитывая эти явления, проблема контроля за распространением болезни существенно возросла. Изучение структуры популяций *P. infestans* в картофелеводческих зонах – важный элемент системы защиты от фитофтороза.

Создание устойчивых к фитофторозу сортов является первостепенной задачей селекции, осуществляемой во всех странах мира, где выращивают картофель. Для ее решения необходимо выявление обладающего высокой устойчивостью к патогену исходного материала для селекции.

Многолетнее изучение устойчивости листьев и клубней образцов диких и южноамериканских культурных видов картофеля из коллекции ВИР позволило выявить большое число образцов с высокой устойчивостью к болезни. Помимо оценки растительного материала в течение ряда лет исследовали фенотипы вирулентности изолятов, выделенных из местной популяции фитофторы. Часть работы была посвящена разработке и совершенствованию методов изучения устойчивости образцов картофеля к патогену.

Материал и методы

Устойчивость к фитофторозу образцов диких и культурных видов картофеля, а также гибридов, полученных с участием устойчивых образцов, изучали в полевых и лабораторных опытах. Всего изучено более 1000 образцов.

Полевую оценку проводили еженедельно с момента появления фитофторы на растениях неустойчивых образцов до окончания вегетации растений. Использовали шкалу оценки от 1 до 9 баллов, где балл 9 – высшая степень устойчивости, балл 1 – полностью пораженное растение. В публикациях и каталоге приведены средние баллы на последнюю дату оценки, из многолетних данных приводили низший балл оценки образца. Параллельно, проводили изучение фенотипической структуры местных популяций фитофторы на изолятах, выделенных в течение периода от проявления инфекции в поле до конца вегетационного периода. Для идентификации генов вирулентности заражали листья одиннадцати образцов-дифференциаторов Блека с единичными генами, обуславливающими восприимчивость данных растений к генам вирулентности *P. infestans* от 1. до 11.

При изучении устойчивости образцов в тестах искусственного заражения использовали методы инокуляции молодых сеянцев (фаза развития 5–6 настоящих листьев), отделенных долей листьев, а также ломтиков клубней и декапитированных клубней. Использовали методические указания Н. Zarczуска (2001) и Н. М. Зотева, Е. Зимнох-Гузовска (2004).

Сеянцы, выращенные в ящиках, опрыскивали инокулюмом фитофторы с концентрацией 20000 зооспор/мл. С целью поддержания высокой влажности воздуха ящики с растениями обильно поливали водой, устанавливали металлические дуги и плотно накрывали полиэтиленом. Оценку поражения проводили на 6 – 10-е сутки после заражения, используя шкалу 1 – 9 баллов.

Отделенные доли листьев собирали с растений в начале цветения до появления фитофтороза в поле. Для заражения брали по 3 доли листьев каждого растения. Инокулюм готовили, используя мицелий, выращенный на ломтиках клубней неустойчивых сортов. Суспензию процеживали и доводили до нужных концентраций, разбавляя ее дистиллированной водой. Суспензию помещали на 2 часа в холодильник для иницирования выхода зооспор. Инокулюм наносили пипеткой с размером капли около 20 μ л. Опыт проводили в двух повторностях. Степень развития болезни оценивали на 6-е сутки после заражения (средневзвешенный

балл) с учетом интенсивности развития мицелия и площади пораженной поверхности листа (Zarzycka, 2001). Применяли шкалу оценки 1 – 9 баллов, где 9 – наиболее устойчивый.

В наших исследованиях использован метод заражения ломтиков клубней (Zarzycka, 2001), а также декапитированных клубней (Зотеева, Зимнох-Гузовска 2004в). Исследована устойчивость клубней более чем 100 образцов диких и культурных видов картофеля.

При изучении устойчивости картофеля к *P. infestans* наиболее широко применяются методы заражения целых клубней и их ломтиков (Букасов, Камераз, 1972; Vjog, 1987; Zarzycka, 2000; Flier et al., 2001). Описан также метод инфицирования клубней с помощью медицинского шприца (Appel et al., 2001). В связи с тем, что клубни диких видов картофеля характеризуются мелким размером, нами разработан метод заражения декапитированных клубней, позволяющий проводить отдельную оценку интенсивности развития мицелия и площади пораженной мякоти клубня (Зотеева, Зимнох-Гузовска, 2004в).

Ломтики высотой 4 мм нарезали, используя вымытые и протертые этанолом клубни. Приготовление инокулюма для заражения ломтиков и декапитированных клубней проходило тем же способом, что при заражении семян и листьев. Степень поражения ломтиков клубней оценивали по средневзвешенному баллу на 6-е сутки после заражения. Оценка поражения декапитированных клубней проводили, отдельно оценивая интенсивность роста мицелия на 6-е сутки и площадь пораженной мякоти на продольном разрезе клубня на 10-е сутки после заражения. Оценка проводили с использованием той же шкалы, что и в тестах заражения семян и листьев.

Результаты и обсуждение

Изучение устойчивости к фитофторозу образцов картофеля на естественном инфекционном фоне

Фенотипическая характеристика местной популяции *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. Изменение структуры популяции *P. infestans* началось в последней декаде XX века в связи с миграцией новых рас. Первая волна этой миграции была из Мексики в Европу. Вторичная миграция произошла при ввозе семенного картофеля из Европы в другие страны мира. Начальным фактором, указывающим на эти существенные изменения в структуре европейских популяций *P. infestans*, было обнаружение типа совместимости A2 в популяциях патогена. Мигрировавшие расы начали доминировать в структуре европейских популяций (Drenth et al., 1993; Fry et al., 1992, Spielman et al., 1991; Sujkowski et al., 1994).

Климатические условия Ленинградской области (высокая влажность воздуха, большое количество осадков, перепады ночных и дневных температур), а также интенсивная работа с картофелем в регионе создают весьма благоприятные условия для распространения инфекции. Мониторинг местной популяции *P. infestans* выявил сложный состав генов вирулентности (Веденяпина и др., 2002; Zoteyeva, Patrikeyeva, 2010). В изолятах *P. infestans*, собранных в течение трех полевых сезонов (2003, 2004 и 2007 гг.), определены оба типа совместимости с преобладанием типа A1 в соотношении примерно 2A1 : 1A2. Изоляты, собранные в 2003–2008 гг., характеризовались большим разнообразием генов вирулентности. Два гена – *v1* и *v3* – экспрессировались во всех исследованных изолятах. Гены вирулентности *v4*, *v7*, *v8*, *v10* и *v11* проявились в подавляющем большинстве изолятов, а ген *v9* – лишь в единичных, собранных в конце периода вегетации 2003 и 2008 гг. (Зотеева, Патрикеева, 2008). Полученные данные позволяют сделать заключение о том, что генетическое разнообразие местной популяции *P. infestans* в 2003–2008 гг. довольно высоко. В популяции *P. infestans* обнаружены все 11 генов вирулентности, выявляемые с помощью сортов-дифференциаторов Блека, а также оба типа совместимости, что с высокой степенью вероятности предполагает половое воспроизведение патогена. Полученные данные указывают на то, что инфекционный фон на экспериментальном поле ГНУ ВИР в г. Пушкине является достаточно высоким и позволяет достоверно оценивать устойчивость растительного материала.

Полевая оценка устойчивости образцов. В результате оценки 1135 образцов, проведенной в течение пяти полевых сезонов, характеризующихся благоприятными для развития инфекции условиями, устойчивость к патогену найдена у 164 образцов 25-ти центрально-

американских и 170 образцов 42-х южноамериканских диких видов картофеля (Зотеева и др., 2004а). Лабораторные эксперименты с использованием высокоагрессивных изолятов *P. infestans*, характеризующихся широким спектром генов вирулентности, подтвердили высокую устойчивость многих образцов, выделенных в полевом изучении. Кроме того, в лабораторных исследованиях были изучены факторы, влияющие на результаты изучения устойчивости растений.

Оценка образцов коллекции диких видов картофеля, проведенная еще в начале 80-х гг. прошлого столетия, выявила устойчивость у ряда образцов южноамериканских видов, которые прежде не рассматривались как потенциальные источники устойчивости (Зотеева 1984а, 1986, 1988). Данные полевой оценки, проведенной в период с 1982 по 1985 гг. и с 1995 по 2001 гг., показали, что устойчивые растения с разной частотой встречаются в популяциях большинства диких видов картофеля. Среди образцов 116 видов более однородную реакцию растений на заражение патогеном наблюдали только у мексиканского вида *Solanum demissum* Lindl., относящегося к одноименной серии *Demissa* Buk., который представлен в изучении 27-ю образцами. Среди 13-ти образцов вида *S. brachycarpum* Corr. из этой же серии 2 образца оценивали как высокоустойчивые и 7 – как относительно устойчивые. Высокая устойчивость большинства образцов найдена у мексиканского вида *S. stoloniferum* Schlecht. из серии *Longipedicellata* Buk., также широко представленного в изучении (36 образцов). Другие центральноамериканские виды из этой же серии: *S. fendleri* Asa Gray (22 образца), *S. hjertingii* Hawk. (13 образцов), *S. papita* Rydb. (20 образцов), *S. polytrichon* Rydb. (29 образцов) характеризовались большим разнообразием по устойчивости. Среди этих видов более высокую частоту устойчивых образцов наблюдали у видов *S. papita* (6 высокоустойчивых и 6 относительно устойчивых) и *S. hjertingii* (2 высокоустойчивых и 5 относительно устойчивых). Среди образцов *S. polytrichon* 6 были высокоустойчивыми и 4 – относительно устойчивыми. В то же время среди находившихся в изучении образцов *S. fendleri* образцы с высокой степенью устойчивости не обнаружены. Центральноамериканские виды *S. cardiophyllum* Lindl. и *S. pinnatisectum* Dup. из серии *Pinnatisecta* Rydb., представленные тридцатью тремя образцами каждый, также характеризовались наличием как более, так и менее устойчивых образцов. Данные полевых наблюдений указывают на высокую устойчивость к фитофторозу растений *S. pinnatisectum* в полевых условиях. Повышенной устойчивостью к фитофторозу характеризовался вид *S. jamesii* Torr. из этой же серии. Среди 23-х находившихся в изучении образцов 8 оценены как высокоустойчивые и 5 – как относительно устойчивые. Частая встречаемость устойчивых растений была характерна для центральноамериканского вида *S. verrucosum* Schlecht.: из 15-ти изученных 7 образцов оказались высокоустойчивыми и 4 образца – относительно устойчивыми.

Южноамериканские виды картофеля преобладали в изучении как по числу видов, так и по числу ботанических серий, к которым они принадлежат. Среди них наиболее широко представлены *S. berthaultii* Hawk. (40 образцов), *S. chacoense* Bitt. (73 образца), *S. gourlayi* Hawk. (45 образцов), *S. kurtzianum* Bitt. et Wittm. (82 образца), *S. megistacrolobum* Bitt. (28 образцов), *S. microdontum* Bitt. и близкородственный ему *S. simplicifolium* Bitt. (42 образца и 13 образцов соответственно), *S. oplocense* Hawk. (32 образца), *S. sparsipilum* Juz. et Buk. (39 образцов), *S. spagaziinii* Bitt. (58 образцов), *S. sucrense* Hawk. (27 образцов), *S. tarijense* Hawk. (51 образец) и *S. vernei* Bitt. et Wittm. (37 образцов).

Большая доля высокоустойчивых образцов отмечена у видов *S. berthaultii* (18), *S. microdontum* (22), *S. simplicifolium* (7) и *S. vernei* (22). В годы с сильным развитием инфекции у 4-х из 5-ти находившихся в изучении образцов *S. avilesii* Hawk. et Hjert. многие растения оставались непораженными. Повышенную устойчивость к фитофторозу наблюдали у образцов *S. sparsipilum* Bitt. Период инкубации патогена на листьях этого вида бывает весьма продолжительным. Растения *S. sparsipilum* в течение долгого времени сохраняют зеленую окраску на фоне бурых, целиком пораженных растений многих коллекционных образцов. Средние баллы оценки устойчивости образцов *S. sparsipilum* в конце вегетационного периода существенно не различались по годам: 5,6 (1982, 1995 гг.), 5,7 (1985 г.), 5,1 (1998 г.) и 5,5 (2001 г). Родственные *S. sparsipilum* виды *S. doddsii* Corr. и *S. sucrense* Hawk. также отличались повышенной полевой устойчивостью. В годы с умеренным развитием инфекции высо-

кую неоднородность по степени устойчивости наблюдали как среди, так и внутри образцов видов *S. oplocense* Hawk. и *S. okadae* Hawk. et Hjert. Однако в годы с сильным развитием болезни большинство растений этих видов поражалось болезнью. Значительное преобладание неустойчивых образцов на конечную дату оценки отмечено у видов *S. gourlayi*, *S. spegazzinii* и *S. tarijense*. Сильное поражение растений уже в начале появления инфекции наблюдали у большинства образцов *S. kurtzianum* Bitt. et Wittm. и *S. chacoense* Bitt.

Данные многих исследований указывают на то, что большинство высокоустойчивых видов картофеля происходит из Мексики – центра происхождения патогена, т. е. из района, где проходила сопряженная эволюция растения-хозяина и паразита. Однако ряд видов южной Америки также демонстрирует высокую устойчивость к болезни (Зотеева 1984 а, б; Зотеева, Турулева, 1987). Среди южноамериканских видов, характеризующихся устойчивостью к фитофторозу, наибольший удельный вес приходится на виды, произрастающие в Боливии или имеющие большую часть ареала на территории этой страны (Zoteyeva, 2000).

Изучение устойчивости к фитофторозу при искусственном заражении

Лабораторный скрининг растений картофеля – быстрый и точный метод оценки устойчивости. Для выделения устойчивых к фитофторозу форм используют методы искусственного заражения молодых сеянцев, целых растений, клонов, отделенных долей листьев, ломтиков и целых клубней. Найдена прямая зависимость между результатами, полученными при изучении устойчивости растений в полевых условиях и при искусственном заражении (Букасов, Камераз, 1972). Лабораторное изучение является хорошим дополнением исследований устойчивости растений к фитофторозу в полевых условиях, однако следует учитывать отдельные факторы, влияющие на результаты оценки растений (Vleeshouwers et al., 1999).

Данные об устойчивости одного и того же растительного материала, полученные разными исследователями, могут расходиться из-за влияния на результаты тестов различных факторов. В связи с этим важным этапом работы является изучение их влияния на результаты оценки материала. Эта проблема широко обсуждается в литературе. Выявлено, что степень устойчивости растений картофеля к фитофторозу может варьировать в зависимости от возраста растений (Fry, Apple, 1986; Stewart, 1990), применения разных изолятов патогена (English et al., 1996), концентрации инокулюма (Stewart, 1990), химического состава почвы (Thurston, 1971). Большая роль отводится влиянию факторов окружающей среды (Stewart et al., 1996, Vleeshouwers et al., 1999).

Исследования Н. Stewart (Stewart et al., 1983) показали различия между данными оценки растений, выращенных в поле и в теплице. Приведенные ею результаты получены в основном при исследовании устойчивости селекционных сортов картофеля. Мы исследовали реакцию растений диких видов картофеля на заражение *P. infestans* в зависимости от условий их выращивания, расположения листьев на растении, а также от использования изолятов с разным составом генов вирулентности и инокулюма разных концентраций.

Результаты изучения 32 образцов 24 видов показали, что реакция растений на заражение *P. infestans* у части видов была различной в зависимости от условий выращивания растений, а также зависела от принадлежности образца к тому или иному виду (Zoteyeva, 2004). При инокулировании отделенных долей листа 21 образца 10 диких видов картофеля выявили влияние расположения листьев на разных ярусах растений на проявление устойчивости. У всех находившихся в изучении образцов отмечено более слабое поражение листьев, расположенных в верхнем ярусе растений, по сравнению с листьями, взятыми со среднего и нижнего ярусов. Очевидно, сбор листьев следует производить, строго придерживаясь определенного яруса растений. Применение изолятов *P. infestans*, различающихся по составу генов вирулентности, также приводит к различию в реакции одних и тех же растений на заражение, и, как следствие, влияет на результаты оценки (Зотеева, 2005б). В процессе изучения устойчивости к фитофторозу образцов диких видов картофеля отмечено сильное влияние агрессивности изолятов *P. infestans* и концентрации применяемого инокулюма (Zoteyeva, 1999; 2012).

Устойчивость образцов картофеля изучали, используя заражение молодых сеянцев, отделенных долей листьев и декапитированных клубней.

Заражение сеянцев. Метод заражения сеянцев широко используется в селекционной практике. Неустойчивые растения можно выбраковывать еще до высадки их в поле, что значительно сокращает объем работы по выделению устойчивых растений. Этим методом была охарактеризована устойчивость ряда образцов южноамериканских культурных видов *S. phureja* Juz. et Buk. и *S. andigenum* Juz. et Buk. Результаты оценки сеянцев показали, что в одних и тех же опытах доля пораженных растений в популяциях *S. phureja* была значительно выше, чем в популяциях *S. andigenum*. Следует отметить значительно более высокий полиморфизм *S. andigenum* по устойчивости к фитофторозу. В пределах одних и тех же образцов, наряду с поражаемыми, часто обнаруживали высокоустойчивые растения (Зотеева, 1984б, 1986; Зотеева и др., 2004б, 2007, 2009).

С использованием метода заражения сеянцев проведен анализ эффективности отбора в популяциях *S. andigenum*. Число устойчивых к фитофторозу растений в семьях двух инцухт-поколений, полученных от самоопыления устойчивых сеянцев, в сравнении с их числом в исходных популяциях, показал, что у отдельных образцов *S. andigenum* отбор по устойчивости проходит весьма эффективно (Зотеева, 2011).

Заражение отделенных долей листьев. Изучение проводили в разные годы с использованием разных по агрессивности и составу генов вирулентности изолятов *P. infestans*, а также инокулюма разных концентраций. Результаты тестов заражения листьев полностью согласовываются с данными полевой оценки. Высокая устойчивость найдена у ряда образцов, принадлежащих к центральноамериканским видам: *S. antipoviczii* Buk., *S. demissum*, *S. cardiophyllum*, *S. hougasii* Corr., *S. guerreroense*, *S. neoantipoviczii*, *S. stoloniferum*, *S. papita*, *S. polytrichon*, *S. pinnatisectum*, *S. verrucosum*, а также южноамериканским – *S. berthaultii*, *S. microdontum*, *S. simplicifolium*, *S. vernei*. В то же время, часть образцов *S. berthaultii*, *S. cardiophyllum*, *S. papita*, *S. pinnatisectum* включали относительно высокий процент поражаемых растений (Зотеева 1986, 2004а).

При использовании инокулюма повышенной концентрации ($75 \text{ sporangia/mm}^3$) отмечено сильное поражение листьев слабоустойчивых к фитофторозу видов. Наиболее явные различия по числу устойчивых растений в популяции наблюдали при оценке 10-ти образцов вида *S. chacoense*, характеризующегося, в целом, слабой устойчивостью к болезни. При применении инокулюма более слабой концентрации обнаружен широкий размах степени поражения растений, а использование инокулюма повышенной концентрации приводило к сильному поражению образцов. При использовании инокулюма стандартной концентрации в популяциях образцов *S. chacoense*, наряду с сильно поражаемыми, наблюдали растения со слабым проявлением заболевания, либо симптомы болезни отсутствовали. При использовании инокулюма стандартной концентрации в популяциях этого вида соотношение долей растений с разной степенью пораженности варьировало от 10% устойчивых до 90% неустойчивых и от 70% устойчивых до 30% неустойчивых. С повышением концентрации инокулюма число устойчивых сеянцев у образцов видов *S. chomatophyllum*, *S. pinnatisectum* и *S. polytrichon* снижалось на 10–20%, а у образцов видов *S. ajuscoense* Buk., *S. leptophyes* Bitt., *S. marinasense*, *S. oplocense* Hawk. и *S. parodii* Juz. et Buk. – почти вдвое. Высокая устойчивость при заражении инокулюмом обеих концентраций отмечена у всех тестированных образцов *S. demissum*, четырех из семи образцов *S. stoloniferum* и у изученных единичных образцов *S. guerreroense* Corr., *S. neoantipoviczii* Buk. (Zoteyeva, 2000).

Образцы *S. demissum* к-3355, к-8446; *S. microdontum* к-9726; *S. simplicifolium* к-5400; *S. neoantipoviczii* к-8505; *S. pinnatisectum* к-4455, к-4459, к-15253; *S. stoloniferum* к-3554, проявившие высокую устойчивость при заражении отделенных долей листьев в период с 1982 по 1985 гг., обладали ею также при тестировании в 1998 – 2000 гг., где применяли изоляты, выделенные из популяций *P. infestans* в этот период (Zoteyeva, 2002). По-видимому, эти образцы можно рассматривать как обладающие устойчивостью к широкому спектру рас патогена.

Заражение клубней. Несмотря на то, что в Европе и Северной Америке развитие инфекции *P. infestans* сдерживается применением фунгицидов, поражение клубней промышленно выращиваемого картофеля бывает значительным. Даже при обработке посадок картофеля высокотоксичными контактными фунгицидами пораженные клубни составляют около 20% урожая (Schwinn, Margot, 1991). Новые высокоагрессивные расы фитофторы, поражающие

листья, адаптируются к выращиваемым сортам и преодолевают их устойчивость. Аналогично ведут себя патотипы фитофторы, поражающие клубни картофеля (Bjor, Mulelid, 1991).

Наиболее эффективным и сохраняющим экологическую безопасность способом защиты клубней картофеля от поражения болезнью является повышение уровня их устойчивости. С этой целью необходимо создавать исходные родительские формы, характеризующиеся устойчивостью клубней. Изучение культурных южноамериканских видов показало, что среди образцов *S. phureja* чаще встречались формы с устойчивостью клубней, нежели листьев. Наиболее высокой устойчивостью к фитофторозу клубней характеризовались образцы *S. andigenum* из Колумбии и Боливии и образцы *S. phureja* из Колумбии, Боливии и Эквадора. Среди образцов *S. andigenum* перспективен поиск растений, сочетающих устойчивость листьев и клубней (Зотеева, 1984в; 1986; 2007).

Среди образцов диких видов наиболее устойчивыми к фитофторозу клубнями характеризовались образцы видов центральной Америки из ботанической серии *Pinnatisecta* Rydb. На мякоти клубней целиком устойчивых образцов мексиканского вида *S. pinnatisectum* отмечена некротическая реакция и отсутствие развития мицелия *P. infestans*. Высокая устойчивость клубней также найдена у ряда образцов *S. cardiophyllum* и *S. spegazzinii* (Zoteyeva, 2006). С использованием инокулюма как стандартной, так и повышенной концентрации выделены образцы видов *S. berthaultii*, *S. neoantipovichii*, *S. papita*, *S. ruiz-ceballosii*, в популяциях которых встречались растения, проявившие устойчивость клубней и листьев (Зотеева и др., 2004а, 2005). Растения, сочетающие устойчивость листьев и клубней, являются особенно ценным исходным материалом для селекции.

В популяциях межвидовых гибридов, созданных нами с участием образцов *S. demissum*, *S. guerreroense*, *S. microdontum*, *S. stoloniferum*, *S. neoantipoviczii*, *S. ruiz-ceballosii* и *S. simplicifolium*, у которых была найдена повышенная устойчивость листьев, наследуемость этого признака была весьма высокой (Зотеева, 1986; Zoteyeva 2011; Zoteyeva et al. 2011а). Часть сеянцев гибридных популяций характеризовалась также устойчивостью клубней. Растения гибридов первого поколения от скрещивания с *S. guerreroense* и *S. neoantipoviczii* с *S. tuberosum* L. формировали клубни значительно более крупного размера, чем у диких родительских форм (Zoteyeva et al., 2011b).

Заключение

Представленный обзор результатов изучения обширного материала с использованием различных методов оценки показывает, что коллекция ВИР им. Н. И. Вавилова, поддерживаемая с момента ее основания и изучаемая разными поколениями исследователей, весьма богата источниками устойчивости к одной из наиболее вредоносных болезней картофеля – фитофторозу. У части образцов южноамериканских культурных, а также диких видов картофеля отмечена повышенная устойчивость к болезни и листьев, и клубней. Выделены образцы, способные передавать устойчивость гибридным потомствам. Использование в селекционных программах исходного растительного материала, полученного на основе выделенных источников устойчивости, может привести к значительному прогрессу в создании фитофтороустойчивых сортов картофеля.

Список литературы

- Букасов С. М., Камераз А. Я. Селекция и семеноводство картофеля. Л.: Колос, 1972. 359 с.
- Веденяпина Е. Г., Зотеева Н. М., Патрикеева М. В. *Phytophthora infestans* в Ленинградской области: гены вирулентности, типы совместимости и жизнеспособность ооспор // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. Вып. 6. С. 77–85.
- Зотеева Н. М. Дикорастущие виды картофеля, устойчивые к фитофторозу // Научно-технический бюллетень ВИР. 1984а. Вып. 144. С. 57-58.
- Зотеева Н. М. Источники устойчивости к фитофторозу среди диплоидных видов картофеля // Научно-технический бюллетень ВИР. 1984б. Вып. 145. С. 31-36.

- Зотеева Н. М. Устойчивость к фитофторозу клубней культурных диплоидных видов картофеля. // Научно-технический бюллетень ВИР. 1984в. Вып. 145. С. 56-57.
- Зотеева Н. М. Выделение источников устойчивости к *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary среди дикорастущих и культурных видов картофеля: Автореф. дис. ... канд. с.х. наук. Л.: ВИР, 1986. 16 с.
- Зотеева Н. М. Коллекция картофеля ВИР – ценный генофонд для селекции на фитофтороустойчивость // Научно-технический бюллетень ВИР. 1988. Вып. 181. С. 51-57.
- Зотеева Н. М. Виды рода *Solanum* L. секции *Petota* Dumort. как источники обогащения генофонда культурного картофеля: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб.: ВИР, 2005а. 39 с.
- Зотеева Н. М. Факторы, влияющие на результаты оценки образцов картофеля в тестах искусственного заражения *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary // Сборник тезисов международного совещания по иммунитету растений. СПб, 5-10 декабря 2005 г. 2005б. С. 443-445.
- Зотеева Н. М. Эффективность отбора по устойчивости к фитофторозу в разных ботанических формах южноамериканского культурного вида картофеля *Solanum andigenum* Juz. et Buk. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. 2011. Т. 168. С. 134-143.
- Зотеева Н. М., Турулева Л. М. Дикорастущие виды картофеля – генетические источники устойчивости к фитофторозу // Сб. науч. трудов по прикл. бот., ген. и сел. 1987. Т. 115. С. 27-34.
- Зотеева Н. М., Хжановска М., Евстратова Л. П., Фасулати С. Р., Юсупов Т. М. Устойчивость образцов диких видов картофеля к болезням и вредителям // Каталог мировой коллекции ВИР. СПб., 2004а. Вып. 761. 88 с.
- Зотеева Н. М., Куру С. Д., Палеха С. В., Чалая Н. А. Источники устойчивости к *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary культурных южноамериканских видов картофеля // Вестник Российской Академии Сельскохозяйственных наук. 2004б. № 5. С. 30-32.
- Зотеева Н. М., Зимнох-Гузовска Е. Новый метод оценки устойчивости клубней картофеля к фитофторозу // Микология и фитопатология. 2004в. Т. 38. Вып. 1. С. 89-93.
- Зотеева Н. М., Куру С. Д., Палеха С. В. Перспективность использования образцов южноамериканских культурных видов картофеля в селекции на фитофтороустойчивость // Тезисы II Вавиловской международной конференции «Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке». 26-30 ноября 2007 г. СПб., 2007. С. 77-78.
- Зотеева Н. М., Куру С. Д., Палеха С. В., Фомина В. Е. Устойчивость к фитофторозу образцов южноамериканских культурных видов и сортов картофеля в лабораторном изучении // Матер. науч. конф. «Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения». Июль 2009. СПб., 2009. С. 70-75.
- Appel R., Adler N., Habermeyer J. A. Method for the artificial inoculation of potato tubers with *Phytophthora infestans* and polymerase chain reaction assay of latently infected sprouts and stems // Phytopathology. 2001. V.149. P. 287-292.
- Bjor T. Testing the resistance of potato genotypes to tuber late blight // Potato Res. 1987. V. 30. P. 525-532.
- Bjor T., Mulelid K. Differential resistance to tuber late blight in potato cultivars without R genes // Potato Res. 1991. V. 34. P. 3-8.
- Drenth A., Goodwin S. B., Fry W. E., Davidse L. C. Genotypic diversity of *Phytophthora infestans* in the Netherlands revealed by DNA polymorphisms // Phytopathology. 1993. V. 83. P. 1087-1092.
- Flier W. G., Turkensteen L. J., Bosch G. B. M., van den Vereijken P. F. G., Mulder A. Differential interaction of *Phytophthora infestans* on tubers of potato cultivars with different levels of blight resistance // Plant Pathol. 2001. V. 50. P. 292-301.
- Fry W. *Phytophthora infestans*: the plant (and R gene) destroyer // Mol. Plant Path. 2008. V. 9. P. 385-402.
- Fry W. E., Apple A. E. Disease management implication of age-related changes in susceptibility of potato foliage to *Phytophthora infestans* // American Potato J. 1986. V. 63. P. 47-55.
- Fry W. E., Goodwin S. B., Matuszak J. M., Spielman L. J., Milgroom M. G., Drenth A. Population genetics and intercontinental migration of *Phytophthora infestans* // Annual Rev. of Phytopath. 1992. V. 30. P. 107-129.
- Inglis D. A., Johnson D. A., Legard D. E., Fry W. E., Hamm P. B. Relative resistances of potato clones in response to new and old populations of *Phytophthora infestans* // Plant Dis. 1996. V. 80. P. 575-578.
- Schwinn F.J., Margot P. Control with chemicals // Advances in Plant Pathol. / Ed. D. S. Ingram, P. H. Williams. London, Acad. Press. 1991. V. 7. P. 193-224.
- Spielman L. J., Drenth A., Davidse L. C., Sujkowski L., Tooley P. W., Fry W. E. A second world-wide migration and population displacement of *Phytophthora infestans* // Plant Pathol. 1991. V. 40. P. 422-430.
- Stewart H. E. Effect of plant age and inoculum concentration on expression of major gene resistance to *Phytophthora infestans* // Mycol. Res. 1990. V. 94. P. 823-826.

- Stewart H. E., Flavell P. H., McCalmont D. C., Wastie R. L. Correlation between glasshouse and field test for resistance to foliage blight caused by *Phytophthora infestans* // Potato Res. 1983. V. 26. P. 41-48.
- Stewart H., Wastie R. L., Bradshaw J. E. Susceptibility to *Phytophthora infestans* of field – and glass-house-grown potato tubers // Potato Res. 1996. V. 39. P. 283-288.
- Sujkowski L. S., Goodwin S. B., Dyer A. T., Fry W. E. Increased genotypic diversity via migration and occurrence of sexual reproduction of *Phytophthora infestans* in Poland // Phytopathology. 1994. V. 84. P. 201-207.
- Thurston H. D. Relationship of general resistance: Late blight of potato // Phytopathology. 1971. V. 61. P. 620-626.
- Widmark A. K, Andersson B, Cassel-Lundhagen A, Yuen M. S. J. E. *Phytophthora infestans* in a single field in southwest Sweden early in spring: symptoms, spatial distribution and genotypic variation // Plant Pathol. 2007. V. 56. P. 573–579.
- Vleeshouwers V. G. A. A., Dooijeweert W. van, Keizer L. C. P., Sijpkens L., Govers F., Colon L. T. A laboratory assay for *Phytophthora infestans* resistance in various *Solanum* species reflects the field situation // Eur. J. Plant Pathol. 1999. V. 105. P. 241-250.
- Zarzycka H. Оценка устойчивости к *Phytophthora infestans* методом заражения ломтей или целых клубней картофеля // Монография i rozprawy naukowe 10b/ 2001. Radzikow. IHAR. P. 85-87.
- Zoteyeva N. M. Progress Report of Collaborative Project in Potato Late Blight Control (CEEM). Cornell University, 1999. App 4.
- Zoteyeva N. M. Wild potato species from the VIR collection as source of resistance to late blight // Potato, global research and development. Eds. P. Khurava, G. Shekhawat, B. Singh, S. Pandey. Indian Potato Association. 2000. V. 1. P. 85-94.
- Zoteyeva N. M. Resistance to *Phytophthora infestans* of wild potato species accessions in two remote time periods. // Abstract of GILB'02 Conference. «Late blight: Managing the Global threat». July 11-13, 2002. Hamburg, Germany. P. 40-41.
- Zoteyeva N. M. Expression of resistance to *Phytophthora infestans* in climatic chamber-, screenhouse- and field-grown wild potato species in detached leaflet assay // Plant Breed. Seed Sci. 2004. V. 50. P. 129-136.
- Zoteyeva N. M. Frequency of genotypes with tuber resistance to *Phytophthora infestans* in wild potato species // Proceeding of the ninth workshop of an European network for development of an integrated control strategy of potato late blight. Tallinn, Estonia. October 19-23, 2005. PRO-Special Report nr. 11. Eds C. E. Westerdijk, H. T. A. M. Schrepers. 2006. P. 281-290.
- Zoteyeva N. M. Assessment of foliar and tuber resistance in *Solanum neoantipoviczii* Buk. × *S. phureja* Juz. et Buk. hybrid populations using different isolates of *Phytophthora infestans* // Poster presentation. EuroBlight workshop. October 9-12, 2011. St. Petersburg, Russia.
- Zoteyeva N. M. Resistance to Pathogens of the Potato Accessions from the Collection of N. I. Vavilov Institute of Plant Industry (VIR). 2012. American Journal of Potato Research. 2012. <http://www.DOI.10.1007/s12230-012-9252-5>.
- Zoteyeva N. M., Patrikeyeva M. V. Characterization of *Phytophthora infestans* isolates sampled during two epidemic seasons for virulence and mating type // Тезисы межд. конф. «Информационные системы диагностики, мониторинга и прогноза важнейших сорных растений, вредителей и болезней с. х. культур». 12-16 мая 2008 г. СПб., 2008. С. 109-111.
- Zoteyeva N. M., Patrikeyeva M. V. Phenotypic characterization of North-West Russian populations of *Phytophthora infestans* (2003-2008) // Proceeding of the twelfth Euro-Blight workshop. France, Arras. May 3-6, 2010. P. 213-216.
- Zoteyeva N., Carlson-Nilsson U. Resistance to *Phytophthora infestans* in eleven interspecific potato hybrids //Abstract book of The 18th Triennial Conference of the European Association for Potato Research. Finland, Oulu. July 24-29, 2011. 2011a. P. 249.
- Zoteyeva N., Skrabule I., Carlson-Nilsson U. Tuber formation in progenies derived from two short-day dependent Mexican potato species resistant to *Phytophthora infestans* // Abstr. book of The 18th Triennial Conference of the European Association for Potato Research. Finland, Oulu. July 24-29, 2011. 2011b. P. 248.

ИСТОЧНИКИ ЭФФЕКТИВНОЙ УСТОЙЧИВОСТИ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ И ЕЕ РОДИЧЕЙ К ГРИБНЫМ БОЛЕЗНЯМ – ПОИСК, СОЗДАНИЕ И ИСПОЛЬЗОВАНИЕ В СЕЛЕКЦИИ

Л.Г. Тырышкин¹, В.В. Сюков², В.Г. Захаров³, Е.В. Зуев¹, М.Э. Гашимов¹, М.А. Колесова¹,
Н.Н. Чикида¹, М.А. Ершова¹, М.Х. Белоусова¹

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: tyryshkinlev@rambler.ru

² Самарский научно-исследовательский институт сельского хозяйства имени Н.М. Тулайкова
Россельхозакадемии, Безенчук, Россия, e-mail: vsyukov@mail.ru

³ Ульяновский научно-исследовательский институт сельского хозяйства Россельхозакадемии,
пос. Тимирязевский, e-mail: ulniish@mail.ru

Резюме

Изучили устойчивость образцов мягкой пшеницы, редких видов рода *Triticum* L. и видов рода *Aegilops* L. к листовой ржавчине, темно-бурой листовой пятнистости и септориозу. Доказано, что генетическое разнообразие по эффективной резистентности к данным болезням у видов рода *Triticum* крайне узко. С помощью индукции соматональной изменчивости выделены устойчивые к болезням линии яровой пшеницы. Кратко обсуждаются возможные направления использования выделенных источников устойчивости в селекции мягкой пшеницы.

Ключевые слова: пшеница, эгилопсы, соматоклоны, листовая ржавчина, септориоз, темно-бурая листовая пятнистость, устойчивость

SOURCES OF EFFECTIVE RESISTANCE TO FUNGAL DISEASES IN WHEAT AND ITS RELATIVES – SEARCH, CREATION AND USE IN BREEDING

L.G. Tyryshkin¹, V.V. Syukov², V.G. Zaharov³, E.V. Zuev¹, M.E. Gashimov¹,
M.A. Kolesova¹, N.N. Chikida¹, M.A. Ershova¹, M.H. Belousova¹

¹ N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: tyryshkinlev@rambler.ru

² Tulaykov Samara's Research Institute of Agriculture, RAAS, Bezenchuk, Russia, e-mail: vsyukov@mail.ru

³ Ul'yanovskii Research Institute of Agriculture, RAAS, pos. Timiryazevskii, e-mail: ulniish@mail.ru

Summary

Bread wheat, rare *Triticum* L. species and *Aegilops* L. species samples were studied for resistance to leaf rust, dark-brown leaf spot blotch and septoriosiis. Genetic diversity for the resistance has been proven to be very narrow in *Triticum* genus. Spring wheat lines with resistance to the diseases were created with induction of somaclonal variability. The use of identified sources of resistance in bread wheat breeding is under brief discussion.

Key words: wheat, aegilops, somaclones, leaf rust, septoriosiis, dark-brown leaf spot blotch, resistance

Введение

Мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.) – важнейшая зерновая культура в мировом сельскохозяйственном производстве. Одним из главных факторов снижения урожая и его качества является поражение грибными болезнями, в том числе листовой ржавчиной (возбудитель *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Erikss.), септориозом (*Stagonospora nodorum* Berk.), темно-бурой листовой пятнистостью (*Bipolaris sorokiniana* Shoem.). Несмотря на разработку

различных методов борьбы с данными заболеваниями (агротехнический, химический и др.) хорошо известно, что наиболее экономически выгодным и экологически безопасным способом защиты пшеницы от болезней является возделывание устойчивых сортов. На первом этапе создания таких сортов необходим поиск источников устойчивости, т.е. форм, защищенных ранее не использованными в селекции генами резистентности, способных передавать признак при гибридизации.

Экономическая значимость вышеперечисленных болезней обусловила проведение многочисленных экспериментов по изучению устойчивости к ним, наследованию признака высокой резистентности, а в ряде случаев и к идентификации эффективных генов устойчивости. Кроме того, родичи пшеницы рассматриваются как резервуар генов эффективной устойчивости к болезням, которые могут быть переданы в генофонд культурного вида при интрогрессивной гибридизации.

Цель настоящей работы – скрининг образцов родов *Triticum* L. и *Aegilops* L. по устойчивости к листовой ржавчине, септориозу и темно-бурой листовой пятнистости и идентификация генотипов, защищенных ранее неизвестными генами эффективной резистентности.

Материалы и методы

Материалом исследований служили образцы мягкой пшеницы, других видов рода *Triticum*, рода *Aegilops*, а также линии соматклонов образцов пшеницы, полученных в каллусных культурах *in vitro*, инициированных из незрелых зародышей. В набор образцов мягкой пшеницы были включены новейшие поступления коллекции, местные формы и образцы, обладающие устойчивостью к изучаемым болезням по литературным данным.

При оценке ювенильной устойчивости 15–30 семян каждого образца высевали в кюветы на смоченную водой вату. Кюветы с наклонившимися семенами переносили на светостановку с освещенностью 2500 люкс и температурой 20–22°C.

Интактные растения в стадии 1–2 листьев опрыскивали из пульверизатора водными суспензиями спор возбудителей болезней.

При изучении устойчивости к листовой ржавчине для инокуляции использовали сборную популяцию *P. recondita* f. sp. *tritici* (смесь сборов с нескольких восприимчивых сортов пшеницы, Северо-Западный регион России) (концентрация уредоспор – 40 тыс./мл). Зараженные растения накрывали полиэтиленовой пленкой на одни сутки. Типы реакции учитывали на 12-й день после заражения по шкале Mains, Jackson (1926), где 0 – отсутствие симптомов; 0; – некротические пятна без пустул; 1 – очень мелкие пустулы, окруженные некрозом; 2 – пустулы среднего размера, окруженные некрозом или хлорозом; 3 – крупные пустулы без некроза; е.п. – единичные пустулы без некроза; х – на одном листе присутствуют пустулы разных типов. Баллы 0, 0; и 1 соответствуют высокой устойчивости, 2, еп. и х – среднему уровню устойчивости и 3 – восприимчивости.

При изучении устойчивости к темно-бурой листовой пятнистости для инокуляции использовали высоко агрессивный штамм «Т» *B. sorokiniana* (концентрация конидий – 50 тыс./мл), а в ряде случаев сборную популяцию патогена (смесь изолятов, выделенных из пораженных листьев пшеницы; Северо-Западный регион России). Зараженные растения накрывали полиэтиленовой пленкой. Учет поражения проводили на 7-й день после инокуляции по 7-и балльной шкале, где 0 – отсутствие симптомов поражения, 1, 2, 3, 4 – поражено 10, 20, 30, 40 % листовой поверхности, 5 – поражено более 50 % листовой поверхности, 6 – гибель листа (Тырышкин, 2008). Образцы с баллами поражения 5–6 относили к восприимчивым, 3–4 – среднеустойчивым, 0–2 – высокоустойчивым.

При оценке поражаемости септориозом растения инокулировали суспензией спор смеси 7-и изолятов *S. nodorum* (концентрация 10 млн. спор/мл). Изоляты гриба были любезно предоставлены ведущим научным сотрудником Института генетики и цитологии РАН Белоруссии А. А. Булойчиком, ведущим научным сотрудником ВНИИ фитопатологии Т. М.

Коломицею. Учет поражения проводили на 7-й день после инокуляции по 7-и балльной шкале, где 0 – отсутствие симптомов поражения, 1, 2, 3, 4 – поражено 10, 20, 30, 40 % листовой поверхности, 5 – поражено более 50 % листовой поверхности, 6 – гибель листа (Тырышкин, Колесова, 2008). Образцы, пораженные на баллы 5–6 считали восприимчивыми, 3–4 среднеустойчивыми, 0–2 высокоустойчивыми.

Возрастную устойчивость изучали в полевых условиях на естественных инфекционных фонах при инокуляции растений в стадии флаг-листа соответствующими патогенами либо опрыскиванием суспензиями спор возбудителей болезней, либо методом микрокамер. Образцы, выделившиеся по возрастной устойчивости, оценивали не менее чем 3 года.

Генетический контроль высокого уровня устойчивости к болезням проводили методом гибридологического анализа. Проводили скрещивания устойчивых форм с восприимчивыми, устойчивых образцов с носителями известных генов (в случае изучения генетического контроля мягкой пшеницы к листовой ржавчине), устойчивых образцов между собой (при изучении генетического контроля *Ae. tauschii* Coss. к болезням). Анализ устойчивости F_1 и расщепления по устойчивости к болезням проводили в поколениях F_2 и/или F_3 при инокуляции патогенами интактных растений.

Идентификацию генов устойчивости к листовой ржавчине проводили также с помощью фитопатологического теста. Отрезки листьев, устойчивых к популяции возбудителя образцов, заражали клонами *P. recondita* f. sp. *tritici*, вирулентными к генам устойчивости *Lr* 9, 19, 24, 41. Поскольку взаимодействие в системе пшеница – возбудитель листовой ржавчины подчиняется постулату Флора «ген-на-ген» (Flor, 1956), предполагали, что образец, восприимчивый к клону патогена, вирулентному к конкретному гену устойчивости, имеет функциональный аллель этого гена.

Для идентификации генов устойчивости *Lr* 9 у образцов U геномной группы рода *Aegilops* и гена *Lr* 41 D геномной группы этого рода проводили ДНК маркирование устойчивых и восприимчивых к ржавчине образцов. ДНК выделяли из листьев проростков по методике, предложенной К. Эдвардсом с соавторами (Edwards et al., 1991), с модификациями (Дорохов, Клоке, 1997). Концентрацию ДНК определяли с помощью спектрофотометра SmartSpec Plus (BIO RAD) и доводили до 50 нг/мкл путем добавления деионизированной воды. Для ПЦР-анализа использовали пары праймеров к STS локусу J13, тесно сцепленному с геном *Lr* 9 у мягкой пшеницы (Schachermayr et al., 1994), и SSR локусу *Xgdm35*, сцепленному у мягкой пшеницы с геном *Lr* 41 (Singh et al., 2004). Полимеразную цепную реакцию проводили в амплификаторе фирмы Perkin Elmer по протоколам, рекомендуемым в оригинальных статьях. Амплифицированные фрагменты разделяли электрофорезом в 3% агарозном геле в 1×TBE буфере; гели окрашивали этидиум бромидом и фотографировали в ультрафиолетовом свете. Для оценки размера амплифицированных фрагментов использовали маркер Fast ruler Middle range (Fermentas).

Результаты и обсуждение

Большинство образцов мягкой пшеницы из мировой коллекции ВИР, описанных в отечественной литературе как высокоустойчивые к листовой ржавчине в ювенильной стадии онтогенеза (Мягкова и др., 1981; Одинцова и др., 1982; Одинцова и др., 1990; Лоскутова и др., 2000), а также как защищенные новыми эффективными генами резистентности (Safas, к-58835, к-58837, к-58838, к-58839, Л 501, Л 500, Л 592, и-429309, и-429236, HD 2307, Frederick, Parker, Parker 5, Co 725055, Co 725082, F₂H-296, Purdue 6693, к- 58840, Harihikari, к-51070, к-48198 (Аманов, Одинцова, 1985; Вьюшков, 1998; Кривченко и др., 1990; Лапочкина и др., 1996; Макарова, 1994; Макарова, Одинцова, 1990; Михайлова, 2006; Mikhailova, Gulyaeva, 1996; Одинцова и др., 1990; Радченко, Одинцова, 2012; Танкиманова и др., 1993; Христов, 1981; Шулембаева, 2004), были восприимчивы к болезни в настоящем исследовании. Подтвердили высокий уровень проростковой устойчивости одиннадцать образцов. Ме-

тодом гибридологического анализа и/или фитопатологического теста показано, что сорта Тулайковская 5, STW 646252, Torres, Collin, Mc Nair 23 и Payne защищены геном *Lr 24*; Hand, Эритроспермум-609, Эритроспермум 14/83 – геном *Lr 19*, а TR/55P 6628, АНК-2 – геном *Lr 9*. У сорта Тулайковская 5 ген *Lr 24* расположен в локусе, отличном от локуса данного гена у почти изогенной линии сорта Thatcher (Тырышкин, 2006, 2007).

Из образцов *T. aestivum* новейших поступлений коллекции ВИР сто три были устойчивы к листовой ржавчине на всех стадиях онтогенеза. Методом фитопатологического тестирования (а в ряде случаев и гибридологического анализа) показано, что все они защищены известными генами резистентности *Lr 24* (например: MN 81330, Лавина, Фаворит, Воевода), *Lr 19* (например: Л 503, Добрыня, Юлия, Волгоуральская), *Lr 9* (например: Тулеевская, Ольга, Лавруша, Челябинка 75) и *Lr 41* (KS90WGRC10). Поскольку три первых гена широко использовались в селекции мягкой пшеницы на устойчивость к листовой ржавчине в нашей стране, и в ряде регионов они уже потеряли свою эффективность (Вьюшков, 1998; Маркелова, 2007; Мешкова и др., 2008), представляется нецелесообразным дальнейшее создание сортов, имеющих только один из этих генов. Однако они могут быть использованы в селекционном процессе путем их пирамидирования. Наиболее рационально при этом контролировать наличие у конкретного растения или линии нескольких генов резистентности с помощью ДНК-маркирования. При этом необходимо предварительно доказать тесную сцепленность конкретного гена устойчивости и его ДНК-маркера у каждой из родительских форм.

Среди образцов яровой местной пшеницы форм, устойчивых к листовой ржавчине в проростковой стадии, не было выявлено (Тырышкин и др., 2007). Поскольку в работе присутствовало большое количество образцов из различных регионов мира (2103 образца из 68 стран, включая описанные в литературе как устойчивые к ржавчине), мы предполагаем, что поиск форм местной пшеницы, резистентных к данной болезни в ювенильной стадии роста растений, бесперспективен.

В потомстве растений-регенерантов сорта Spica были выделены линии, устойчивые к ржавчине на всех стадиях онтогенеза растений, и методом гибридологического анализа показано наличие у них двух генов резистентности (Тырышкин, 2007). Проверка устойчивости 4-х линий в нескольких регионах России (Западная Сибирь, Среднее Поволжье, Северный Кавказ) показала, что их гены устойчивости эффективны против широкого спектра рас *P. triticina* и, очевидно, представляют интерес для селекции. Рецессивный характер наследования резистентности позволит отбирать в расщепляющихся популяциях гомозиготные устойчивые генотипы растений.

Среди редких видов рода *Triticum* высоким уровнем ювенильной устойчивости к листовой ржавчине характеризовались образцы *T. timopheevii* Zhuk. и *T. militinae* Zhuk. et Migush. (Тырышкин, 2007). Восприимчивость к болезни образцов синтетических гексаплоидных видов *T. kiharae* Dorof. et Migusch. и *T. miguschovae* Zhir. позволила предположить супрессию устойчивости, контролируемой геномами A либо G *T. timopheevii* и *T. militinae*, геномом D *Ae. tauschii*, и поставить под сомнение возможность создания высокоустойчивых к листовой ржавчине в ювенильной стадии развития форм мягкой пшеницы за счет интрогрессии генов резистентности от этих видов (Tyryshkin et al., 2005). Однако следует признать, что данная супрессия может быть характерной только для конкретных пар родительских форм синтетических видов и отсутствовать при гибридизации этих видов с другими представителями *Ae. tauschii* либо с мягкой пшеницей. Последнее предположение косвенно опровергает результаты гибридологического анализа устойчивости образцов *T. timopheevii*: показано, что все образцы вида имеют, по крайней мере, один идентичный ген резистентности, а для четырех образцов доказан моногенный контроль высокого уровня ювенильной устойчивости к листовой ржавчине (Тырышкин, 2012).

В результате изучения ювенильной устойчивости к ржавчине 1451 образца 21 вида рода *Aegilops* L. (C, D, M, N, S, U – геномные виды) высокорезистентные формы были выделены у *Ae. tauschii* (8 образцов), *Ae. cylindrica* Host. (2 образца), *Ae. aucheri* Boiss. (18 об-

разцов), *Ae. longissima* Schweinf. et Muschl. (1 образец), *Ae. speltoides* Tausch. (82 образца) *Ae. umbellulata* Zhuk. (8 образцов), *Ae. heldreichii* Boiss. (4 образца), образец *Ae. uniaristata* Vis. (1 образец), *Ae. comosa* Sm. in Sibth. et Sm. (2 образца), *Ae. caudata* L. (10 образцов), *Ae. biuncialis* Viz. (11 образцов), *Ae. columnaris* Zhuk. (2 образца), *Ae. geniculata* Roth. (1 образец), *Ae. triuncialis* L. (3 образца) (Колесова, 2007; Эзе, Тырышкин, в печати).

Методом гибридологического анализа показано, что все устойчивые к листовой ржавчине образцы эгилопсов D-геномной группы (кк-79, 249, 427, 428, 624, 729, 1959, 3299 *Ae. tauschii* и кк-1214, 3058 *Ae. cylindrica*) имеют по одному доминантному гену резистентности и гены устойчивости образцов внутри видов идентичны (Колесова, 2007). Результаты фитопатологического теста указывают на то, что все образцы защищены геном *Lr 41*, уже переданным в геном мягкой пшеницы. Полученные данные указывают на нецелесообразность вовлечения образцов данных видов из коллекции ВИР в интрогрессивную гибридизацию с мягкой пшеницей с целью создания генотипов, устойчивых к данной болезни.

У выделенных по устойчивости к листовой ржавчине образцов 5 видов эгилопсов U-геномной группы провели фитопатологический тест для идентификации гена *Lr 9* (передан в геном мягкой пшеницы от *Ae. umbellulata*). Все образцы *Ae. umbellulata*, резистентные к популяции *P. triticina* (кк-223, 1461, 816, 2306, 2745, 3287, 3292, 3312 и 3325), были восприимчивы к клонам, вирулентным к данному гену, что с высокой степенью вероятности указывает на то, что их устойчивость к популяции контролируется только геном *Lr 9*. В связи с этим вовлечение данных форм в процесс интрогрессивной гибридизации с мягкой пшеницей, с нашей точки зрения, нецелесообразно.

Согласно данным фитопатологического теста ген *Lr 9* присутствует также у образцов к-4092 *Ae. biuncialis*, к-4585 *Ae. triuncialis* и к-4250 *Ae. columnaris*. Растения следующих форм: кк-4092, 4314, 4315, 4148, 4157, 4158, 4180, 4193, 4195, 4202, 4208 *Ae. biuncialis*; кк-4225, 4250 *Ae. columnaris*; кк-4199, 4581, 4585 *Ae. triuncialis* и к-4358 *Ae. geniculata* – были устойчивы как к популяции, так и клонам *P. triticina*, что доказывает наличие у них гена (ов) устойчивости, отличных от *Lr 9*. Следовательно, они, несомненно, интересны для использования в селекции пшеницы на устойчивость к данной болезни. До начала работ по интрогрессивной гибридизации, с нашей точки зрения, необходимо изучение генетического контроля данных форм и определение идентичности их генов устойчивости для предотвращения переноса одного и того же гена от разных образцов эгилопсов.

С целью изучения возможности использования ДНК-маркера для идентификации гена *Lr 41* у образцов рода *Ae. tauschii* провели ПЦР с праймерами к микросателлитному локусу *Xgdm35*, тесно сцепленному с данным геном у мягкой пшеницы (Singh et al., 2004). У 7 образцов из 18 изученных не выявлены амплифицированные фрагменты; у 11 выявлен полиморфизм: длина фрагмента варьировала от 170 до 222 п.о. Не обнаружено связи наличия/отсутствия фрагментов амплификации и их размеров с устойчивостью образцов к листовой ржавчине. Так, у образцов кк-427, 428, 624, 729, 1959, 3299, которые по результатам гибридологического и фитопатологического анализа имеют ген *Lr 41*, не выявлено фрагментов амплификации размером 190 п.о. (типичен для генотипа мягкой пшеницы KS90WGRC10 с геном *Lr 41*), и, наоборот, у восприимчивого к ржавчине образца к-3697 данный продукт амплификации присутствует (табл.).

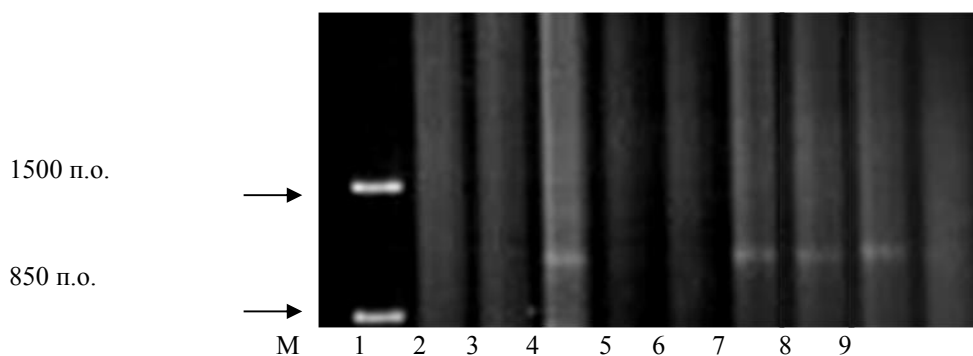
Аналогично для изучения возможности использования ДНК-маркера для идентификации гена *Lr 9* у образцов эгилопсов U-геномной группы проводили ПЦР с праймерами к STS локусу J13, диагностирующему данный ген устойчивости у образцов мягкой пшеницы (Schachermayr et al., 1994). Продукт амплификации ДНК размером 1110 п.о. (типичен для образцов мягкой пшеницы, имеющих ген устойчивости *Lr 9*) выявлен у 3-х образцов *Ae. umbellulata* из 7-и изученных – кк-1461, 3287, 3294 (рис.), причем последний был восприимчив к популяции возбудителя ржавчине и, следовательно, не может иметь данный ген резистент-

ности. У образцов кк-3325, 3312, 2745 отсутствовал фрагмент амплификации ДНК, но по результатам фитопатологического теста они имеют ген *Lr9*.

Полученные результаты указывают на невозможность надежной идентификации функциональных аллелей генов устойчивости к листовой ржавчине у образцов *Aegilops* путем ДНК-маркирования с использованием ПЦР, что подтверждает ранее сделанное заключение о неприменимости данного подхода при определении наличия у образца конкретного гена резистентности, за исключением тех случаев, когда ген передан конкретному виду недавно и точно известно, что такая интрогрессия была однократной (Тырышкин, 2010, 2011).

Характеристика образцов *Ae. tauschii* по устойчивости к листовой ржавчине и длине амплифицированного фрагмента микросателлитного локуса *Xgdm35*

| № по каталогу ВИР | Тип реакции на заражение, инокулюм | | Длина фрагмента амплификации |
|----------------------|------------------------------------|--------------------------------------|---------------------------------|
| | популяция | клон, вирулентный к гену <i>Lr41</i> | |
| 79 | 0 | 3 | 190 |
| 249 | 0 | 3 | 190 |
| 427 | 0 | 3 | 217 |
| 428 | 0 | 3 | 222 |
| 624 | 0 | 3 | нет |
| 729 | 0 | 3 | 178 |
| 1959 | 0 | 3 | 178 |
| 3299 | 0 | 3 | нет |
| 771 | 3 | 3 | 199 |
| 1099 | 3 | 3 | нет |
| 1218 | 3 | 3 | нет |
| 1954 | 3 | 3 | нет |
| 2377 | 3 | 3 | нет |
| 3683 | 3 | 3 | нет |
| 3697 | 3 | 3 | 190 |
| 3700 | 3 | 3 | 185 |
| 3708 | 3 | 3 | 195 |
| 4056 | 3 | 3 | 170 |



Продукты амплификации с использованием праймеров J 13 к STS локусу, сцепленному с геном устойчивости пшеницы к листовой ржавчине *Lr 9*.

M – маркер молекулярного веса, 2 – Thatcher, 3 – ThLr9. Образцы *Ae. umbellulata*, имеющие ген *Lr 9*: 1 – 3325, 5 – к-3312, 6 – к-1461, 8 – к-3287, 9 – к-2745. Образцы *Ae. umbellulata*, у которых *Lr 9* отсутствует: 4 – к-2029, 7 – к-3294.

При оценке возрастной устойчивости к листовой ржавчине 266 образцов яровой мягкой пшеницы коллекции ВИР, ранее описанных как высокорезистентные на искусственных (Горелик, 1974; Макарова, 1987; Масуд, 1973; Мешкова, 1979; Умаров, 1985; Христов, 1981; Швидченко, 1981; Юсупов, 1992) и естественных инфекционных фонах (Амелин, 1985; Антошина, 2000; Вавенков, 1975; Вьюшков, 1998; Глуховцева, 1982; Денисюк, 1975; Ермолаева, 1984; Зинченко, 1986; Зеленский, 2001; Ишакулов, 1975; Иванова, 2000; Коберницкий, 1991; Лоскутов, 1985; Мельников, 1974; Медведев, 1983; Мешков, 1989; Новикова, 1969; Никифоров, 1976; Новоселова, 1979; Орлова, 1975; Пушкина, 1973; Саурмельх, 1986; Сафина, 1988; Смирнов, 1976; Тихомиров, 1980; Тысленко, 1981; Хамитов, 1979; Харькова, 1954, Шахмедов, 1992; Шумейко, 1971), только 2 сорта Chris и Cocolaque F 75 были классифицированы как относительно слабопоражающиеся болезнью в стадии флаг-листа и восприимчивые в проростковой стадии. Устойчивость данных сортов контролируется комбинацией генов возрастной резистентности *Lr 13* и *Lr 34* (McIntosh et al., 2003), которая уже широко использовалась в селекции (Kolmer, 2001; Roelfs, 1988).

Одним из возможных путей поиска доноров эффективной возрастной устойчивости к листовой ржавчине в литературе рассматривается изучение местных пшениц. Данный подход позволил неоднократно выделять образцы местной пшеницы, резистентные к болезни (Аманов, Одинцова, 1985; Михайлова, 2006; Михайлова, Богуславский, 1984; Obert et al., 2005). В данном исследовании описанные как устойчивые к листовой ржавчине образцы Хулуго, Лагодехис Грдзелтава, Доли Пури, Корбоули Доли, Гомборула (Михайлова, 2006; Михайлова, Богуславский, 1984) и сорт Safas (Аманов, Одинцова, 1985) были высоковосприимчивы как на естественном, так и искусственном инфекционных фонах. Также как восприимчивые классифицированы 78 образцов местной пшеницы, которые по данным отдела генетических ресурсов пшеницы ВИР, слабо поражались листовой ржавчиной не менее чем в 2 сезона вегетации на поле Пушкинского филиала ВИР.

При изучении нового набора местной яровой пшеницы из 2100 образцов по результатам однолетней оценки на жестком искусственном инфекционном фоне выделены 42 формы, по результатам 2-х летней оценки – 38 образцов, а по результатам оценки в течение 3-х лет – 24 образца из Казахстана (кк-36699, 37174 и др.) (Курбанова, 2011). Данные образцы подтвердили слабую поражаемость ржавчиной в условиях Западной Сибири, Среднего Поволжья и Северного Кавказа (максимальное развитие ржавчины на флаг-листьях не превышало 5%).

Полученные результаты указывают на то, что для надежного выделения источников возрастной устойчивости к данной болезни (и другим болезням) необходимо не менее чем 3-х летнее изучение резистентности на искусственных инфекционных фонах; очевидно, что при оценке пораженности болезнью на естественных фонах развития болезней этот срок должен быть увеличен до 5–6 лет.

Методом гибридологического анализа и модифицированного фитопатологического теста (Тырышкин, Курбанова, 2009) было доказано, что все выделенные устойчивые образцы местной пшеницы защищены двумя рецессивными комплементарными генами, один из которых *Lr13*; гены всех форм идентичны. Мы предполагаем, что в селекции на устойчивость к листовой ржавчине наиболее рационально данную комбинацию генов использовать в сочетании с эффективным геном (генами) ювенильной устойчивости.

Высоким уровнем возрастной резистентности к листовой ржавчине (поражение флаг-листа менее 10%) по результатам многолетних испытаний обладают сорта Симбирцит, Экада 70, Маргарита, Экада 66, Экада 97, Ульяновская 100 и линии (644/07, 650/07, 702/08, 834/08 и др.), созданные селекционерами Поволжья (Захаров, Яковлева, 2010; Зубов, 2011; Сюков и др., 2009; Яковлева, 2009). По результатам фитопатологического тестирования данные формы за-

щищены аллелями генов устойчивости, отличающимися от известных, и, кроме того, многие из них являются мультилинейными, что, вероятно, и объясняет длительность их устойчивости. Предварительные данные гибридологического анализа указывают на контроль устойчивости ряда линий двумя комплементарными рецессивными генами. В случае подтверждения данного факта возможен отбор в расщепляющихся популяциях гомозиготных устойчивых растений. Как и в случае с выделенными устойчивыми образцами местной пшеницы, наиболее рационально дополнить комбинации генов возрастной устойчивости генами эффективной ювенильной устойчивости, желательнее ранее не использовавшимися в селекции.

При проверке устойчивости к темно-бурой листовой пятнистости образцов мягкой пшеницы из коллекции ВИР, описанных в научной литературе как высоко- либо среднерезистентные (Михайлова и др., 2007; Смурова, 2008; Смурова, Михайлова, 2007; Тырышкин и др., 1999; Тырышкин и др., 2000; Тырышкин, Михайлова, 1993; Adlakha et al., 1984; Conner, 1990; Duveiller, Dubin, 2002; Hetzler, 1991), все они были классифицированы как высоковосприимчивые к болезни в проростковой стадии и стадии флаг-листа. Кроме того, восприимчивостью характеризовались и все вновь изученные образцы *T. aestivum*, что подтверждает представление о крайней узости генетического разнообразия вида по устойчивости к данному заболеванию (Тырышкин, 2007; Тырышкин, 2011).

В потомстве растений-регенерантов образца яровой пшеницы 181–5, а также их гибридных форм выделены линии, высоко устойчивые к темно-бурой листовой пятнистости на всех стадиях онтогенеза (балл поражения 1–2, развитие болезни на флаг-листьях не более 5%) (Тырышкин, 2007; Тырышкин, 2011), которые характеризуются и высоким уровнем толерантности к болезни (Тырышкин, 2010). Генетический анализ показал, что резистентность ряда линий контролируется не менее чем тремя комплементарными генами, что указывает на необходимость получения большого количества семян гибридных поколений для выделения гомозигот по генам резистентности. Линии данных соматклонов включены в программу получения сортов пшеницы, комплексно устойчивых к листовой ржавчине и темно-бурой листовой пятнистости.

Растения 864 образцов 27 изучавшихся видов рода *Triticum*, включая описанные в литературе как устойчивые (Корнюхин, Михайлова, 2008; Михайлова и др., 2004; Михайлова и др., 2007; Смурова, 2008), в данной работе были восприимчивы к болезни на всех стадиях роста растений, что, с нашей точки зрения, указывает на неперспективность включения образцов редких видов пшеницы в межвидовую гибридизацию для получения генотипов мягкой пшеницы, устойчивых к темно-бурой листовой пятнистости.

Из изученных образцов рода *Aegilops* устойчивостью к темно-бурой листовой пятнистости характеризовались только два образца *Ae. tauschii* (Колесова, 2007). Методом гибридологического анализа показано, что образец к-1804 имеет один рецессивный ген, контролирующий устойчивость к штамму и сборной популяции *B. sorokiniana*, а образец к-3683 защищен двумя рецессивными генами. Гены устойчивости этих образцов неидентичны. Ценность данных образцов для селекции мягкой пшеницы требует проверки в межвидовых скрещиваниях, поскольку устойчивость *Ae. tauschii* к темно-бурой листовой пятнистости может супрессироваться в геноме *T. aestivum* (Dhaliwal et al., 1986).

Сорок пять образцов мягкой пшеницы, описанных в литературе как устойчивые к септориозу (Бабаянц и др., 1988; Коломиец и др., 2004; Максимов, 1994; Моргунов, 1982; Du et al., 1999; Mullaney et al., 1982; Nelson, Gates, 1982; Walag, Dziegto, 1990), в настоящей работе были восприимчивы к болезни как в ювенильной стадии, так и в стадии флаг-листа (балл поражения проростков – 6, развитие болезни на взрослых растениях 90–100%). Высоким уровнем восприимчивости характеризовались также образцы новейших поступлений коллекции ВИР и местной пшеницы (Ершова, Тырышкин, 2009).

Среди линий соматклонов мягкой пшеницы выделены четыре, являющиеся потомками регенерантов сорта Вера и образца 181–5, которые по результатам 2-х летнего изучения проявляют устойчивость к септориозу в лабораторных и полевых условиях. Ценность данных

линий для селекции должна быть подтверждена дальнейшим изучением их резистентности и изучением ее генетического контроля.

Среди образцов редких видов пшеницы не выявлено устойчивых к септориозу (Tyryshkin et al., 2005).

Среди изученных образцов эгилопсов к искусственной популяции возбудителя септориоза в ювенильной стадии роста устойчивы только 7 образцов *Ae. tauschii*: кк-285, 296, 1098, 1124, 1202, 1804, 1954. Согласно данным гибридологического анализа, каждый из них имеет по одному неидентичному рецессивному гену устойчивости. Перспективность использования данных образцов в интрогрессивной гибридизации с целью создания устойчивых к септориозу линий мягкой пшеницы требует экспериментальной проверки, так как образцы были восприимчивы к отдельным изолятам *S. nodorum* (Колесова, 2007).

Выводы

1. Генетическое разнообразие рода *Triticum* по эффективной устойчивости к листовой ржавчине, темно-бурой листовой пятнистости и септориозу крайне узко. Все устойчивые в ювенильной стадии к листовой ржавчине коллекционные образцы мягкой пшеницы защищены всего четырьмя генами резистентности, три из которых уже потеряли эффективность в ряде регионов России. Образцы, устойчивые к темно-бурой листовой пятнистости и септориозу, в коллекции ВИР отсутствуют. Высокоустойчивы к ржавчине виды *T. timopheevii* и *T. militinae*, однако их резистентность супрессируется у синтетических гексаплоидных видов.

2. Для надежного выделения образцов, характеризующихся возрастной устойчивостью к болезням, необходимо не менее чем 3-х летнее изучение резистентности на искусственных инфекционных фонах. При оценке пораженности болезнями на естественных фонах срок должен быть увеличен до 5–6 лет.

3. В качестве потенциальных источников возрастной устойчивости мягкой пшеницы к листовой ржавчине могут быть рекомендованы образец местной пшеницы к-36699, а также сорта Симбирцит, Экада 70, Маргарита, Экада 66, Экада 97, Ульяновская 100.

4. Созданные линии соматоклонов пшеницы рекомендуются для использования в селекции на устойчивость к листовой ржавчине, темно-бурой листовой пятнистости и септориозу.

5. В качестве источников устойчивости к листовой ржавчине могут быть рекомендованы образцы рода *Aegilops*, выделенные в данной работе как имеющие предположительно новые эффективные гены резистентности.

6. ПЦР ДНК-маркеры не могут быть использованы для идентификации конкретных аллелей генов устойчивости к болезням.

Список литературы

- Аманов А. Б., Одинцова И. Г. Наследование устойчивости к листовой ржавчине у группы доноров для селекции пшеницы в Средней Азии // Сб. науч. трудов по прикл. бот., ген. и сел. 1985. Т. 92. С. 6-11.
- Амелин С. А. Селекционная ценность продуктивных и высококачественных образцов яровой мягкой пшеницы в условиях Алтая. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1985. 17 с.
- Антошина О. А. Исходный материал для селекции на продуктивность яровой мягкой пшеницы в условиях Центрального региона Нечерноземной зоны Российской Федерации. Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Каменная степь, 2000. 23 с.
- Бабаянц Л., Меистергази А., Вехтер Ф., Неклеса Н., Дубинина Л., Омельченко Л., Клечковская Е., Слюсаренко А., Бартош П. Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах – членах СЭВ. Прага, 1988. 321 с.

- Вавенков Н. В.* Оценка яровых пшениц различного географического происхождения в условиях Новосибирской области. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1975. 25 с.
- Вьюшков А. А.* Селекция яровой мягкой и твердой пшеницы в среднем Поволжье. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Безенчук, 1998. 66 с.
- Глуховцева Н. И.* Селекция яровой мягкой пшеницы в Среднем Поволжье. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. Л., 1982. 34 с.
- Горелик К. С.* Биологические особенности и селекционное значение пшеницы Аргентины и Бразилии. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1974. 22 с.
- Денисюк Л. А.* Агробиологическая характеристика сортообразцов яровой пшеницы различного происхождения и использование их в селекции при орошении. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1975. 26 с.
- Дорохов Д. Б., Клоке Э.* Быстрая и экономичная технология RAPD анализа растительных геномов // Генетика. 1997. Т. 3. № 4. С. 443-450.
- Ермолаева В. Л.* Исходный материал для селекции сортов яровой пшеницы интенсивного типа на Дальнем Востоке. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1991. 21 с.
- Ершова М. А., Тырышкин Л. Г.* Эффективная устойчивость образцов пшеницы к *Stagonospora nodorum* Berk // Материалы Всероссийской научно-практической конференция молодых ученых «Актуальные проблемы сельскохозяйственного производства в современных условиях и пути их решения». Казань. 2009. С. 84-86.
- Захаров В. Г., Яковлева О. Д.* Реакция сортов яровой мягкой пшеницы на возбудителей болезней в Ульяновской области // Аграрный вестник Юго-Востока. 2010. № 2 (5). С. 9-11.
- Зеленский Ю. И.* Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы на устойчивость к отрицательным экологическим факторам, урожайность и качество зерна в степной зоне Северного Казахстана. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Омск, 2001. 20 с.
- Зинченко В. И.* Селекционная ценность образцов яровой мягкой пшеницы для создания высококачественных сортов интенсивного типа в условиях Северного Казахстана. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1986. 18 с.
- Зубов Д. Е.* Селекционная ценность доноров устойчивости яровой мягкой пшеницы к листовой ржавчине в среднем Поволжье. Автореф. дис. ... канд. с.х. наук. Кинель, 2011. 20 с.
- Иванова С. В.* Эколого-селекционная оценка коллекции сортов яровой мягкой пшеницы в условиях Иркутской области. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Иркутск, 2000. 23 с.
- Ишакулов Х.* Мягкие пшеницы Австралии как исходный материал для селекции на богаре Узбекистана. Автореф. дис. ...канд. с.-х. наук. Л., 1975. 23 с.
- Коберницкий В. И.* Селекционная ценность скороспелых образцов яровой мягкой пшеницы в условиях Северного Казахстана. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. СПб, 1991. 19 с.
- Колесова М. А.* Генетический контроль устойчивости образцов D-геномной группы рода *Aegilops* L. к листовым болезням (листовая ржавчина, септориоз, темно-бурая листовая пятнистость). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2007. 21 с.
- Коломиец Т. М., Коваленко Е. Д., Соломатин Д. А., Панкратова Л. Ф., Мотрофанова О. П.* Каталог образцов озимой мягкой пшеницы с характеристикой устойчивости к наиболее вредоносным болезням. Вып. 759. СПб, 2004. 26 с.
- Корнюхин Д. Л., Михайлова Л. А.* Устойчивость образцов коллекции культурной однозернянки ВИР к заболеваниям и вредителям // Вторая Всероссийская конференция «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам». СПб, 2008. С. 143-145.
- Кривченко В. И., Макарова Н. А., Одинцова И. Г.* Наследование устойчивости к бурой ржавчине у образцов пшеницы мексиканского происхождения // Генетика. 1990. Т. 26. № 5. С. 1079-1085.
- Курбанова П. М.* Генетическое разнообразие яровой мягкой пшеницы по эффективной возрастной устойчивости к листовой ржавчине. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2011. 20 с.

- Лапочкина И. Ф., Соломатин Д. Д., Серезкина Г. В., Гришина Е. Е., Вишнякова Х. С., Пухальский В. А. Линии мягкой пшеницы с генетическим материалом *Aegilops speltoides* Tausch // Генетика. 1996. Т. 32. С. 1651-1656.
- Лоскутов И. Г. Формирование продуктивности и особенности развития корневой системы яровой мягкой пшеницы в условиях Северо-запада Нечерноземной зоны РСФСР. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1985. 19 с.
- Лоскутова Н. П., Михайлова Л. А., Гультяева Е. И., Мартынов С. П., Добротворская Т. В., Пюккенен В. П. Озимая мягкая пшеница. Исходный материал для селекции на устойчивость к болезням в различных регионах России. Каталог мировой коллекции ВИР. СПб, 2000. Вып. 726. 96 с.
- Макарова Н. А. Доноры устойчивости к листовой ржавчине пшеницы для Поволжья. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1987. 17 с.
- Макарова Н. А. Идентификация эффективных *Lr*-генов пшеницы // Генетика. 1994. Т. 30 (приложение). С. 94.
- Макарова Н. А., Одинцова И. Г. Доноры новых генов устойчивости к бурой ржавчине пшеницы // Сб. научн. тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1990. Т. 132. С. 14-20.
- Максимов И. В. Изучение факторов устойчивости пшеницы и эгилопса к септориозу. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 1994. 18 с.
- Маркелова Т. С. Изучение структуры и изменчивости популяции бурой ржавчины пшеницы в Поволжье // АГРО XXI. 2007. № 4-6. С. 37-40.
- Масуд К. А. Изучение сортов яровой мягкой пшеницы различного географического происхождения и их использование в селекции для Северо-Западной зоны СССР. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1973. 23 с.
- Медведев А. М. Селекционная ценность сортимента пшеницы СССР и стран Америки в Среднем Поволжье. Автореф. дис. ... доктора с.-х. наук. Л., 1983. 43 с.
- Мельников А. Ф. Оценка яровых пшениц различного географического происхождения в условиях Среднего Поволжья. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1974. 25 с.
- Мешков В. В. Исходный материал для селекции мягкой пшеницы в условиях Среднего Прииртышья. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1989. 17 с.
- Мешкова Л. В. Популяционно-генетическая характеристика возбудителя листовой ржавчины пшеницы и генофонд устойчивости к нему в Западной Сибири. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 19 с.
- Мешкова Л. В., Россеева Л. П., Шрейдер Е. Р., Сидоров А. В. Вирулентность патотипов возбудителя листовой ржавчины пшеницы к ТН *Lr9* в регионах Сибири и Урала // Тезисы II Всероссийской конференции «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам». СПб, 2008. С. 70-73.
- Михайлова Л. А. Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы. СПб, 2006. 80 с.
- Михайлова Л. А., Богуславский Р. Л. Горизонтальная устойчивость разных видов пшеницы к бурой ржавчине // Сельскохозяйственная биология. 1984. Т. 6. С. 78-80.
- Михайлова Л. А., Коваленко Н. М., Смурова С. Г., Тернюк И. Г., Митрофанова О. П., Ляпунова О. А., Зуев Е. В., Чикида Н. Н., Лоскутова Н. П., Пюккенен В. П. Устойчивость видов *Triticum* L. и *Aegilops* L. из коллекции ВИР к возбудителям желтой и темно-бурой листовых пятнистостей (каталог). СПб: ВИЗР, 2007. 59 с.
- Михайлова Л. А., Коваленко Н. М., Тимофеева Е. Н., Гоголева С. Г., Мироненко Н. В., Ляпунова О. А., Лоскутова Н. П., Чикида Н. Н. Генетические аспекты взаимоотношений пшеницы и возбудителя пятнистостей листьев пшеницы *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs. и *Bipolaris sorokiniana* Shoem. // Тез. докл. 3-его Съезд ВОГИС. Москва, 2004. Т. 2. С. 428.
- Моргунов А. И. Методы оценки устойчивости селекционного материала пшеницы к септориозу // Селекция и семеноводство. 1987. № 1. С. 55-58.

- Мягкова Д. В., Григорьева О. Г., Вершинина В. А., Кривченко В. А., Удачин Р. А., Кудрявцева З. В. Яровая пшеница с характеристикой поражаемости возбудителями бурой и стеблевой ржавчины, пыльной и твердой головни, мучнистой росы. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 304. Л., 1981. 80 с.
- Никифоров М. Н. Изучение селекционной ценности образцов яровой пшеницы различного происхождения в условиях Кубани. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1976. 24 с.
- Новикова М. В. Яровые пшеницы США и Канады как исходный материал для селекции в Северо-Западной зоне СССР. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1969. 33 с.
- Новоселова Л. А. Исходный материал для селекции короткостебельных сортов яровой мягкой пшеницы интенсивного типа в Волго-Вятском районе. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1979. 18 с.
- Одинцова И. Г., Кривченко В. И., Григорьева О. Г., Пеуша Х. О., Прижлинн О. Ж., Макарова Н. А., Богуславский Р. Л., Кхван О., Медведев А. М., Зуев Е. В. Устойчивые к бурой ржавчине образцы яровой пшеницы с предварительной генетической характеристикой. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 362. Л.: ВИР, 1982. 27 с.
- Одинцова И. Г., Макарова Н. А., Лебедева Т. В., Довгопол А. Н., Ахмедов А. Ш., Ляпунова О. А., Брыкова А. Н. Мягкая пшеница. Характеристика устойчивости к бурой, стеблевой ржавчине и мучнистой росе. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 544. Л.: ВИР, 1990. 21 с.
- Орлова К. В. Оценка короткостебельных сортов яровой пшеницы различного происхождения в условиях Курганской области. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1975. 26 с.
- Пушкина Г. А. Селекционная ценность короткостебельных сортов пшеницы. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1973. 20 с.
- Радченко Е. Е., Одинцова И. Г. Отдел иммунитета: изучение устойчивости растений к вредным организмам // Сборник статей и воспоминаний «Пушкинские лаборатории ВИР (1922-2012)». СПб. – Пушкин. 2012. С. 73-84.
- Саурмельх И. А. Исходный материал в селекции яровой мягкой пшеницы в условиях зоны обыкновенных черноземов Северного Казахстана. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1986. 18 с.
- Сафина Г. М. Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы на высокое качество зерна в условиях Среднего Урала. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1988. 18 с.
- Смирнов В. И. Яровые пшеницы различного географического происхождения как исходный материал для селекции в условиях Предуралья. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1976. 20 с.
- Смурова С. Г. Новые источники и доноры устойчивости пшеницы к *Cochliobolus sativus* Drechs. ex Dastur. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2008. 18 с.
- Смурова С. Г., Михайлова Л. А. Источники устойчивости пшеницы к темно-бурой пятнистости // Доклады РАСХН. 2007. Вып. 6. С. 25-27.
- Сюков В. В., Захаров В. Г., Кривобочек В. Г., Никонов В. И. Сорт яровой мягкой пшеницы Экада 70 // Зерновое хозяйство России. 2009. № 4. С. 8-12.
- Танкиманова М. К., Одинцова И. Г., Пенева Т. И. Идентификация нового гена устойчивости у образца мягкой пшеницы Грекум 48198 // Генетика. 1993. Т. 29. С. 1124-1128.
- Тихомиров В. Т. Устойчивость яровой пшеницы к пыльной головне в Восточной Сибири. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1980. 24 с.
- Тырышкин Л. Г. Генетический контроль эффективной ювенильной устойчивости коллекционных образцов пшеницы *Triticum aestivum* L. к бурой ржавчине // Генетика. 2006. Т. 42. С. 377-384.
- Тырышкин Л. Г. Генетическое разнообразие пшеницы и ячменя по эффективной устойчивости к болезням и возможности его расширения. Дис. ... докт. биол. наук. СПб: ВИР, 2007. 251 с.

- Тырышкин Л. Г. Идентификация генов устойчивости пшеницы к листовой ржавчине с помощью ПЦР ДНК-маркеров: реальность или артефакт // Материалы междунар. науч. конф. «Экология, генетика, селекция на службе человечества». Ульяновск, 2011. С. 49-60
- Тырышкин Л. Г. Изучение генетического контроля ювенильной устойчивости образцов *Triticum timopheevii* Zhuk. к листовой ржавчине // Материалы X междунар. научно-методич. конф. «Интродукция нетрадиционных и редких растений». Ульяновск, 2012. С. 221-225
- Тырышкин Л. Г. Наличие ДНК-маркеров как критерий постуляции *Lr* -генов устойчивости пшеницы *Triticum aestivum* L. к листовой ржавчине *Puccinia triticina* Erikss.: критический взгляд // Сельскохозяйственная биология. 2010. № 3. С. 76-81.
- Тырышкин Л. Г. Темно-бурая листовая пятнистость // В кн.: Устойчивость генетических ресурсов зерновых культур к вредным организмам. Методическое пособие. М.: РАСХН, 2008. С. 112-120.
- Тырышкин Л. Г. Толерантность к темно-бурой листовой пятнистости источников резистентности пшеницы и ячменя // Известия Санкт-Петербургского аграрного университета. 2010. № 21. С. 17-21.
- Тырышкин Л. Г. Устойчивость образцов пшеницы и ячменя из коллекции ВИР к темно-бурой листовой пятнистости // Научные труды «Культурные растения для устойчивого сельского хозяйства в XXI веке (иммунитет, селекция, интродукция)», М.: Россельхозакадемия, 2011. Т. IV. Ч. 1. С. 132-137.
- Тырышкин Л. Г., Колесова М. А. Септориоз листьев // В кн.: Устойчивость генетических ресурсов зерновых культур к вредным организмам. Методическое пособие. М.: РАСХН, 2008. С.121-128.
- Тырышкин Л. Г., Курбанова П. М., Зуев Е. В. Устойчивость староместных образцов мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L. к листовой ржавчине // Известия Санкт-Петербургского аграрного университета. 2007. № 6. С. 58-62.
- Тырышкин Л. Г., Лебедева Т. В., Зуев Е. В., Лоскутова Н. П., Брыкова А. Н., Пюккенен В. П. Пшеница (Характеристика образцов мягкой пшеницы на устойчивость к облигатным и факультативным грибным патогенам). Каталог мировой коллекции ВИР. Вып. 718. СПб, 2000. 19 с.
- Тырышкин Л. Г., Макарова Н. А., Зуев Е. В., Лоскутова Н. П., Брыкова А. Н. Оценка образцов мягкой пшеницы на устойчивость к грибным болезням. Каталог мировой коллекции ВИР. Вып.696. СПб, 1999. 33 с.
- Тырышкин Л. Г., Михайлова Л. А. Наследование устойчивости к темно-бурой листовой пятнистости, вызываемой *Bipolaris sorokiniana*, у сорта мягкой пшеницы 181-5 // Труды по прикл. бот., ген. и селекции. 1993. Т. 147. С. 35-39.
- Тысленко А. М. Изучение корневой системы яровой пшеницы в связи с селекцией засухоустойчивых продуктивных сортов для условий Северного Казахстана. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1981. 22 с.
- Умаров Д. Т. Селекционная ценность образцов мягкой яровой пшеницы мировой коллекции в условиях орошения равнинно-холмистой зоны Узбекистана. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1985. 17 с.
- Хамитов Б. А. Изучение селекционной ценности образцов яровой пшеницы различного происхождения в условиях лесостепи Центрально-Черноземной зоны. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1979. 23 с.
- Харькова А. П. Устойчивость коллекции яровой пшеницы к вредителям и болезням при возделывании в условиях орошаемого Заволжья. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1954. 17 с.
- Христов Ю. А. Использование в селекции источников устойчивости к листовой ржавчине пшеницы в Сибири. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1981. 18 с.

- Шахмедов И. Ш. Генофонд мягкой и твердой пшеницы и его селекционная ценность в орошаемой зоне Узбекистана. Автореф. дис. ... докт. с.-х. наук. СПб, 1992. 38 с.
- Швидченко В.К. Исходный материал для селекции скороспелых сортов яровой мягкой пшеницы для условий Северного Казахстана. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Л., 1981. 18 с.
- Шулембаева К.К. Генетический контроль некоторых признаков пшеницы в системе моносомного анализа // Тез. докл. III Съезда ВОГИС. 2004. Т. 1. С. 325.
- Шумейко А. И. Селекционная ценность образцов яровой пшеницы мировой коллекции ВИР на разных фонах в Поволжье. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Куйбышев, 1971. 22 с.
- Юсупов Д. А. Генетический контроль устойчивости яровой мягкой пшеницы к листовой ржавчине. Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Большие Вязьмы, 1992. 19 с.
- Яковлева О. Д. Эволюция признаков яровой мягкой пшеницы в процессе селекции в условиях лесостепи среднего Поволжья. Дис. ... канд. с.х. наук. Ульяновск, 2009. 156 с.
- Adlakha K. L., Wilcoxson R. D., Raychaudhuri S. P. Resistance of wheat to leaf spot caused by *Bipolaris sorokiniana* // Plant Dis. 1984. V. 68. P. 320-321.
- Conner R. L. Interrelationship of cultivar reactions to common root rot, black point and spot blotch in spring wheat // Plant Dis. 1990. V. 74. P. 224-227.
- Dhaliwal H. S., Gill K. S., Singh P. J., Multani D. S., Singh B. Evaluation of germplasm of wild wheats *Aegilops* and *Agropyron* for resistance to various diseases // Crop Improvement. 1986. V. 13. P. 107-112.
- Du C. G., Nelson L. R., McDaniel M. E. Diallel analysis of gene effects conditioning resistance to *Stagonospora nodorum* (Berk.) in wheat // Crop Science. 1999. V. 39. P. 686-690.
- Duveiller E., Dubin H. J. *Helminthosporium* leaf blights: spot blotch and tan spot // In: Bread wheat: improvement and production. Rome, 2002. P. 285-299.
- Edwards K., Johnstone C., Thompson C. A simple and rapid method for the preparation of plant genomic DNA for PCR analysis // Nucleic Acids Res. 1991. V. 19. P. 1349.
- Flor H. H. The complementary gene systems in flax and flax rusts // Adv. Genet. 1956. V. 8. P. 29-54.
- Hetzler J. Host-pathogen interactions in populations of *Bipolaris sorokiniana* in the warm non-traditional areas. Doctoral dissertation. Gottingen, 1991. 123 p.
- Kolmer J. A. Physiologic specialization of *Puccinia triticina* in Canada in 1998 // Plant Disease. 2001. V. 85. P. 155-158.
- Mains E. B., Jackson H. S. Physiological specialization in leaf rust of wheat, *Puccinia triticina* Erikss // Phytopath. 1926. V. 16. № 1. P. 89-120.
- McIntosh R. A., Yamazaki Y., Devos K. M., Dubcovsky J., Rogers W. J., Appels R. Catalogue of gene symbols for wheat. MACGENE. 2003. (CD Version). User Manual.
- Mikhailova L. A., Gulyaeva E. I. The detection of leaf resistance gene in 13 winter wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars // Cereal Rust and Powdery Mildew Bulletin. 1996. V. 25. part 1-2. P. 70-73.
- Mullaney E. J., Martin J. M., Scharen A. L. Generation means analysis to identify and partition the components of genetic resistance to *Septoria nodorum* in wheat // Euphytica. 1982. V. 31. P. 539-545.
- Nelson L. R., Gates C. E. Genetics of host plant resistance of wheat to *Septoria nodorum* // Crop Sci. 1982. V. 22. P. 771-773.
- Obert D. E., Fritz A. K., Moran J. L., Singh S., Rudd J. C., Menz M. A. Identification and molecular tagging of a gene from PI 289824 conferring resistance to leaf rust (*Puccinia triticina*) in wheat // Theor. Appl. Genet. 2005. V. 110. P. 1439-1444.
- Roelfs A. P. Resistance to leaf and stem rusts in wheat // In: Breeding Strategies for Resistance to the Rusts of Wheat. Mexico, D.F., 1988. P. 10-22.
- Schachermayr G., Siedler H., Gale M. D., Winzeler H., Winzeler M., Keller B. Identification and localisation of molecular markers linked to the *Lr9* leaf resistance gene of wheat // Theoretical and Applied Genetics. 1994. V. 88. P. 110-115.

- Singh S., Franks C. D., Huang L., Brown-Guedira G. L., Marshall D. S., Gill B. S., Fritz A. Lr41, Lr39, and a leaf rust resistance gene from Aegilops cylindrica may be allelic and are located on wheat chromosome 2DS // Theor. Appl. Genet. 2004. V. 108. P. 586-591.*
- Tyryshkin L. G., Gashimov M. E., Kolesova M. A., Anphilova N. A. Juvenile resistance to diseases in samples of Triticum L. // Cereal Res. Communications. 2006. V. 34. № 2-3. P. 1073-1079.*
- Walag H., Dziegto A. Lokalizacja genow odpornosci na Septoria nodorum (Berk.) pszenicy jarej Weibull 15440 (Triticum aestivum L.) // Hodow. Rosl. Aklimat. Nasienn. 1990. V. 31. P. 1-6.*

СЕЛЕКЦИОННАЯ ЦЕННОСТЬ НОВЫХ ПОСТУПЛЕНИЙ НУТА ДЛЯ ОСНОВНЫХ РЕГИОНОВ ВОЗДЕЛЫВАНИЯ В РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

С. В. Булынтцев¹, Г. А. Гриднев², Е. А. Сергеев², М. В. Гуркина³, А. Ю. Некрасов⁴

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: s.bulyntsev@vir.nw.ru

² Екатеринбургская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова Россельхозакадемии, Екатеринбург, Россия

³ Астраханская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова Россельхозакадемии, Астрахань, Россия

⁴ Кубанская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова Россельхозакадемии, п. Ботаника, Краснодарский край, Россия,

Резюме

В статье представлены результаты изучения новых поступлений нута в коллекцию ВИР за последние десять лет в различных почвенно-климатических условиях. Дана характеристика новых коллекционных образцов как источников ценных селекционных признаков в соответствии с приоритетными направлениями селекции нута в Российской Федерации.

Ключевые слова: нут, источники ценных признаков, компактная форма куста, высокое прикрепление нижнего боба, масса 1000 семян, скороспелость, устойчивость, фузариоз, аскохитоз.

BREEDING VALUE OF NEW ACCESSIONS CHICKPEA FOR MAJOR GROWING REGIONS IN THE RUSSIAN FEDERATION

S. V. Bulyntsev¹, G. A. Gridnev², E. A. Sergeev², M. V. Gurkina³, A. Yu. Nekrasov⁴

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,

St. Petersburg, Russia, e-mail: s.bulyntsev@vir.nw.ru

² Yekaterinino experiment station N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS, Russia

³ Astrakhan experimental station N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS, Russia

⁴ Kuban Experiment Station of the N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS, Botanika, Krasnodar Territory, Russia, Russia

Summary

The paper presents there sults of a studyin different environment of new accessions in the collection-of chickpea VIR over the last ten years.The characteristic of selected sourcesof valuable breeding traits inaccordance with the priorities of chickpea breeding in the Russian Federation is described.

Key words: chickpea, sources of valuable breeding traits, growth habit erect,weight of 1000 seeds, earliness, resistance to Fusarium Wilt, to Ascochyta Blight.

Введение

Н. И. Вавилов большое внимание уделял зерновым бобовым культурам как источникам высокого содержания белка. В своих публикациях он рекомендовал внедрять бобовые культуры применительно к конкретным почвенно-климатическим условиям. Так в 1922 г. он писал о нуте: «Нут это растение знойных пустынных районов, часто произрастающее на границе пустынь, и по своему общему облику, по мелколистности, низкорослости, высокому осмотическому раствору клеточного сока является типичным ксерофитом. Нут почти не знает специальных вредителей, листья его и бобы покрыты железистыми волосками, выделяющими в большом количестве щавелевую кислоту, в связи с этим избегаются тлей и другими насеко-

мыми. Нам не приходилось видеть вредителей на этом растении ни в Персии, ни в Туркестане, ни в Саратове в течение трех лет его культуры. Большого внимания нут заслуживает в полевой культуре юго-востока. По нашим наблюдениям над большим числом сортов нута под Саратовом, он является очень продуктивным растением: низкие растения сплошь обсыпаны бобами. Зерно нута, хотя и труднее разваримо, чем гороховое, по вкусовым достоинствам не уступает гороху. Для южных и восточных уездов Самарской, Саратовской и Астраханской губ. Это растение является одним из самых надежных зерновых бобовых культур, заслуживающих внимания» (Вавилов, 1922).

Н. И. Вавиловым в период с 1916 по 1929 гг. в коллекцию ВИР был привлечен 271 образец нута, с которых и началось создание коллекции нута в ВИРе. Организованные им экспедиции охватили основные мировые районы возделывания нута – Индию, Иран, Сирию, Афганистан, Алжир, Марокко, Тунис, Египет, Палестину, Эфиопию, Китай, Грецию, Италию, Испанию, Португалию, Таджикистан и Узбекистан. С участием образцов нута, собранных лично Н. И. Вавиловым, созданы современные районированные сорта: Волгоградский 5, Волгоградский 10, Приво 1, которые занимают большие посевные площади в Российской Федерации, они отличаются высокой засухоустойчивостью и стабильной урожайностью. Сорт Приво 1 включен в реестр ценных по качеству сортов (Германцева, 2011). Образец к-249, участвовавший в скрещиваниях при создании сортов нута Волгоградский 5 и Приво 1, был собран Н. И. Вавиловым в 1924 г. в Афганистане на Кандагарской дороге на высоте 2250 м над ур. м.

С участием коллекции ВИРа созданы сорта нута, районированные в республиках Центральной Азии и Закавказья с 1939 по 1980 гг.: ВИР 32, Высокосростный 30, Зимистони, Кинельский 17, Краснокутский 123, Ленинанканский 313, Милютинский 6, Совхозный 14, Среднеазиатский 400, Узбекистанский 8, Юбилейный, Юлдуз.

На Украине с привлечением коллекционных образцов ВИРа созданы такие новые сорта как Луганец, Смачный, Розанна, Колорит (Акинина и др., 2011).

Из 9 районированных сортов нута по Российской Федерации 8 созданы с участием коллекции ВИРа.

В последние годы в Российской Федерации резко возросли посевные площади под нут: в период с 2001 по 2011 гг. они выросли более чем в десять раз – с 10 тысяч гектаров до 130 тыс. га. Нут стали возделывать в регионах, где ранее в производстве он не возделывался: в Воронежской, Тамбовской, Омской, Белгородской и других областях. Это связано как с увеличением спроса на зерно нута на внутреннем и внешнем рынках, так и с глобальным изменением климата в сторону потепления. Все большие территории периодически подвергаются воздействию засухи. В связи с этим в земледелии возникает необходимость расширения ареала возделывания засухоустойчивых культур, одной из которых является нут.

Расширение ареала возделывания нута в России предполагает возрастание селекционной работы с этой культурой с целью создания новых сортов, пригодных для выращивания в различных почвенно-климатических зонах страны. В связи с этим возрастает и роль коллекции нута ВИРа как исходного материала для селекции.

За последние десять лет в результате экспедиционных сборов и сотрудничества с ICARDA (Сирия) коллекция нута пополнилась 1088 новыми образцами культурного вида *Cicer arietinum* L. и 96 образцами диких видов нута: *C. bijugum* K. H. Rech., *C. chorassanicum* (Vge) M. Pop., *C. cuneatum* Hochst. ex Rich, *C. echinospermum* P. H. Davis, *C. judaicum* Boiss., *C. pinnatifidum* Jaub. & Sp., *C. reticulatum* Lad. и *C. yamashitae* Kitamura.

С целью выделения источников ценных селекционных признаков, пригодных для селекции нута в различных почвенно-климатических условиях, в 2001–2011 гг. все новые образцы нута изучались на Астраханской, Кубанской и Екатерининской опытных станциях ВИР. Изучение проводилось в соответствии с приоритетными направлениями селекции нута в Российской Федерации, основные из которых – селекция на высокую семенную продуктивность, скороспелость, приспособленность к механизированной уборке (высокое прикреп-

ление нижнего боба), крупность семян (масса 1000 семян 350–400 г), компактную форму куста, устойчивость к аскохитозу и фузариозу – основным грибным заболеваниям культуры в РФ (Балашов и др., 2002).

Материалы и методы

Материалом для исследований служили 1088 образцов культурного вида нута *Cicer arietinum* L. и 96 образцов диких видов нута: *C. bijugum* K. H. Rech., *C. chorassanicum* (Vge) M. Pop., *C. cuneatum* Hochst. Ex Rich, *C. echinospermum* P.H. Davis, *C. judaicum* Boiss., *C. pinnatifidum* Jaub. & Sp., *C. reticulatum* Lad. и *C. yamashitae* Kitamura. Стандартами в опытах были районированные сорта нута Совхозный 14 (Desi тип) и Краснокутский 36 (Kabuli тип).

Предпосевная подготовка почвы в годы изучения коллекции была общая для всех зернобобовых – вспашка, боронование, предпосевные культивации. Посев коллекционных образцов нута на станциях обычно проводится в третьей декаде апреля или первой декаде мая. Уход за коллекцией состоял из культиваций междурядий. Посев проводили по схеме 140×10 см с глубиной заделки семян 4–5 см.

Изучение коллекционных образцов нута проводили в соответствии с Классификатором рода *Cicer* L. (Корнейчук и др., 1980), «Chickpea descriptors. IBPGR Secretariat» (1985), а также руководствуясь «Методическими указаниями по изучению коллекции зерновых бобовых культур» (Корсаков и др., 1975) и «Методическими указаниями. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых культур ВИР: пополнение, сохранение и изучение» (Вишнякова и др., 2010).

Результаты и обсуждение

Многолетнее изучение образцов мировой коллекции нута на Астраханской опытной станции ВИР показало, что и в полупустынных условиях Астраханской области можно получать высокие урожаи нута (Булынец и др., 2009).

Климат Астраханской области умеренный, резко континентальный – с высокими температурами летом, низкими – зимой, большими годовыми и летними суточными амплитудами температуры воздуха, малым количеством осадков и большой испаряемостью. Средняя годовая температура воздуха изменяется с юга на север от 10°C до 8°C. Самый холодный месяц – январь, средняя температура понижается до минус 5–9°C. Самая высокая средняя температура, 24–25°C, отмечается в июле. Амплитуда самого холодного и самого теплого месяцев составляет 29–34°, что свидетельствует о высокой континентальности климата. Годовая сумма осадков колеблется от 180–200 мм на юге и до 280–290 мм на севере. Основное количество осадков выпадает в теплое время года. Зимой осадки выпадают в виде снега, мокрого снега, дождя. Летом ливневые дожди сопровождаются грозами, иногда с градом. Почвы в Астраханской области преимущественно светло-каштановые, солонцеватые и бурые.

Продолжительность вегетационного периода – важнейший биологический и хозяйственный признак, определяющий ареал распространения, адаптивность и производственную эффективность сорта (Германцева, 2011). В условиях Астраханской опытной станции ВИР по длине вегетационного периода (от всходов до созревания) изученные образцы были разделены на четыре группы (дней): раннеспелые – до 65, среднеранние – 66–75, среднеспелые – 76–85 и позднеспелые – более 86. По признаку скороспелости выделены 80 коллекционных образцов с вегетационным периодом до 65 дней и 171 образец с периодом от всходов до созревания 66–75 дней. Лучшие показатели скороспелости и семенной продуктивности, не уступающие стандарту, отмечены у 20 образцов: к-2071, 2072, 2172, 1270, 3519, 3584, 3590, 3665, 3666, 3697, 3698, 3701, 3728, 3729, 3746, 3747, 3769, 3774, 3787, 3819. Вегетационный период выделенных образцов составил 62–64 сут., семенная продуктивность растения – 6,8–15,1 г.

За годы изучения масса семян с растения у образцов нута варьировала в пределах от 0,8 до 84,1 г. Средняя и высокая продуктивность отмечена у 77 образцов. Лучшие показатели продуктивности семян как с одного растения (20,7–58,9 г), так и с делянки (365–1460 г), отмечены у следующих образцов: к-3016, 3039, 3060, 3074, 3075, 3076, 3292, 3302, 3303, 3305, 3307, 3308, 3311, 3312, 3323, 3324, 3326, 3328, 3329, 3335, 3336, 3338, 3339, 3340, 3341, 3342, 3343, 3347, 3350, 3384, 3430, 3440, 3505, 3506, 3525, 3528, 3564, 3592, 3598, 3603, 3604, 3606, 3607, 3608, 3610, 3612, 3640, 3646, 3650, 3651, 3653, 3658, 3659, 3661, 3678, 3679, 3686, 3687, 3689, 3691, 3708, 3709, 3714, 3715, 3717, 3725.

Высота прикрепления нижнего боба среди изученных образцов нута варьировала от 6 до 40 см. Выделены 14 образцов нута, сочетающих высокое прикрепление нижнего боба (более 25 см) и компактную, прямостоячую форму куста. Это образцы: к-3063, 3111, 3390, 3402, 3507, 3693, 3694, 3695, 3725, 3762, 3763, 3785, 3788, 3811.

Масса 1000 семян – один из главных элементов семенной продуктивности образца. Лучшие показатели крупности семян (более 300 г) и семенной продуктивности, превышающей стандарт, отмечены у образцов: к-2587, 3075, 3076, 3081, 3292, 3302, 3303, 3305, 3307, 3308, 3311, 3312, 3323, 3324, 3336, 3337, 3338, 3339, 3340, 3341, 3342, 3440, 3505, 3506, 3509, 3528, 3589, 3595, 3598, 3603, 3606, 3611, 3640, 3653, 3689, 3691, 3712, 3714, 3715, 3716.

Растения нута различаются по форме куста, которая может быть стелющейся, развалистой или компактной, прямостоячей. Все современные районированные сорта должны обладать компактной формой куста. Компактная форма куста была выделена у новых образцов нута: к-2735, 2779, 2780, 2785, 2807, 3053, 3063, 3110, 3111, 3113, 3291, 3319, 3360, 3371, 3385, 3389, 3380, 3393, 3394, 3399, 3419, 3402, 3693, 3741, 3746, 3761, 3762, 3769, 3774, 3787, 3788.

Была проведена полевая оценка устойчивости образцов нута к фузариозному увяданию. Оценку проводили по 9 балльной шкале в два срока: первый – до цветения, второй – по окончании цветения. В результате изучения отмечена различная степень поражения коллекционных образцов увяданием. 297 образцов выделены как устойчивые к фузариозному увяданию, 109 поразились увяданием в различной степени – до цветения были поражены 44 образца, после цветения – 52, в обе стадии наблюдений – 13 образцов. Степень поражения заболеванием составляла от 3 до 7 баллов.

Выделены 19 образцов, устойчивых к поражению фузариозным увяданием, превышающих стандартный сорт и другие образцы коллекции по комплексу ценных селекционных признаков. Образцы нута, выделившиеся по скороспелости, высокой семенной продуктивности и высокой массе 1000 семян: к-3308, ПС-3670, Чили. Vegetационный период – 74 дня, продуктивность семян с растения – 26,4 г, с делянки – 423 г. Длина стебля – 40 см. Высота прикрепления нижнего боба – 16 см. Масса 1000 семян – 310 г. Форма куста – 5 баллов. К-3307, ПС-3669, Чили. Vegetационный период – 76 дней, продуктивность семян с растения – 28,8 г, с делянки – 633 г. Длина стебля – 65 см. Высота прикрепления нижнего боба – 25 см. Масса 1000 семян – 340 г. Форма куста – 5 баллов. К-3311, ПС-3676, Чили. Vegetационный период – 77 дней, продуктивность семян с растения – 21,9 г, с делянки – 439 г. Длина стебля – 65 см. Высота прикрепления нижнего боба – 20 см. Масса 1000 семян – 330 г. Форма куста – 5 баллов. К-3642, IG:10146, США. Vegetационный период – 69 дней, продуктивность семян с растения – 21,8 г, с делянки – 785 г. Длина стебля – 50 см. Высота прикрепления нижнего боба – 23 см. Масса 1000 семян – 420 г. Форма куста – 5 баллов.

Образцы нута, выделившиеся по высокой массе 1000 семян, высокой семенной продуктивности и высоте растения: к-3307, ПС-3669, Чили. Vegetационный период – 76 дней, продуктивность семян с растения – 28,8 г, с делянки – 633 г. Длина стебля – 65 см. Высота прикрепления нижнего боба – 25 см. Масса 1000 семян – 340 г. Форма куста – 5 баллов. К-3311, ПС-3676, Чили. Vegetационный период – 77 суток, продуктивность семян с растения – 21,9 г; с делянки – 439 г. Длина стебля – 65 см. Высота прикрепления нижнего боба – 20 см. Масса 1000 семян – 330 г. Форма куста – 5 баллов. К-3527, IG:6302, Турция. Vegetационный период – 88 дней, продуктивность семян

с растения – 32,8 г, с делянки – 1050 г. Длина стебля – 70 см. Высота прикрепления нижнего боба – 25 см. Масса 1000 семян – 380 г. Форма куста – 5 баллов.

Коллекционные образцы нута, выделившиеся по высоте растения, высоте прикрепления нижнего боба и высокой семенной продуктивности: к-3338, ПС-4039, Чили. Вегетационный период – 90 дней, продуктивность семян с растения – 20,8 г, с делянки – 480 г. Длина стебля – 62 см. Высота прикрепления нижнего боба – 26 см. Масса 1000 семян – 350 г. Форма куста – 5 баллов. К-3341, ПС-4049, Чили. Вегетационный период – 90 дней, продуктивность семян с растения – 50,0 г, с делянки – 700 г. Длина стебля – 62 см. Высота прикрепления нижнего боба – 28 см. Масса 1000 семян – 320 г. Форма куста – 5 баллов. К-3564, IG:7150, Кипр. Вегетационный период – 78 дней, продуктивность семян с растения – 32,4 г, с делянки – 1460 г. Длина стебля – 65 см. Высота прикрепления нижнего боба – 28 см. Масса 1000 семян – 300 г. Форма куста – 5 баллов. К-3565, IG:7411, Афганистан. Вегетационный период – 73 дня, продуктивность семян с растения – 26,5 г, с делянки – 1140 г. Длина стебля – 66 см. Высота прикрепления нижнего боба – 28 см. Масса 1000 семян – 320 г. Форма куста – 5 баллов. К-3709, IG: 70463, Турция. Вегетационный период – 80 дней, продуктивность семян с растения – 56,2 г, с делянки – 900 г. Длина стебля – 68 см. Высота прикрепления нижнего боба – 28 см. Масса 1000 семян – 310 г. Форма куста – 3 балла.

Образцы нута, выделенные по высоте растения, высоте прикрепления нижнего боба и форме куста: к-2615, Луганец, Украина. Вегетационный период – 74 дня, продуктивность семян с растения – 3,7 г, с делянки – 228 г. Длина стебля – 70 см. Высота прикрепления нижнего боба – 35 см. Масса 1000 семян – 180 г. Форма куста – 7 баллов. К-2807, ПС-5902, Украина. Вегетационный период – 86 дней. Продуктивность семян с растения – 3,3 г, с делянки – 188 г. Длина стебля – 70 см. Высота прикрепления нижнего боба – 30 см. Масса 1000 семян – 210 г. Форма куста – 7 баллов. К-3762, IG:75612, Сирия. Вегетационный период – 69 дней. Продуктивность семян с растения – 14,0 г, с делянки – 280 г. Длина стебля – 60 см. Высота прикрепления нижнего боба – 30 см. Масса 1000 семян – 300 г. Форма куста – 7 баллов. И-617339, IG:128294, Украина. Вегетационный период – 69 дней. Продуктивность семян с растения – 14,7 г, с делянки – 545 г. Длина стебля – 60 см. Высота прикрепления нижнего боба – 35 см. Масса 1000 семян – 280 г. Форма куста – 7 баллов.

Образцы нута, выделившиеся по высокой семенной продуктивности и форме куста: к-2735, ПС-4618, Сирия. Вегетационный период – 76 дней. Продуктивность семян с растения – 36,5 г, с делянки – 438 г. Длина стебля – 50 см. Высота прикрепления нижнего боба – 20 см. Масса 1000 семян – 280 г. Форма куста – 7 баллов.

Коллекционные образцы нута, выделившиеся по признакам скороспелости и высокой семенной продуктивности: к-2944, ПС-6858, Сирия. Вегетационный период – 74 дня, продуктивность семян с растения – 38,9 г, с делянки – 545 г. Длина стебля – 40 см. Высота прикрепления нижнего боба – 16 см. Масса 1000 семян – 200 г. Форма куста – 3 балла. К-3343, ПС-4092, Иордания. Вегетационный период – 74 дня, продуктивность семян с растения – 28,0 г, с делянки – 365 г. Длина стебля – 36 см. Высота прикрепления нижнего боба – 10 см. Масса 1000 семян – 240 г. Форма куста – 3 балла.

С целью исследования перспективности возделывания нута в условиях Тамбовской области на Екатеринбургской опытной станции ВИР с 2009 г. начато изучение коллекционных образцов нута (Булынец и др., 2010).

Тамбовская область расположена на севере Центральной Черноземной зоны Российской Федерации. Климат умеренноконтинентальный, с довольно теплым летом и холодной зимой. Количество солнечных часов в области практически такое же, как и в Северокавказском регионе.

Средняя месячная температура воздуха самого холодного месяца – января – изменяется от –10,5 до –11,5°С, а самого теплого месяца – мая – от +19,0 до +20,7°С. Безморозный период длится 210–216 дней, период с температурой воздуха выше 10°С колеблется от 141 до 154 дней, сумма температур за это время составляет 2300–2600°С. Область относится к зоне недостаточного увлажнения.

Годовая сумма осадков колеблется в пределах 500–550 мм на севере и около 425–475 мм на юге области. Сумма осадков за вегетационный период составляет 50–60% от годовой (Страшной, 1974).

Риск сильных засух в области доходит до 20–40%, а очень сильные наступают раз в 10–12 лет. Особо засушливыми годами, приведшими к гибели практически всего урожая, были 1921, 1946, 1971, 1972, 1985 и 2010.

Поля Екатеринбургской опытной станции находятся в пойме р. Польной Воронеж. Почвы – слабо выщелоченные черноземы, тяжелосуглинистые по механическому составу.

В 2011 г. было изучено 630 коллекционных образцов нута из основных мировых регионов возделывания культуры, из 45 стран. Из 630 образцов, включенных в изучение, 382 образца относились к новому поступлению и ранее не изучались в условиях Российской Федерации. Все они были отобраны на полях ICARDA (Сирия) по хозяйственно-ценным признакам.

В 2011 г. посев коллекционных образцов нута провели 24 апреля. Площадь делянки 1 м². Через каждые 10 номеров высевали по два стандарта. Стандарт – Приво 1 высевали в начале, в середине и в конце коллекционного участка. В качестве стандартов были высеяны три районированных и широко распространенных на территории РФ сорта нута: Волгоградский 10, Краснокутский 36 и Приво 1.

После уборки нута с поля провели структурный анализ растений по девяти ценным селекционным признакам, определяющим семенную продуктивность и приспособленность к механизированному возделыванию: высоте растения от почвы до высшей точки растения (см); высоте прикрепления нижнего боба (см); числу ветвей 1-го порядка у основания стебля; числу ветвей 1-го порядка в верхушечной части стебля; массе одного растения с бобами и остатками корня (г); числу бобов на одном растении; числу семян на одном растении; массе семян с одного растения; массе 1000 семян (г). Для анализа отбирали по три растения с каждого образца. Структурный анализ растений проводили в лабораторных условиях.

Изучение коллекционных образцов нута на Екатеринбургской опытной станции ВИР в 2011 г. показало, что вегетационный период у преобладающего числа образцов (534) составлял 70–74 дня и соответствовал по этому признаку показателям районированных сортов.

Кроме общей продолжительности вегетационного периода существенное значение в формировании урожайности нута имеет соотношение межфазных периодов: всходы–цветение и цветение–созревание. Для их оценки мы руководствовались математически обоснованными данными по оптимальной продолжительности разных периодов вегетации нута для условий Поволжья (Германцева, 2011). Период всходы–цветение должен составлять 38–40 дней, период цветение–спелость – 48–52 дня, общая продолжительность вегетационного периода 88–92 дня.

По данным наших исследований 126 образцов нута имели период всходы–цветение на уровне стандартов – 30 дней у St 1 Волгоградский 10 и 33 дня у St 2 Краснокутский 36.

По периоду цветение–созревание 58 образцов нута находились на уровне стандартов, у которых этот период составил 42 дня. У 369 образцов этот период превысил стандартный уровень на 1–3 дня. По признаку высота растений на уровне стандартов (43–46 см) выделено 49 образцов нута. 82 образца превысили показатели стандартов по высоте растения на 10–20 см.

По признакам компактной формы куста и высоты прикрепления нижнего боба выделено 37 коллекционных образцов. По признаку числа бобов на одном растении 273 образца нута были на уровне стандартов (17–32 боба), 77 образцов превысили показатели стандартов по этому признаку. Число бобов на одном растении у них варьировало от 33 до 202. По числу семян растения 206 образцов находились на уровне стандартов (20–31). 90 образцов нута по числу семян с одного растения (от 32 до 203) превысили показатели стандартов.

В связи с повышением спроса на внешнем рынке на крупносемянные сорта нута в отечественной селекции активизировалась работа по созданию таких сортов. Включение ис-

точников крупносемянности в селекционные программы позволит ускорить создание новых крупносемянных сортов этой культуры. По результатам наших исследований выделено 409 образцов нута с массой 1000 семян более 350 г. Масса 1000 семян у сортов Волгоградский 10, Краснокутский 36 и Приво 1, которые участвовали в опыте в качестве стандартов, соответственно составила 278, 280 и 270 г.

Почвенно-климатические условия Кубанской опытной станции ВИР благоприятны для выращивания нута. Изучением его коллекционных образцов на станции занимались с начала 30-х годов прошлого века.

В результате изучения новых поступлений коллекционных образцов нута на Кубанской опытной станции ВИР в течение 2001–2011 г. выделены источники ценных селекционных признаков.

Урожайность коллекционных образцов нута определяли по массе семян с 1 м². У стандарта сорта Совхозный 14 она в среднем составила 224,6 г/м². За годы изучения высокую урожайность (свыше 115%) показали 27 образцов, а свыше 140% к стандарту показали 8 образцов (г/м²): к-3605 (Турция) – 350,0 (156% к стандарту), к-3613 (Италия) – 350,0 (156% к стандарту), к-3574 (Индия) – 339,0 (151% к стандарту), к-3577 (Индия) – 321,4 (143% к стандарту), к-3587 (Эфиопия) – 314,3 (140% к стандарту), к-3618 (Франция) – 332,0 (148% к стандарту), к-3611 (Чили) – 317,9 (142% к стандарту), к-583 (Азербайджан) – 314,3 (140% к стандарту). По этому признаку выделились также образцы к-1712 (Узбекистан), к-1731 (Молдавия), к-3020 (Иран), к-3021, 3077 (Марокко), к-3045, 3046, 3068, 3123, 3131, 3145 (Сирия), к-3402 (Франция), к-3541, 3546 (Таджикистан).

По скороспелости выделено 38 образцов, созревающих на 8–17 дней раньше стандартного образца Совхозный 14.

По семенной продуктивности выделено 36 образцов, превысивших стандарт более чем на 150%. Лучшие из них: к-1731 (Молдавия), к-3038 (Марокко), к-3046, 3068, 3144 (Сирия), к-3111, 3112, 3113, 3501 (Украина), к-3541, 3553, 3554 (Таджикистан).

По крупности 1000 семян с массой от 302–525 г. выделено 192 образца нута. Среди лучших из них по этому признаку образцы: к-533 (Палестина), к-3015, 3024, 3123, 144, 3145, 3163, 3450 (Сирия), к-3030, 3491 (Испания), к-3494 (Тунис), к-3500, 3501, 3502, 3110 (Украина), и-603016 (Тунис).

Образцы нута к-3120, 3122, 3131, 3144, 3145, 3151, 3163, 3171, и-597751, к-3212, 3216, 3226 выделились по комплексу признаков, в частности по высокой семенной продуктивности и крупности семян. Из них образцы к-3120, 3122, 3131, 3151, 3163 и 3226 имели также высокое прикрепление нижнего боба.

В 2004 и 2011 гг. в условиях Кубанской опытной станции на фоне эпифитотийного развития аскохитоза на растениях нута была проведена оценка коллекционных образцов на устойчивость к заболеванию. Выделено 132 образца, относительно устойчивых к аскохитозу. Наиболее устойчивые: к-3057 (Испания), к-1335, 156 (Россия), к-3022, 3024, 3045, 3051, 3061, 3065, 3066, и-602524, к-3067, 3068, и-601504 (Сирия), к-1292 Узбекистан.

Образцы диких видов нута – новый ценный исходный материал для селекционных программ по улучшению существующего мирового сортимента нута. Они служат источниками устойчивости ко многим биотическим и абиотическим стрессам.

В период с 2000 по 2010 г. в коллекцию ВИР было привлечено 96 образцов диких видов нута из Международного центра по изучению сельскохозяйственных культур в засушливых регионах (ICARDA, Сирия). Интродуцированные образцы диких видов отображают все разнообразие однолетних видов: *C. bijugum* K. H. Rech., *C. chorassanicum* (Vge) M. Pop., *C. cuneatum* Hochst. ex Rich, *C. echinospermum* P. H. Davis, *C. judaicum* Boiss., *C. pinnatifidum* Jaub. & Sp., *C. reticulatum* Lad. и *C. yamashitae* Kitamura.

В период с 2006 по 2010 г. образцы диких видов изучали на Астраханской, Кубанской и Екатерининской опытных станциях ВИР. У всех образцов получены новые репродукции се-

мян. Образцы диких видов оказались устойчивыми во всех пунктах изучения к популяциям патогенов, вызывающих фузариозное увядание и аскохитоз. Образцы: и-610373 (*C. judaicum* Boiss.), и-610369 (*C. pinnatifidum* Jaub. & Sp.), и-610380 (*C. echinospermum* P. H. Davis) выделались по скороспелости. Они созревали на 30–35 дней раньше районированных стандартов. Период от всходов до созревания у них – 45–56 дней. Наиболее урожайным, продуктивным и крупносемянным был образец вида *C. pinnatifidum* Jaub. & Sp. и-610367.

Заключение

Таким образом, коллекция нута ВИР, созданная Н. И. Вавиловым, продолжает пополняться новыми образцами из различных мировых регионов его возделывания и в настоящее время насчитывает более 3000 образцов. За последние десять лет в коллекцию привлечено 1088 образцов культурного вида нута *Cicer arietinum* L. и 96 образцов однолетних диких видов: *C. bijugum* K. H. Rech., *C. chorassanicum* (Bge) M. Pop., *C. cuneatum* Hochst. ex Rich, *C. echinospermum* P. H. Davis, *C. judaicum* Boiss., *C. pinnatifidum* Jaub. & Sp., *C. reticulatum* Lad. и *C. yamashitae* Kitamura., которых в коллекции ВИР ранее не было.

В результате изучения новых поступлений образцов нута в различных почвенно-климатических регионах на Астраханской, Кубанской и Екатерининской опытных станциях ВИР были выделены источники ценных селекционных признаков, которые могут быть включены в селекционные программы в различных регионах Российской Федерации.

Проведенные исследования в новом географическом для нута пункте позволяют сделать вывод, что почвенно-климатические характеристики Тамбовской области соответствуют биологическим особенностям культуры, благоприятствуют возделыванию нута и получению высоких урожаев зерна.

Изучение образцов диких видов нута в условиях опытных станций ВИР свидетельствует об их перспективности как нового исходного материала для итрогрессивной селекции и возможности привлечения в селекцию нута для создания новых сортов, устойчивых к абиотическим и биотическим стрессам.

Список литературы

- Акинина Г. Е., Безуглая О. Н., Попов В. Н. Классификация сортов нута по морфологическим и молекулярным маркерам // Вісник Харківського національного аграрного університету. 2011. Вип. 1 (22). С. 61-75.
- Балашов В. В., Балашов А. В., Патрин И. Т. Нут – зерно здоровья // Уч.-практ. пособие. Волгоград, 2002. 87 с.
- Булынец С. В., Гуркина М. В., Печеров А. А. Нут // Каталог мировой коллекции ВИР. СПб.: 2009, Вып. 792. 64 с.
- Булынец С. В., Панкратов Н. Н., Сергеев Е. А. Нут как перспективная зерновая бобовая культура для возделывания в условиях Тамбовской области // Матер. междунар. конф. с элементами науч. школы для молодежи. Мичуринск–научоград РФ. 22–25 сентября 2010 г. С. 66-71.
- Вавилов Н. И. Полевые культуры Юго-Востока. Петроград. Изд-во Народного комиссариата земледелия «Новая деревня», 1922. С. 157-159.
- Германцева Н. И. Биологические особенности селекции и семеноводства нута в засушливом Поволжье. Автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Пенза, 2001. 54 с.
- Германцева Н. И. Нут – культура засушливого земледелия. Саратов, 2011. 199 с.
- Классификатор рода *Cicer* L. (Нут) / Под ред. В. А. Корнейчук. Л., 1980. 16 с.
- Методические указания по изучению коллекции зерновых бобовых культур / Под ред. Н. И. Корсакова. Л., 1975. 60 с.
- Методические указания. Коллекция мировых генетических ресурсов зерновых бобовых культур ВИР: пополнение, сохранение и изучение / Под ред. М. А. Вишняковой. СПб, 2010. 141 с.
- Страшной В. Н. Агроклиматические ресурсы Тамбовской области. Л., 1974. 102 с.
- Chickpea descriptors*. IBPGR Secretariat. 1985. Rome, Italy. 15 p.

БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМЯН И ВОЛОКНА ОБРАЗЦОВ КОНОПЛИ (*CANNABIS SATIVA L.*) ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР ИМ. Н. И. ВАВИЛОВА

Т. В. Шеленга, С. В. Григорьев, К. В. Илларионова

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: tatianashelenga@yandex.ru

Резюме

Изучен состав и содержание жирных кислот в масле семян рудеральной (сорной) конопли, собранной экспедициями ВИР им. Н. И. Вавилова в Приволжском, Южном, Уральском, Сибирском и Дальневосточном федеральных округах России. Проведено изучение содержания лигнина в элементаризованном волокне (модифицированном с помощью комплекса механических и химических обработок) для косвенной оценки прядильных качеств.

Ключевые слова: конопля, масло конопли, жирные кислоты, лигнин.

BIOCHEMICAL RESEARCH OF CANNABIS (*CANNABIS SATIVA L.*) ACCESSIONS FROM N. I. VAVILOV INSTITUTE (VIR) COLLECTION

T.V. Shelenga, S.V. Grigoryev, K.V. Illarionova

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: tatianashelenga@yandex.ru

Fatty acids profile and lignin content were studied in Cannabis accessions which have been collected by N. I. Vavilov Institute search missions round Volga, Southern, Ural, Siberian and Far East federal regions of Russia.

Key words: cannabis (hemp), hemp oil, fatty acids, lignin.

Введение

Конопля посевная (*Cannabis sativa L.*) – одна из самых древних культур, используемых человеком для получения текстильного волокна и пищевого масла. Показано, что масло семян конопли обладает высокой питательной ценностью и не содержит токсических соединений (Загорский, 1894; Плешков, 1980; Григорьев и др., 2001), что и обусловило повсеместное использование его в питании на протяжении ряда веков в России. В настоящее время коноплю возделывают в Индии, Китае, Японии, в странах Средней и Северной Европы и Америки, а также в ряде регионов России.

Народнохозяйственное значение конопли определяется ее использованием как прядильно-масличной культуры. Продукты коноплеводства применяют главным образом в двух направлениях: для получения из волокна тканей, шпагата и веревки и для получения из семян масла. Ткани, полученные из конопли, отличаются высокой прочностью, гигроскопичностью и имеют, в том числе, техническое назначение. Бумага из конопляного волокна прочная, долговечная, не коробится от влаги, не боится солнца, устойчива в горячей воде, не имеет собственного вкуса и аромата. Именно эти качества дали возможность в 1929 г. запатентовать конопляную бумагу для производства чайных пакетиков. Сейчас в такие пакетики расфасовывают только дорогие сорта чая (Sterk, 1995). При проведении ландшафтных работ отдается предпочтение материалу, изготовленному из волокон конопли, так как он подвергается биодegradации. Некоторые сорта конопли выращиваются как декоративные растения. Сердцевинные волокна конопли используются для изготовления фитилей для свечей, строительных (фибrolит) и теплоизоляционных материалов. Построенный в 15-ом веке во Франции мост из кирпичей с добавкой конопляных волокон до сих пор исправно несет службу

(Gümüşkaya et al., 2007; Lavoie, 2007). Масло из семян конопли употребляют при изготовлении кондитерских изделий, а также для производства олифы, лаков и красок (Mustafa et al., 1999). Семена конопли являются хорошим кормом в промышленном и декоративном птицеводстве. Силос, полученный из зеленой массы конопли, и жмых семян идут на корм домашнему скоту, а костра (сердцевинные волокна) – на высококачественную гипоаллергенную подстилку для домашних животных (Bócsa, 1998; Jim et al., 2001).

Показатели содержания в волокне целлюлозы, гемицеллюлозы и лигнина определяют дальнейшее использование волокна конопли (пеньки) как прядильной культуры. Именно химический состав волокон дает возможность решить, для какого производства пригодна данное сырье (производство тканей, бумаги, строительных материалов и др.). Волокно с содержанием лигнина от 4 до 20% открывает возможности использования его в бумажном производстве и сохранения мировых лесных ресурсов (Van Soest et al., 1979; Sterk, 1995; Vogl et al., 2004; Werf et al., 2012).

Психоактивное действие смолистого вещества, выделяемого цветками конопли, связано с присутствием в нем каннабиноидов (дельта-9 и дельта-8 – тетрагидроканнабинола – ТГК, тетрагидроканнабиварина – ТГБ, каннабинола – КБН). По результатам исследований «проблема каннабиноидов» стоит на четвертом месте – после кофеина, алкоголя и никотина (Spielmann et al., 1988; Small et al., 2002). Опасения, что семена и масло конопли могут содержать психотропные каннабиноиды, безосновательны. Стандартная очистка семян не оставляет каннабиноидов в семенах и масле, даже если это масло приготовлено из высококачественных южных форм конопли. Современные сорта конопли характеризуются очень низким содержанием каннабиноидов. Согласно международным стандартам, содержание ТГК не должно превышать 0,3% от сухого веса растения. При соблюдении данного условия продукты современного коноплеводства считаются безопасными для употребления. (Bócsa, 1998; Bócsa et al., 1998). Тем не менее, ряд каннабиноидов конопли ныне используется в терапии рассеянного склероза, при кашле, нарушениях сна и пр., а в некоторых странах в качестве вспомогательных средств при лечении рака и СПИДа, для промышленного производства фосфорсодержащих лекарственных препаратов («Фитина») (Машковский, 1984; Abel, 1980; Bócsa et al., 1995; Pate, 1995; Fleming et al., 1998). Сегодня работа над лекарственными препаратами на основе конопли продолжается (Mechoulan et al., 1997; Joy et al., 1999; Guzman, 2001).

В дореволюционной России посеvy конопли достигали миллиона гектар (Серебрякова, 1929). Называемое постным (Даль, 1978), масло конопли являлось основным источником пищевых растительных жиров населения (Низова и др., 2007). В СССР семена и масло конопли были рекомендованы для употребления в пищу (Махмудов, 1979; Кангаре, 1981). В настоящее время безнаркотичные сорта конопли выращивают в Центральной России и Краснодарском крае на площади около 10 тыс. га. Для возделывания сортов из Госреестра не требуется специальных разрешений. В сравнении с двадцатилетней ретроспективой площади под коноплей пока невелики, но они увеличиваются из года в год. Коноплеводство возрождается в регионах России. Конопляное масло в качестве пищевого масла (и высокоценного диетического продукта) вновь обретает былую популярность.

В последнее десятилетие в мире (Китай, Канада, Запад Европы) наблюдается рост посевных площадей под коноплей и дальнейшее развитие традиционных перерабатывающих производств. Помимо Канады и Китая, крупные плантации промышленной конопли расположены на острове Тасмания, где функционирует Tasmanian Hemp Company. Основной продукт компании – конопляное масло, используемое в пищу, и как основа для производства лаков и смазочных материалов. Лидером рынка по производству текстильной продукции из конопляного волокна (более 20 наименований) является австрийская фирма «Рохемп».

Высокий интерес к маслу конопли обусловлен сбалансированной и уникальной композицией полиненасыщенных жирных кислот, которые незаменимы в питании и эффективны как антиоксиданты. Масло конопли с успехом используется для профилактики сердечносо-

судистых заболеваний. Присутствие вышеупомянутых кислот обуславливает способность конопляного масла связывать свободные радикалы, что делает его ценным сырьем для производства косметики (Abel, 1980; Baraniecki, 1997; Karus, 2000).

В ряде стран мира созданы сорта конопли масличного направления с содержанием стеаридониковой кислоты до 5%. Линолевая кислота и γ -линоленовая кислота (ГЛК) относятся к «омега-6» жирным кислотам, а α -линоленовая и стеаридониковая (цис-6,9,12,15 октадекатетраеновая) – к «омега-3» жирным кислотам. Последняя не встречается в других маслах за исключением масла из семян ослинника (*Oenothera biennis* L.), огуречной травы (*Borago officinalis* L.) и черной смородины (*Ribes nigrum* L.). Однако в маслах из семян этих растений жирные кислоты весьма не сбалансированы для употребления в пищу. Учитывая, что ГЛК является промежуточным продуктом синтеза в организме человека гормоноподобных субстанций (простагландинов) (Biewinga et al., 1996), разбалансированное поступление данной кислоты может привести к развитию ряда патологий в организме. Конопляное масло в силу уникального сочетания ГЛК и других важных жирных кислот не только безопасно, но и весьма полезно для употребления в пищу (Spielmann et al., 1988; Callaway et al., 1996; Mechoulan et al., 1997).

Конопляное масло рекомендуется к употреблению как один из наиболее сбалансированных источников «омега-6» и «омега-3» жирных кислот, что оптимизирует обменные процессы и повышает иммунитет организма человека. Следует отметить, что соотношение линолевой и линоленовой кислот в конопляном масле и «жировом депо» человека сходно и составляет 1 : 3 (Erasmus, 1995). Поэтому соотношение содержания «омега-6» и «омега-3» ненасыщенных жирных кислот в конопляном масле принято считать наиболее оптимальным. У льняного масла это соотношение составляет 1 : 4, у рапсового – 2 : 1, у соевого – 7 : 1. Таким образом, высокое содержание «омега-6» и «омега-3» жирных кислот в конопляном масле – 75–80%, и оптимальное их соотношение выгодно выделяет его среди масел других растений.

Ценность конопляного масла подтверждается клиническими испытаниями. Пациенты с диагнозами: экзема, острые и хронические ларингиты, употреблявшие кроме лекарственных средств конопляное масло, выздоравливали быстрее (Grigoryev, 2002).

Оптимизация соотношения α - и γ - линоленовых кислот, повышение содержания стеаридониковой кислоты до 3–4 % входят в задачи селекции масличной конопли практически во всех коноплесееющих странах мира (Bócsa, 1998; Meijer, 1998). В Российской Федерации развивается селекция безнаркотических сортов масличной конопли, поддержанная 51 пунктом федеральной целевой программы 2005–2009 гг., разработанной ФСКН России.

В связи с вышеизложенным, создание ценного селекционного материала на широкой генетической основе, дальнейший скрининг генетических ресурсов в мировой коллекции ВИР для решения разносторонних задач селекции конопли в России весьма актуальны.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили образцы культурной и рудеральной конопли, собранные в ходе экспедиционных обследований, проведенных ВИР им. Н. И. Вавилова на территориях Приволжского, Южного, Уральского и Сибирского федеральных округов в 2006–2010 гг. в рамках реализации пунктов федеральной целевой программы ФСКН России в научных исследованиях. Сбор образцов конопли проводили с учетом ранее изученной биологии переопыления у *Cannabis* (Григорьев, Гордиенко, 2004). В общей сложности собрано несколько сотен новых образцов. Для изучения отобрали образцы, которые репрезентативно представляют экогеографические группы, хемотипы и технотипы конопли отдельных регионов коллекционирования.

Поскольку нашими экспедиционными сборами охвачена территория России от Поволжья до Дальнего Востока, одновременно был уточнен современный ареал *Cannabis*. Для биохимического анализа выбрано 20 образцов, наиболее характерных по основным хозяйственно-биологическим признакам для *in situ* популяций конопли в регионах.

Восемь образцов пеньки, выделившихся по технической длине образцов конопли, изучены на содержание лигнина для косвенной оценки прядильных качеств. Для получения наиболее точных данных о физико-механических свойствах пеньки, которые лимитируют ее «прядомость», образцы волокна были предварительно элементаризованы – модифицированы с помощью комплекса механических и химических обработок (Григорьев, Илларионова, 2009). Приведены также данные по не элементаризованному волокну среднерусского сорта Диана.

В качестве контроля использовали новый перспективный сорт среднерусской конопли Сурская.

Изучение жирно-кислотного состава масла конопли проводили методом газожидкостной хроматографии с масс-спектрометрией (ГЖХ МС) на хроматографе «Agilent 6850» (USA). Определяли содержание семнадцати жирных кислот: лауриновой (C12:0), миристиновой (C14:0), пальмитиновой (C16:0), пальмитолеиновой (C16:1), стеариновой (C18:0), вакценовой (C18:1, c11), олеиновой (C18:1), линолевой (C18:2), α - и γ -линоленовой (C18:3), стеаридониковой (C18:4), эйкозановой (C20:0), эйкозеновой (C20:1), эйкозодиеновой кислоты (C20:2), бегеновой (C22:0), эруковой кислоты (C22:1), лигноцериновой кислоты (C24:0). Данные обрабатывались при помощи программы NSD 5975 и UniChrom.

Определение содержания лигнина проводили с использованием экстрактора сырой клетчатки «VELP Scientifica» (Италия) по модифицированному методу Van Soest (Biewinga et al., 1996).

Результаты и обсуждение

Из литературных источников известно, что для конопли характерно высокое содержание ненасыщенных жирных кислот – от 80 до 92% (Callaway et al., 1996; Karus et al., 1994). По нашим данным оно составило 81–92%; содержание пальмитиновой, стеариновой, олеиновой кислот – соответственно 6,1–14,3; 1,1–3,1 и 0,9–15,7% (табл. 1), по данным других исследователей соответственно – 6,0–7,0; 2,9–3,2 и 8,6–15,2%. Содержание линолевой кислоты оказалось в пределах 35,3–57,4%, что близко к литературным данным (54,3–59,3%). Содержание α -линоленовой кислоты в образце и-88 из Улан-Удэ достигало 52,2%, что выше литературных данных (15,9–21,7%). Содержание γ -линоленовой кислоты колебалось от 0,7 до 7,8% (по данным зарубежных исследователей – 0,94–3,92%). Количество стеаридониковой кислоты было невелико – 0,1–1,9%, по литературным данным оно может достигать 2,4% (Callaway et al., 1996; Karus et al., 1994; Mölleken et al., 1997).

Содержание эйкозановой и эйкозеновой кислот находилось в пределах от 0,1 до 2,6 и от 0,0 до 2,3%. Содержание остальных кислот не превышало 1%.

Жирно-кислотный состав образцов конопли, взятых в исследование для определения пищевых достоинств масла, сравнивали с жирно-кислотным составом масла стандарта (сорт Сурская). В девяти изученных образцах (№ по каталога ВИР к-1308, к-1008, и-71, и-73, и-74, и-82, и-87, и-88, и-92) содержание γ -линоленовой кислоты было менее 3,1%. Данные образцы могут быть использованы для получения сортов конопли с оптимальным соотношением α - и γ -линоленовых кислот. В образцах (к-78, к-81, к-82, к-85, к-87, к-90, к-92, к-93) содержание диетически ценной стеаридониковой кислоты было выше по сравнению со стандартом (0,7%). Наибольшее количество (1,9%) этой кислоты обнаружено в масле семян образца in85 (Иркутская обл.). Высокое содержание полиненасыщенных жирных кислот в сравнении со стандартом (78%) отмечено у следующих образцов: и-71, и-74, и-76, и-78, и-82, и-85, и-87, и-88, и-92, а α -линоленовой кислоты у образцов и-71, и-74, и-76, и-78, к-82, и-84, и-85, и-86, и-87, и-88, и-89, и-92. Наиболее высокое содержание α -линоленовой кислоты (52,2 %) установлено для образца in88 (Бурятия).

Таблица 1. Содержание жирных кислот в масле семян конопли местных образцов различного происхождения

| № по каталогу ВИР | Происхождение | Содержание жирных кислот, % | | | | | | | | |
|-------------------|-----------------------|-----------------------------|-------|-------|-------|----------------|----------------|-------|--------|-------|
| | | C16:0 | C18:0 | C18:1 | C18:2 | C18:3 γ | C18:3 α | C20:7 | C18:48 | C20:1 |
| 1308 | Дагестан | 14,3 | 3,1 | 15,7 | 50,3 | 1,4 | 10,6 | 1,6 | 0,7 | 2,3 |
| 1008 | Саратовская область | 9,2 | 2,6 | 14,6 | 55,4 | 2,3 | 14,5 | 0,9 | 0,3 | 0,2 |
| и-71 | Самарская область | 7,6 | 1,1 | 1,8 | 42,1 | 0,9 | 46,2 | 0,2 | 0,2 | 0 |
| и-73 | Челябинская область | 11,3 | 3 | 14,9 | 53,7 | 1,8 | 13,3 | 0,3 | 0,8 | 0,9 |
| и-74 | Тюменская область | 7,1 | 1,9 | 1,2 | 53 | 1,8 | 34,1 | 0,3 | 0,5 | 0,1 |
| и-76 | Омская область | 6,7 | 1,2 | 1,5 | 55,8 | 3,0 | 31,0 | 0,2 | 0,7 | 0,0 |
| и-78 | Новосибирская область | 7,5 | 1,9 | 1,7 | 51,3 | 3,8 | 32,1 | 0,3 | 1,4 | 0,1 |
| и-81 | Кемеровская область | 8,8 | 2,6 | 15 | 50,4 | 6,3 | 13,6 | 1,5 | 1,1 | 0,7 |
| и-82 | » | 7,4 | 1,8 | 1,3 | 53,9 | 2,2 | 31,8 | 0,5 | 0,9 | 0,2 |
| и-84 | Красноярский кр. | 10,9 | 2,6 | 12,5 | 42,6 | 7,8 | 20,2 | 2,6 | 0,4 | 0,4 |
| и-85 | Иркутская область | 7,1 | 1,9 | 1,1 | 51,7 | 5,2 | 30,5 | 0,4 | 1,9 | 0,2 |
| и-86 | » | 9,1 | 1,8 | 9,6 | 51 | 4,2 | 22,3 | 1,4 | 0,3 | 0,3 |
| и-87 | » | 9,7 | 2,4 | 2,3 | 48,0 | 2,5 | 33,7 | 0,3 | 1,0 | 0,1 |
| и-88 | Улан-Удэ | 8,4 | 1,8 | 0,9 | 35,3 | 0,7 | 52,2 | | 0,5 | 0,2 |
| и-89 | Бурятия | 7,9 | 2,3 | 14,7 | 49,7 | 5 | 17,8 | 1,7 | 0,6 | 0,3 |
| и-90 | Читинская область | 8 | 1,7 | 11,7 | 51,5 | 6,5 | 16,9 | 2 | 1 | 0,7 |
| и-92 | Амурская область | 8,6 | 2,7 | 0,9 | 46,4 | 2,5 | 37,5 | 0,2 | 0,9 | 0,3 |
| и-93 | Читинская область | 8,2 | 1,9 | 9,3 | 51,7 | 7,3 | 18,1 | 2,1 | 0,8 | 0,6 |
| 581 сорт Сурская | Пензенская обл., st | 6,6 | 2,9 | 11,1 | 57,4 | 3,1 | 16,8 | 1 | 0,7 | 0,4 |
| 567 сорт Диана | Чувашия | 6,1 | 2,6 | 10,3 | 56,0 | 3,8 | 18,7 | 1,4 | 0,8 | 0,3 |

Примечание. Жирные кислоты: C16:0 – пальмитиновая, C18:0 – стеариновая, C18:1 – олеиновая, C18:2 – линолевая, C18:3 γ – леноленовая C18:3 α – леноленовая, C20:7 – эйкозановая, C18:48 – стеаридониковая, C20:1 – эйкозеновая

В масле изученных образцов конопли не обнаружено «непищевой» – эруковой кислоты (C22:1). Эйкозодиеновая кислота (C20:2) обнаружена в образцах из Дагестана (0,1%) и Красноярского края (0,9%). Практически отсутствуют (0,0–0,5%) в масле конопли лауриновая (C12:0), миристиновая (C14:0) и пальмитолеиновая (C16:1) кислоты.

В результате проведенного исследования были выделены образцы и-82, и-87, и-92, обладающие наиболее оптимальным жирно-кислотным составом масла.

Как было сказано выше, масло конопли отличается от всех других растительных масел оптимальным соотношением «омега 6» и «омега 3» жирных кислот. В проанализированных образцах оно в среднем составляло 1:3,4. Между изменением содержания олеиновой и γ-линоленовой кислот установлена отрицательная корреляционная связь – (–0,9). Особенности жирно-кислотного состава масла образцов из различных регионов России выявить в настоящем исследовании не удалось. Для этого необходимо более углубленное изучение образцов конопли, произрастающих в южных и восточных регионах России

Исследование элементаризованного волокна шести образцов пеньки от выделившихся по технической длине стебля растений показало, что содержание лигнина изменялось в пределах от 1,78 до 5,51% (табл. 2). Не элементаризованное волокно сорта Диана имело содержание лигнина 6,95%. Низкое содержание лигнина имели образцы и-89 (1,9%), и-76 (1,9%), 1008 (3,8%). Эти образцы целесообразно использовать в селекции прядильной конопли как источники признаков волокна с высокой прядомостью.

Таблица 2. Содержание лигнина в элементаризованном волокне конопли местных образцов различного происхождения

| № по каталогу ВИР | Происхождение | лигнин, % |
|-------------------|---------------------|-----------|
| 1008, местный | Саратовская область | 3,77 |
| и- 71, местный | Самарская область | 4,30 |
| 1308, местный | Дагестан | 5,44 |
| и- 76, местный | Омская область | 1,90 |
| и- 88, местный | Улан-Удэ | 5,27 |
| и- 89, местный | Бурятия | 1,78 |
| 567, Диана | Чувашия | 6,95 |
| 581, Сурская | Пензенская область | 5,51 |

Заключение

На основании анализа полученных результатов установлено, что образцы конопли, привлеченные в коллекцию в 2006–2010 гг. в ходе экспедиций ВИР по регионам Южного, Сибирского и Дальневосточного ФО России, в целом характеризуются оптимальным соотношением ценных жирных кислот в масле и могут быть использованы в селекции новых сортов и гибридов масличной конопли. В результате проведенного исследования были выделены образцы и-82, и-87, и-92 – источники оптимального жирно-кислотного состава пищевого масла. Особенности жирно-кислотного состава масла у образцов из различных регионов России выявить в настоящей работе не удалось. Для этого необходимо проведение дальнейших исследований.

Полученные данные о содержании лигнина в элементаризованной пеньке образцов и-76, и-89, и к-1008 свидетельствуют о хорошем качестве данного сырья и пригодности указанных образцов для дальнейшего использования в селекции на качество прядомого волокна конопли.

Таким образом, в результате экспедиционных сборов коллекция конопли ВИР пополнена эколого-географически разнообразными образцами конопли – ценным исходным материалом для селекции различных направлений. Исходя из анализа современных тенденций в использовании промышленной конопли, она представляет интерес и как пищевая, и как прядильная культура. В связи с этим необходимо продолжать сбор и исследование генофонда конопли для реализации его потенциала в отечественной селекции и широкого внедрения культуры конопли в сельскохозяйственное производство России.

Список литературы

- Герцог Р. О. Пенька и лубяные волокна. М., 1931. 354 с.
- Григорьев С. В., Гордиенко С. Л. Наследование признака наркотичности конопли // Тр. Междунар. науч. конф. «Селекция против наркотиков». Краснодар, 2004. С. 83-91.
- Григорьев С. В., Низова Г. К., Сухорада Т. И., Син А. Н., Гордиенко С. Л., Смирнова С. А. Формирование признаковой коллекции конопли посевной (*Cannabis sativa* L.) // Генетические ресурсы культурных растений. Тез. докл. междунар. науч.-практ. конф. СПб.: ВИР, 2001. С. 134.
- Григорьев С. В., Илларионова К. В. Конвергентный отбор по физико-механическим признакам качества волокна у хлопчатника и конопли // Физика волокнистых материалов: структура, свойства. Сб. матер. XII Междунар. науч.-практ. семинара. Иваново, 2009. С. 47-49.
- Давидян Г. Г. Конопля // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1972. Т. 48. вып. 3. С. 35-38.
- Даль В. Толковый словарь живого великорусского языка. М., 1978. Т.3. 1560с.
- Загорский П. А. Выводы и замечания по культуре конопли и обработке ее в Орловской губернии. СПб., 1894. 258 с.
- Кангаре В. В. Салаты и бутерброды. Рига, 1981. 126 с.
- Машковский М. Д. Препараты, содержащие фосфор. Фитин // Лекарственные средства. М.: Медицина, 1984. Т. 2. С. 134.
- Махмудов К. Узбекский плов. Диетические свойства и технологии приготовления. Ташкент, 1979. 254с.
- Низова Г. К., Григорьев С. В. Конопля // Каталог мировой коллекции ВИР. СПб.: ВИР, 2007. Вып. 778. С.124.
- Плешков Б. П. Биохимия сельскохозяйственных растений. М.: Колос, 1980. 458 с.
- Серебрякова Т. Я. Конопля // Изд. Всесоюз. ин-та прикл. бот. и нов. культур. Л., 1929. 356 с.
- Abel E. L. Marijuana – the first twelve thousand years // Plenum Press. New York, 1980. P. 123-126.
- Baraniecki P. Industrial plants in clean-up of heavy metal polluted soils // Bioresource hemp. Proc. Symp. Germany, 1997. P. 277-283.
- Biewinga E. E. and G. Van der Bijl. Sustainability of energy crops in Europe. A methodology developed and applied // Centre for Agriculture and Environment. Netherlands, 1996. 259 p.
- Bócsa I. Genetic improvement: conventional approaches // Advances in hemp research. Food Products Press. London, 1998. P. 153-184.
- Bócsa I. and Karus M. The cultivation of hemp: botany, varieties, cultivation and harvesting // London, 1998. 125 p.
- Bócsa I., Mathe P. Can THC occur in hemp seed oil? // J. of the International Hemp Ass. 1995. V. 2, N°2. P. 56-59.
- Jim L. Bowyer. Industrial Hemp (*Cannabis sativa* L.) as a Papermaking Raw Material in Minnesota. Technical, Economic and Environmental Considerations // Minnesota Environment and Natural Resources Trust Fund. Department of Wood & Paper Science. University of Minnesota, 2001. P. 47.
- Callaway J., Tennila T., Pate D. Occurrence of "omega-3" stearidonic acid (cis-6,9,12,15-octadecatetraenoic acid) in hemp (*Cannabis sativa* L.) seed // J. of the International Hemp Ass. 1996. V. 3. N° 2. P. 98-103.
- Erasmus U. Fats that Heal, Fats that Kill // Canada. 1995. V. 5. P. 157-158.
- Fleming M., Clarke R. Physical evidence for the antiquity of *Cannabis sativa* L. (*Cannabaceae*) // J. of the International Hemp Ass. 1998. P. 5.

- Grigoryev O. Application of hempseed (*Cannabis sativa* L.) oil in the treatment of ear, nose and throat disorders // J. of Industrial Hemp. 2002. V. 7. P. 12-15.
- Gümüşkayaa E., Usta M., Balaban M. Carbohydrate components and crystalline structure of organosolvent hemp (*Cannabis sativa* L.) bast fibers pulp // Bioresource. Technology. 2007. V. 98. I. 3. P. 491-497.
- Guzman D. Hemp oil shows huge gains in food and personal care // Chem. Market Rptr. 2001. P. 259-307.
- Karus M. Naturfasermärkte weltweit // 3rd Int. Symp. Bioresource Hemp. Proc. «Bioresource Hemp 2000 and other fibre crops». 2000, P. 26-31.
- Karus M. and Leson G. Hemp research and market development in Germany // J. Int. Hemp Assoc. 1994. V. 1. P. 52-56.
- Lavoie Jean-Michel, Biorefinery of *Cannabis sativa* using one- and two-step steam treatments for the production of high quality fibres // Romain Beauchet Bioresource Technology. 2007. V. 98. I. 3. P. 491-497.
- Joy J. E., S. J. Watson Jr. and J. A. Benson Jr. Marijuana and medicine: assessing the science base // US Natl. Acad. Press. HempTech, Sebastopol, CA. 1999. P. 56-59.
- Mechoulan R. and Hanus L. Progress in basic research and medicinal uses of *Cannabis* and cannabinoids // Bioresource Hemp. Proc. Symp. Germany. Frankfurt. 1997. P. 670-683.
- Meijer E. P. M. de. *Cannabis* germplasm resources // Advances in hemp research. London: Food Products Press, 1998. P. 133-151.
- Mölleken H. and Theimer R. R. . Survey of minor fatty acids in *Cannabis sativa* L. fruits of various origins // Bioresource Hemp. Proc. Symp. Germany. 1997. P. 500-504.
- Mustafa A. F., McKinnon J. J., Christensen D. A. . The nutritive value of hemp meal for ruminants // Can. J. Anim. Sci. 1999. V. 79. P. 91-95.
- Pate D. W. Guide to the scientific literature on potential medical uses of *Cannabis* and the cannabinoids // J. Int. Hemp Assoc. 1995. V. 2. P. 74-76.
- Small E. and Marcus D. . Hemp: A new crop with new uses for North America // Trends in new crops and new uses. Alexandria: ASHS Press., 2002. P. 284-326.
- Spielmann, D., Bracco U., Traitler H., Crozier G., Holman R., Ward M. and Cotter R. Alternative lipids to usual omega-6 PUFAs: gamma-Linolenic acid, alpha-linolenic acid, stearidonic acid, EPA, etc // Journal of Parenteral and Enteral Nutrition. 1988. V. 12(6). P. 111-123.
- Sterk B. Hemp in time-lapse // Textile forum. Germany. 1995. №2. P. 48-52.
- Van Soest P. J., Robertson J. B. System of analysis evaluating fibrous feeds. Cornell University Press, Ithaca. N.Y. 1979. P. 23-28.
- Vogl C. R., Mölleken H., Lissek-Wolf G., Surböck A., Kobert J. Hemp (*Cannabis sativa* L.) as a Resource for Green Cosmetics: Yield of Seeds and Fatty Acids Composition of 20 Varieties under the Growing Conditions of Organic Farming in Austria // Journal of Industrial Hemp/ 2004. V. 9(1). P. 51-68.
- Van der Werf H. M. G., a, b, c, J. E. Harsveld van der Veend, A. T. M. Boumab, M. ten Cate Quality of hemp (*Cannabis sativa* L.) stems as a raw material for paper // Industrial Crops and Products. V. 37(1), 2012. P. 275-283.

БИОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПЛОДОВ «КРАСНОПЛОДНОЙ» КАЛИНЫ (*VIBURNUM L.*)

Т. В. Шеленга¹, С. А. Стрельцина¹, А. А. Сорокин¹, А. Л. Шаварда², Г. А. Фирсов²,
Н. П. Васильев², А. В. Волчанская²

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: tatianashelenga@yandex.ru

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
e-mail: ashavarda@yahoo.com

Резюме

Семейство Калиновые (*Viburnaceae* Dum.) объединяет около 200 видов. Ягоды калины богаты биологически активными веществами, что объясняет их широкое применение в медицине. Несмотря на неослабевающий интерес к данной культуре, к настоящему времени накоплено мало данных по биохимическому составу плодов калины, что делает наше исследование особенно актуальным.

Ключевые слова: калина, биологически активные вещества.

BIOCHEMICAL CHARACTERISTICS OF "RED-FRUITED" VIBURNUM ACCESSIONS

T. V. Shelenga¹, S. A. Strelcina¹, A. A. Sorokin¹, A. L. Shavarda², G. A. Firsov²,
N. P. Vasiljev², A. V. Volchanskaya²

¹ N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail: tatianashelenga@yandex.ru

² V.L.Komarov Botanical institute, RAS, St. Petersburg, Russia,
e-mail: ashavarda@yahoo.com

Summary

Viburnaceae family includes about 200 species. Berries of high bush cranberry are very rich of biologically active substances and very popular in medicine. Despite of great interest to high bush cranberry, the information of high bush cranberry biochemistry is few for now that makes our research especially actual.

Keywords: high bush cranberry, biologically active substances.

Введение

Семейство Калиновые (*Viburnaceae* Dum.) объединяет около 200 видов. В природе калина произрастает в Европе, Северной Африке, Азии (до Малайзии и острова Ява), а также Северной и Южной Америке. Особенно много ее в Азии и Северной Америке. По окраске плодов виды калины делят на две большие группы: «красноплодные» и «синечерноплодные». «Красноплодные» калины традиционно использовались в качестве ягодной культуры на территории России и сопредельных стран. Ягоды калины богаты биологически активными веществами – биофлавоноидами, витамином С, каротиноидами, органическими кислотами и аминокислотами, что объясняет их широкое применение в комплексной терапии различных заболеваний. Их применяют как желчегонные, поливитаминные средства, как регуляторы деятельности желудочно-кишечного тракта, при лечении воспалительных заболеваний полости рта и верхних дыхательных путей, анемии, малокровии, как ранозаживляющее средство и стимуляторы сердечно-сосудистой системы, в комплексном лечении злокачественных новообразований, для усиления свертываемости крови (Евтухова и др., 2000; Goad, 1977; Rop et al., 2010). Снижение содержания холестерина в крови, мочегонный и кардиотонический эффекты обусловлены присутствием в растении ненасыщенных жирных кислот и

фитостеринов (Goad, 1977; Rios et al., 2001). Содержащиеся в ягодах витамины группы В, аскорбиновая кислота и продукт ее окисления треоновая кислота, витамин Е, фенольные соединения и ненасыщенные жирные кислоты обеспечивают высокую антиоксидантную активность плодов калины (Каминская и др., 1994, Rop et al., 2010). Пентациклические тритерпеновые соединения, входящие в состав плодов калины, урсоловая и ее изомер олеаноловая кислоты, проявляют противоопухолевую активность, которая сравнима с действием известного ингибитора опухолей ретиноевой кислоты. Плоды калины также содержат стероидные соединения группы ситостеролов, из которых наиболее распространен и биологически активен β -ситостерол, обладающий гипохолестеринемическим действием (Лобанова и др., 1999; Goad, 1977). Карбоксильные группы галактуроновой кислоты, входящей в состав плодов калины, наряду с другими уроновыми кислотами связывают катионы многих металлов с образованием пектинатов. Кроме того, пектины имеют выраженные сорбционные свойства (Иванов и др., 1983, Метлицкий, 1970). Пипеколовая кислота, обнаруженная в плодах калины, играет роль нейромодулятора в центральной нервной системе человека как главный метаболит L-лизина (система γ -аминомасляной кислоты), поэтому плоды калины оказывают успокаивающее воздействие (Северьянова и др., 2007). Абиетиновая кислота обладает противовирусной активностью. Ее натриевая соль и амид используются как регуляторы роста растений, инсектоакарициды, фунгициды (Сяо Пин Жао и др., 2008). Аконитовая кислота является одним из компонентов, участвующих в цикле трикарбонных кислот.

В пищевой промышленности плоды калины используют для приготовления тонизирующих напитков, джемов, цукатов, мармелада и желе. Благодаря высокой урожайности и морозоустойчивости калина является популярной садовой культурой. Большинство плодов разных видов и сортов калины имеют характерный горький вкус, обусловленный наличием гликозида вибурнина. Вибурнин обладает сильным кровоостанавливающим действием, предупреждает внутренние кровотечения. Впервые данные о выделении из коры калины сливостой горького вещества вибурнина были опубликованы в 1844 г. Н. Крemer. Гликозид вибурнин представляет комплексом из девяти иридоидов, одним из которых является биологически активное соединение – антирринозид (иридоидный гликозид терпеноидного ряда) (Евтухова и др., 2000; Daubaras et al., 2008). В настоящем исследовании нами был идентифицирован и количественно определен в образцах плодов калины вышеупомянутый гликозид антирринозид.

Следует отметить, что, несмотря на неослабевающий интерес к данной культуре в России и за рубежом, к настоящему времени накоплено мало данных по биохимическому составу плодов калины, что делает наше исследование особенно актуальным.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили плоды образцов калины из коллекций ВНИИР им. Н. И. Вавилова и Ботанического института им. В. Л. Комарова (17 образцов). Взятые в изучение образцы плодов калины относились к видам *V. opulus* L. (8 образцов), *V. wrightii* Miq. (1 образец), *V. sargentii* Koehne (2 образца), *V. trilobum* Marsh. (1 образец) и сортам Зарница, Мария, Филипс, Союзга и Таежные рубины. Все изученные сорта калины относятся к виду *V. opulus*, кроме Союзга, который является гибридом двух видов *V. opulus* и *V. sargentii*. В исследования были взяты образцы 2009–2011 годов репродукции.

Качественное и количественное изучение биохимического состава плодов калины проводили с помощью газо-жидкостной хроматографии с масс-спектрометрией (ГЖХ МС) на хроматографе «Agilent 6850» (USA) и классическими методами, принятыми в лаборатории биохимии ВИР. Катехины, проантоцианидины определяли методом хроматографии на колонках из полиамида, флавонолы – методом двумерной бумажной хроматографии, антоцианы – спектрофотометрическим методом (Самородова-Бианки и др., 1979), содержание пектинов определяли карбазольным методом (Ермаков и др., 1987). Содержание аскорби-

новой кислоты, общую кислотность, сумму сахаров, сухой вес в 2009–2011 гг. определяли классическими методами, принятыми в лаборатории биохимии ВИР (Ермаков и др., 1987), и с помощью ГЖХ МС.

Результаты и обсуждение

Общее содержание сахаров в исследованных образцах, определяемое как сумма моносахаров, дисахаров и сахаро-спиртов, колебалось от 1,30 до 5,29 % сырого веса. Среди сахаров преобладали моносахара, их содержание находилось в диапазоне 1,24–5,04%. Всего идентифицировано 11 моносахаров, среди которых преобладали глюкоза, фруктоза, галактоза, манноза и ксилоза. Их содержание составило 0,87–3,07%, 0,17–1,90%, 0,04–0,23%, 0,003–0,025%, и 0,01–0,08% соответственно. Содержание дисахаров в сумме составило от 0,02 до 0,25%. Нами определены шесть дисахаров. Среди них преобладали: сахароза, рутиноза, сорбоза и мальтоза с содержанием 0,02–0,24%, 0,00–0,02%, 0,00–0,14% и менее 0,01%, соответственно. Суммарное содержание сахаро-спиртов составило 0,01–0,58%. Всего определено шесть сахаро-спиртов, среди которых преобладали арабинитол и галактинол – 0,00–0,05% и 0,00–0,04%, соответственно. Самые высокие показатели общего содержания сахаров среди исследованных образцов 2011 года репродукции установлены для сорта калины Мария (4,55%). В плодах калины вида *V. opulus* 2011 года репродукции по сравнению с образцами данного вида 2010 года репродукции общее количество сахаров несколько снизилось и составило в среднем 2,19%, тогда как в 2010 году оно достигало 5,30%. Полученные разными методами (смотри выше) результаты общего содержания сахаров совпадали.

В представленных образцах изучен качественный и количественный состав фенольных соединений (ФС). В группе фенолкарбоновых кислот (ФКК) определены четыре изомера хлорогеновой кислоты, бензойная кислота и ее производные, хинная, протокатеховая и кофейная кислоты; также определялись гидрохиноны, в том числе арбутин; свободные и конденсированные катехины, флавонолы (кверцетин и изорамнетин) и антоцианы. Общее количество ФС установлено в пределах 446,1–1426,0 мг/100 г сырого веса или 5830,0–1060,0 мг/100 г сухого веса. Основную часть ФС составили ФКК и катехины. Их содержание изменялось от 95,0 до 954,2 и от 137,2 до 523,4 мг/100 г сырого веса, соответственно. Катехины в основном представлены проантоцианидинами и свободными катехинами. Общее содержание флавонолов колебалось в пределах от 12,8 до 41,0 мг/100 г, отдельно определено содержание кверцетина и изорамнетина – 0,0–3,9 мг/100 г и 0,0–0,7 мг/100 г соответственно. Содержание антоцианов определялось в диапазоне от 50 до 201 мг/100 г. Из группы ФКК преобладали хлорогеновая и хинная кислоты: 73,5–499,2 мг/100 г и 133,8–753,2 мг/100 г соответственно. Самое высокое общее содержание ФС наблюдалось у образцов вида *V. opulus* (1254,5 мг/100г), особенно у плодов образцов *V. opulus* SV–8 (1433,0 мг/100 г). Среди образцов других видов калины по высокому содержанию ФС выделялись образцы *V. sargentii* и *V. trilobum*. Общее содержание ФС у них составило 1224,0 и 1237,0 мг/100 г, соответственно. Среди проанализированных сортов калины по значениям общего содержания ФС и суммы ФКК выделяется сорт Мария (1191,0 и 643,3 мг/100 г сырого веса соответственно). Сравняя данные по содержанию ФС в плодах калины за 2011 год с предыдущими годами, можно сказать, что общее содержание ФС в 2010 году было ниже (среднее значение 739,6 мг/100 г). Наибольшее значение общего содержания ФС в 2010 году, как и в 2011 году, наблюдалось у образцов *V. opulus* и *V. trilobum* (907,5 и 1027,1 мг/100 г соответственно). Общее содержание ФС в плодах сортовых образцов калины в 2011 году, было несколько ниже показателей 2009 года (719,2 и 691,7 мг/100г соответственно). По результатам исследования за период 2009–2011 гг. наивысшие показатели общего содержания ФС наблюдались у сорта калины Мария (807,2 мг/100 г в 2009 г. и 1191,0 мг/100 г в 2011 г.).

В плодах образцов калины был определен качественный и количественный состав тридцати органических кислот, в том числе пипеколовой, абиетиновой и аконитовой. В со-

став органических кислот мы включили неорганическую фосфорную кислоту, т. к. данная кислота является важным «участником» всех основных обменных процессов растений. Показатель общего содержания органических кислот колебался в диапазоне от 1,10% сырого веса до 3,41%. Основными органическими кислотами для плодов калины являются яблочная и фосфорная кислоты (от 0,28 до 2,00% и от 0,02 до 1,19%). Содержание пипеколовой кислоты изменялось в диапазоне от 0,00 до 0,01%, абиетиновой и аконитовой кислот – от 0,000 до 0,002% и от 0,00 до 0,001% соответственно, т. е. их суммарное содержание не превышало 0,1% от общего содержания органических кислот. Фенолкарбоновые кислоты составили от 0,30% до 0,98% от общего содержания органических кислот.

Наибольшее содержание органических кислот установлено для образцов вида *V. sargentii* из коллекции БИН и для сорта Мария (3,04 и 3,41% соответственно). У изученных образцов калины наблюдался низкий сахарокислотный коэффициент – менее 2% (от 0,65 до 1,67), что подтверждается кислым вкусом ее плодов. Показатели общего содержания органических кислот за 2011 год для двух видов *V. opulus* и *V. trilobum* несколько ниже по сравнению с 2010 годом (*V. opulus*–2,26% в 2011 году и 3,44% в 2010 году; *V. trilobum*–2,24% в 2011 году и 3,00% в 2010 году), а для *V. sargentii* и *V. wrightii* несколько выше в 2011 году, по сравнению с 2010 годом (*V. sargentii*–2,35% в 2011 году и 1,17% в 2010 году; *V. wrightii*–2,20% в 2011 году и 2,0% в 2010 году). Результаты определения общего содержания органических кислот классическим методом и с помощью ГХ МС совпадали.

В проанализированных образцах суммарное содержание 19 жирных кислот (ЖК) определено в пределах от 0,03 до 0,15% сырого веса. Самые высокие показатели содержания ЖК установлены для образцов вида *V. opulus* (0,13%) и сорта Зарница (0,12%). Среди ЖК наиболее представленной была вакциновая кислота – ее содержание достигало 0,1%. В образцах плодов калины идентифицированы четыре аминокислоты: оксипролин, аспарагин, глицин, l-аланин; их суммарное содержание не превышало 0,4% сырого веса. В исследуемых образцах также определены: витамин С (10,90–35,20 мг/100г сырого веса), продукт окисления витамина С – треоновая кислота (1,55–32,23 мг/100г), α -токоферол или витамин Е (0,26–4,74 мг/100г), никотиновая кислота или витамин В₃ (0,09–0,96 мг/100г). Самые высокие показатели содержания витамина С наблюдали у плодов калины сорта Филипс и Мария (35,20 и 35,00 мг/100г соответственно), треоновой кислоты у образцов калины *V. opulus* №2 и сорта Мария (32,23 и 21,44 мг/100г соответственно). Следовательно, у плодов сорта Мария витамин С находился в окисленной форме в виде треоновой кислоты. Самое высокое содержание α -токоферола наблюдали у образцов *V. opulus*, № 3 (3,72 мг/100г.) и образцов *V. sargentii*, предоставленных БИН (4,74 мг/100г); никотиновой кислоты – у образцов *V. opulus* SV-8 и *V. opulus* №2 (0,96 и 0,70 мг/100г соответственно). В 2009–2011 гг. самые высокие значения содержания аскорбиновой кислоты в плодах калины получены для 2010 года – 24,60 мг/100г, а самые низкие для 2009 года – 14,40 мг/100г. Самое высокое содержание витамина С в 2010 году было установлено для плодов образца *V. opulus* –(36,50 мг/100 г.), а также для сорта Зарница (19,20 мг/на 100 г). Результаты определения аскорбиновой кислоты классическим методом (титрованием с краской Тильманса) и с помощью ГЖХ МС совпадали.

Общее содержание пектинов составило 0,19 – 0,80% сырого веса плодов калины, в том числе содержание растворимых пектинов от 0,07 до 0,23%; протопектинов – от 0,12 до 0,57%. Содержание галактуроновой кислоты, входящей в состав пектинов, составило 2,50 – 45,92 мг/100 г.

Также были идентифицированы и количественно определены следующие соединения: β -ситостерол из группы фитостеролов (0,09–5,77 мг/100 г сырого веса), урсоловая кислота (12,03–48,20 мг/100г) и гликозид антирринозид (1,42–346,40 мг/100 г). Самые высокие показатели β -ситостерола установлены для образца калины *V. opulus* 20–8 (5,77 мг/на 100 г.); урсоловой кислоты для образца *V. opulus* №2 (48,2 мг/100 г). Самые низкие показатели содержания антирринозида наблюдались у образцов *V. opulus* 20–8 и сорта Союзга (1,64 и

1,42 мг/100 г соответственно). Так как антирринозид входит в состав вибурнина, обуславливающего специфический горький вкус плодов калины, то плоды данных образцов должны быть менее горькими на вкус. Следует отметить, что в «не горьких» образцах плодов калины (*V. wrightii*) антирринозид не обнаружен.

Показатели сухого веса в 2011 году находились в пределах от 11,5% до 15,3%, в 2010 году – от 10,2% до 21,4%, а в 2009 – от 10,7% до 14,2%. Средние показатели сухого веса за изученный период не превышали 14% (в 2009 году – 12,8%, в 2010 году – 13,8%, в 2011 году – 12,5). Суммируя полученные данные можно назвать образцы, выделившиеся по ряду показателей (см. выше). Это сорт калины Мария и несколько образцов вида *V. opulus* и *V. sargentii*. Особого внимания заслуживают слабогорькие и негорькие образцы калины с низким содержанием антирринозида. Ягоды этих видов можно использовать для диетического питания.

Полученные нами данные сравнили с результатами зарубежных исследователей. Общее количество ФС у изученных нами образцов изменялось в более широком диапазоне – от 446,1 до 1426,0 мг/100г. По зарубежным данным – от 962,0 до 1454,9 мг/100 г. (Daubaras et al., 2008, Rop et al., 2010). В тоже время средние значения содержания ФС были практически одинаковыми – 1128,6 мг/100г и 1123,6 мг/на 100г соответственно. Общее содержание антоцианов, по нашим данным, в среднем составило 120,8 мг/100 г, что значительно выше приведенного зарубежными исследователями (36,0 мг/100г) (Daubaras et al., 2008, Rop et al., 2010). Нами установлен более широкий диапазон изменчивости антоцианов (50,0–201,0 мг/100 г и 22,9–49,9 мг/100 г соответственно). Показатели содержания витамина С, полученные нами, в среднем были несколько ниже зарубежных данных (21,0 и 27,8 мг/на 100 г соответственно) (Daubaras et al., 2008, Rop et al., 2010). Показатели содержания витамина С и флавоноидов у сортов Союзга и Таежные рубины, полученные нами совпадают с зарубежными данными. Общее содержание ФС для сорта Союзга по нашим данным несколько выше (790,0 мг/100г), чем у зарубежных коллег (686,0 мг/100 г). В тоже время, для сорта Таежные рубины общее содержание ФС у нас оказалось ниже – 606,0 мг/100 г, чем у зарубежных авторов – 831,0 мг/100 г (Daubaras et al., 2008, Rop et al., 2010).

Заключение

Взятое в изучение достаточно широкое видовое разнообразие «красноплодной» калины позволило получить более полное представление о биохимическом составе ее плодов и диапазоне изменчивости важнейших биохимических показателей качества плодов калины. Наши данные подтверждают перспективность использования данной культуры как источника биологически активных веществ, в том числе для здорового (функционального) питания, а ее генофонда – как актуального объекта для всестороннего изучения, практического и селекционного использования.

Список литературы

- Исследование биологически активных веществ плодов // Методические указания. Сост. Самородова-Бянки Г.Б., Стрельцина С.А. Л., 1979. 47 с.
- Евтухова О. М., Теплоу Н. Ю., Леонтьев В. М., Иванова Г. В. Содержание биологически активных соединений в плодах калины и жимолости, произрастающих в Красноярском крае // Химия растительного сырья. 2000. № 1. С. 77-79.
- Ермаков А. И., Арасимович В. В. и др. Методы биохимического исследования растений Под ред. Ермакова А. И. Л.: Агропромиздат. 1987. 430 с.
- Иванов В. Д., Ладыгина Е. Я. Химический состав различных видов калины (*Viburnum L.*) // Фармация. 1983. Т. 32. № 1. С. 65-70.
- Каминская А. В., Деркач А. И., Степанова Т. А., Комисаренко Н. Ф. Химическое исследование *Viburnum sargenta* Koehne // Растительные ресурсы, 1994. Т. 30. № 3. С. 60-63.

- Лобанова А. А., Сысолятин С. В., Сакович Г. В., Зимина В. Г. Масло плодов *Viburnum opulus* L. // Химия растительного сырья. 1999. № 4. С. 101-103.
- Метлицкий Л. В. Биохимия плодов и овощей. М.: Экономика, 1970. 171 с.
- Северьянова Л. А., Долгинцев М. Е. Современные представления о действии аминокислоты L-лизина на нервную и иммунную регуляторные системы // Курский научно-практический вестник «Человек и его здоровье». 2007. № 2. С. 67-79.
- Сяо Пин Жао, Дзен Кванг Сонг, Куинир С. Р., Радбиль А. Б., Радбиль Б. А. Синтез и бактерицидная активность амидов дегидроабиетиновой кислоты // Химия растительного сырья. 2008. № 2. С. 91-94.
- Daubaras R., Viškelis P. Evaluation of productivity and biochemical components in fruit of different *Viburnum* accessions // Biologija. 2008. V. 54. № 2. P. 93-96.
- Goad L. J. The biosynthesis of plant sterols // Lipids and Lipid Polymers in Higher Plants. Ed. M. Tevini, H.K. Lichtenthaler. Berlin: Springer-Verlag. 1977. 668 p.
- Rios M. Y., Gonzales-Morales A., Villarreal M. L. Sterols, triterpenes and biflavonoids of *Viburnum juncidum* and cytotoxic activity of ursolic acid // Planta Medica. 2001. V. 67. № 7. P. 683-684.
- Rop O., Reznicek V., Valsikova M., Jurikova T., Mlcek J., Kramarova D. Antioxidant properties of European cranberrybush fruit (*Viburnum opulus* var. *edule*) // Molecules. 2010. № 15. P. 4467-4477.

УСТОЙЧИВОСТЬ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ РОДА *PRUNUS* L. К ФАКТОРАМ СРЕДЫ В УСЛОВИЯХ ЮГА РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

Н. А. Царенко, В. П. Царенко

Дальневосточная опытная станция Всероссийского научно исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова Россельхозакадемии, Владивосток, Россия,
e- mail: dvopstvir@mail.ru

Резюме

Приведены результаты изучения зимостойкости, устойчивости к зимнему иссушению годовичных побегов и устойчивости к ряду заболеваний генотипов рода *Prunus* L. в условиях юга Дальнего Востока России.

Ключевые слова: *Prunus*, зимостойкость, устойчивость к заболеваниям, Дальний Восток.

RESISTANCE OF SPECIES OF THE GENUS *PRUNUS* L. TO ENVIRONMENTAL FACTORS IN THE SOUTH OF THE RUSSIAN FAR EAST

N. A. Tsarenko, V. P. Tsarenko

Far Eastern Experimental Station of N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS, Vladivostok, Russia, e- mail: dvopstvir@mail.ru

Summary

The article presents the results of study of the winter-hardiness, the tolerance of first year shoots to winter desiccation as well as the resistance to several plant diseases for some genotypes of *Prunus* L., species within the southernmost part of the Russian Far East.

Key words: *Prunus*, winter-hardiness, resistance to several plant diseases, Russian Far East.

Введение

Территория российского Дальнего Востока расположена в зоне рискованного плодводства. Плодовые растения, в том числе и косточковые, находятся в достаточно суровых условиях. Интродуцированные крупноплодные сорта с высокими качествами плодов регулярно вымерзают, местные сорта и дикорастущие формы сливовых, адаптированные к почвенно-климатическим условиям Дальнего Востока, имеют мелкие плоды, часто низкого качества из-за высокого содержания кислоты в них. Однако они обладают высокой зимостойкостью и устойчивостью к некоторым опасным заболеваниям. Поэтому необходимо было не только сформировать местный сортимент плодовых культур и привлечь дикорастущие восточноазиатские генотипы видов рода *Prunus* L., но и изучить их с целью выделения зимостойких и устойчивых к болезням генотипов для селекции.

На Дальневосточной опытной станции ВИР Россельхозакадемии (г. Владивосток) создана генетическая коллекция плодово-ягодных культур и винограда, насчитывающая более 1670 образцов. Генетическое разнообразие коллекции включает 18 видов рода *Prunus*: селекционные сорта – 88, гибриды – 16, местные отборные формы и дикорастущие образцы – 470.

Мобилизация, сохранение и всестороннее изучение растительных ресурсов для их использования в селекции являются приоритетными задачами для Всероссийского научно исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова. Еще в прошлом столетии

Н. И. Вавилов (1931) указывал на важное значение сбора и использования дикорастущих видов плодовых в селекции.

По степени изученности коллекционный материал косточковых плодовых культур сливы, абрикоса, микровишни войлочной, восточноазиатских видов вишни и черемухи – значительно различается. Это связано с особенностями распространения ряда видов и их востребованностью в селекции. Необходимость использования в селекции наиболее адаптивных, в первую очередь зимостойких и устойчивых к некоторым опасным заболеваниям местных сортов и дикорастущих форм косточковых растений, для получения крупноплодных сортов с высокими вкусовыми и товарными качествами чрезвычайно актуальна.

Очень важно при изучении восточноазиатских видов косточковых выделить генотипы, устойчивые к абиотическим и биотическим факторам среды и конкретно их рекомендовать для использования в селекции по культуре.

Материал и методы

Объектами исследования послужили 165 видообразцов рода *Prunus* L.: *Prunus padus* var. *padus* L., *P. padus* var. *pubescens* L., *P. serotina* Ehrh., *P. virginiana* L., *P. sargentii* Rehd. (*Cerasus sachalinensis* (Fr. Schmidt) Kom.), *P. nipponica* Matsum. (*P. kurilensis* (Miyabe) Miyabe et Takeda, *P. maackii* Rupr., *P. maximowiczii* Rupr., *P. mandschurica* Maxim. (*A. mandschurica* (Maxim.) Skvorts.), *P. sibirica* L., *P. tomentosa* Thunb., *P. domestica* L., *P. salicina* Lindl., *P. salicina* ssp. *ussuriensis* Koval. et Kost. (Erem.), *P. salicina* ssp. *mandschurica* (Erem.), *P. americana* Marsh., *P. americana* ssp. *nigra* (Ait.) Erem., *P. domestica* L., *P. rossica* Erem. (Еремин, 2008), сосредоточенные в коллекции Дальневосточной опытной станции ВИР Россельхозакадемии (г. Владивосток).

Работу проводили согласно общепринятым методикам (Программа и методика..., 1999). Исследование зимостойкости и устойчивости к заболеваниям годичных побегов у генотипов восточноазиатских видов рода *Prunus* проводили в полевых условиях в течение пяти лет (2005 – 2009 гг.) (табл. 1, 2).

Таблица 1. Зимне-весенние условия 2005 – 2009 гг.

| Месяц | Среднесуточная °С | | | | | 2005– 2009 гг. | 1984– 1989 гг. |
|--|-------------------|--------------|--------------|-------------|------------|-------------------|-------------------|
| | 2005 | 2006 | 2007 | 2008 | 2009 | | |
| Ноябрь | -0,2 | -0,5 | -1,9 | -0,8 | -0,6 | -0,8 | -2,2 |
| Декабрь | -7,3 | -8 | -6,4 | -8,4 | -12,6 | -8,5 | -10,1 |
| Январь | -7 | -12,6 | -7,0 | -12,8 | -11,6 | -10,2 | -14,5 |
| Февраль | -4,8 | -9,0 | -4,9 | -7,7 | -7,8 | -7,1 | -10,5 |
| Март | -4,3 | -3,6 | -2,4 | -1,2 | -2,3 | -2,3 | -2,4 |
| Апрель | +4,9 | +6,2 | +3,5 | +6,4 | +6,0 | +5,4 | +5,7 |
| Минимальная и максимальная среднесуточная °С | | | | | | | |
| Ноябрь | -11 +16 | 9,2..+10,2 | -10..+0,4 | -13,6..+13 | -16,1.+10 | – | – |
| Декабрь | -18.. +4 | 9,2..+10,2 | -11,4.. -1,3 | -19,5..+5 | -24,1.+1,2 | – | – |
| Январь | -16.. -0,2 | -18,7.. -5 | -11,6.. -2,2 | -22,8..-1,0 | -20,9,+1,5 | – | – |
| Февраль | -14..+2,5 | -18,6.. -0,7 | -16..+0,7 | -15,2..+03 | -17..+2,7 | – | – |
| Март | -13..+8 | -11,7..+7,3 | -10,9..+01 | -6,9..+10 | -9,6..+7,4 | – | – |
| Апрель | -2,4.+19 | -3..+16,7 | 15,4..+04 | 11,8...+2,2 | -1,1.+15,5 | – | – |
| Осадки, мм | | | | | | | |
| Ноябрь | 17,8 | 43,6 | 9,7 | 2,2 | 26,3 | 20,0 | 33,0 |
| Декабрь | 2,5 | 24,4 | 22,6 | 22,6 | 65,8 | 23,1 | 17,0 |
| Январь | 33,0 | 36,6 | 34,0 | 0 | 14,7 | 29,6 | 10,0 |
| Февраль | 49,8 | 80,2 | 48,0 | 0 | 27,7 | 51,4 | 10,0 |

| | | | | | | | |
|--------|------|-------|------|------|------|------|------|
| Март | 132 | 50,2 | 77,4 | 50,1 | 33,6 | 75,3 | 18,8 |
| Апрель | 88,4 | 159,0 | 62,5 | 55,1 | 67,2 | 86,3 | 42,2 |

Таблица 2. Количество выпавших осадков в летне-осенний период 2005–2009 гг.

| Год | Количество, выпавших осадков, мм | | | | | | 2005–2009 гг. |
|---------------------|----------------------------------|-------|-------|-------|--------|----------|---------------|
| | апрель | май | июнь | июль | август | сентябрь | |
| 2005 | 88,4 | 156,7 | 91,4 | 488,0 | 132,8 | 23,1 | 980,4 |
| 2006 | 158,9 | 100,5 | 167,3 | 42,9 | 58,8 | 180,2 | 708,6 |
| 2007 | 62,5 | 167,6 | 42,9 | 83,6 | 46,4 | 220,2 | 623,2 |
| 2008 | 55,1 | 129,0 | 9,1 | 235,6 | 134,4 | 5,5 | 568,7 |
| 2009 | 62,7 | 9,5 | 178,8 | 200,4 | 158,8 | 65,3 | 680,0 |
| Среднее многолетнее | 86,4 | 112,7 | 97,9 | 210,1 | 106,2 | 98,9 | 712,2 |

Результаты и обсуждение

В условиях юга российского Дальнего Востока (рДВ) часто наблюдаются повреждения морозами и зимним иссушением годичных побегов косточковых растений. Поэтому для отбора устойчивых генотипов и сортов очень важно изучение различий их устойчивости к зимне-весенним факторам среды. За период исследований (2005 – 2007 гг.) высокоустойчивыми к неблагоприятным зимне-весенним факторам среды зарекомендовали себя *P. padus* var. *padus* и *P. padus* var. *pubescens* из подрода *Padus* и *P. maackii*, *P. maximowiczii* из подрода *Cerasus*.

При изучении 40 генотипов черемухи отмечено, что годичные побеги на растениях некоторых интродуцированных видов ежегодно подмерзали (1,0–3,0 балла) и страдали от зимнего иссушения (1,0–2,5 балла). Так у *P. serotina* подмерзали годичные побеги у образца № 3 на 1,5 балла (2005–2007 гг.), № 36 – на 1,0–1,5 балла (2005–2009 гг.). Образцы другого североамериканского вида – *P. virginiana* – пострадали в большей степени. Анализ степени устойчивости годичных побегов к зимне-весенним условиям климата показал, что в условиях юга российского Дальнего Востока образцы *P. serotina* можно отнести к группе зимостойких и среднезимостойких, *P. virginiana* – среднезимостойких.

Из 50 изученных генотипов *P. sargentii* только у 6 было отмечено подмерзание годичных побегов в диапазоне 0,8–2,0 балла и у пяти – зимнее иссушение (1,5–2,0 балла). На основании полученных данных *P. sargentii* была отнесена к группе высокозимостойких.

Степень устойчивости островного вида *P. nipponica* к зимним факторам среды оказалась несколько ниже, чем у *P. sargentii*. Из 15 изученных генотипов *P. nipponica* подмерзание годичных побегов наблюдали у 7. Многолетние данные показали, что средний балл поражения отдельных генотипов составляет 1,0–2,0, что позволило считать *P. nipponica* зимостойким видом.

Среди 17 сортов *P. tomentosa* поразились зимними факторами только те сорта, у которых предшествующей осенью не вызрели годичные побеги. В разной степени и в разные годы (2006–2007 гг.) было зафиксировано подмерзание годичных побегов у сорта Даманка (*P. tomentosa* × *P. pumila* L.) до 2,0 баллов, зимнее иссушение до 2,5 баллов. Являясь аборигенным видом, генотипы *P. tomentosa* более устойчивы к условиям климата юга рДВ, что позволило отнести его к группе зимостойких видов.

Среди изученных представителей секции *Prunus*, только *P. salicina* ssp. *ussuriensis* является нативным. Степень поражения годичных побегов в зимний период как у нативных, так и у интродуцированных 10 сортов и образцов, была различной. Годичные побеги интродуцированных сортов *P. domestica* подмерзали на 1,0–2,3 балла, *P. americana* и *P. americana* ssp. *nigra* – на 1,1–1,2 балла и подверглись зимнему иссушению до 1,3; 1,5; 1,6 баллов соответственно. Из 50 сортов *P. salicina* ssp. *ussuriensis* только у четырех (8%) наблюдалось подмерзание годичных побегов от 0,7 до 1,2 балла и зимнее иссушение от 0,8 до 1,7 балла. Установлено, что сорта *P. salicina* и гибриды с ним относятся к высокозимостойким и зимостойким.

Проанализировав степень устойчивости годичных побегов к подмерзанию и иссушению в зимне-весенний период (2005–2009 гг.), все изученные представители рода *Prunus* сгруппировали следующим образом:

– высокозимостойкие: *P. padus* var. *padus*, *P. padus* var. *pubescens*, *P. sargentii*, *P. maackii*, *P. maximowiczii*;

– зимостойкие: *P. nipponica*, *P. tomentosa*, *P. salicina* ssp. *salicina*, *P. salicina* ssp. *mandschurica*, *P. salicina* ssp. *ussuriensis*;

– среднезимостойкие: *P. serotina*, *P. virginiana*, *P. domestica*, *P. americana*, *P. americana* ssp. *nigra*, *P. rossica*.

Выявленная устойчивость годичных побегов к зимнему подмерзанию и иссушению позволяет говорить о перспективности выращивания ряда сортов и гибридов *P. domestica*, *P. americana*, *P. americana* ssp. *nigra*, *P. rossica* в условиях юга Дальнего Востока. В связи с этим целесообразно широкое вовлечение в селекционные программы большого разнообразия высокозимостойких и зимостойких восточноазиатских видов рода *Prunus*.

На юге российского Дальнего Востока наибольший ущерб растениям *P. tomentosa* (микровишне войлочной) наносит монилиальный ожог цветков, секции *Prunus* – кластероспориоз.

Распространению заболевания в значительной степени способствуют климатические факторы среды в период вегетации растений (табл. 2).

Исследования показали, что сорта *P. tomentosa* обладают разной степенью полевой устойчивости к поражению монилиозом (табл. 3).

Таблица 3. Степень устойчивости сортов *P. tomentosa* к *Monilia cinerea* Bonord. (2005–2009 гг.)

| № № | Вид, образец | № по каталогу | Монилиальный ожог, балл | | | | | 2005– 2009 |
|--------|----------------------|---------------|-------------------------|----------|----------|----------|----------|---------------|
| | | | 2005 | 2006 | 2007 | 2008 | 2009 | |
| 1 | Алиса | 651 | 2,5 | 2,5 | 2,0 | 1,5 | 1,0 | 1,9 |
| 2 | Даманка | 190 | 2,5 | 2,5 | 2,5 | 1,0 | 1,0 | 1,9 |
| 3 | Иммунная (к.) | б/н | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 4 | Красная-1 | 200 | 3,5 | 3,0 | 2,5 | 1,5 | 1,5 | 2,4 |
| 5 | Красавица | 684 | 1,5 | 1,5 | 1,0 | 1,0 | 1,0 | 1,2 |
| 6 | Лето | 143 | 2,5 | 2,5 | 1,5 | 1,5 | 1,0 | 1,8 |
| 7 | Лакомка | 328 | 3,0 | 2,5 | 1,5 | 2,0 | 1,0 | 2,0 |
| 8 | Натали | 652 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | 1,0 | 1,5 | 1,4 |
| 9 | Огонек | 161 | 3,5 | 3,0 | 3,0 | 2,5 | 2,0 | 2,8 |
| 10 | Осенняя ви ровская | 651 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 11 | Океанская ви ровская | 646 | 1,0 | 1,0 | 1,0 | 0 | 0 | 0,6 |
| 12 | Сказка | 685 | 1,5 | 1,5 | 0,5 | 0,5 | 0,5 | 0,9 |
| 13 | Смуглянка восточная | 642 | 1,5 | 1,5 | 1,0 | 1,0 | 1,0 | 1,2 |
| 14 | Триана | 686 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | 1,5 |
| 15 | Продолговатая | 295 | 2,5 | 2,5 | 2,0 | 2,0 | 1,5 | 2,1 |
| 16 | Любимица | 249 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| 17 | Урожайная | 252 | 3,5 | 4,5 | 2,5 | 2,0 | 2,0 | 2,9 |

Примечание: к. – контроль.

По результатам изучения устойчивости сортов к монилиальному ожогу они были сгруппированы следующим образом:

- **иммунные** – Иммунная, Осенняя ви ровская, Любимица;

- **устойчивые** – Океанская ви ровская, Сказка;

- **восприимчивые** – Алиса, Даманка, Красная-1, Лето, Лакомка, Огонек и Урожайная.

Два последних сорта в сильной степени подвержены заболеванию монилиальным ожогом цветков и молодых растущих побегов.

Изучение представителей секции *Prunus* на устойчивость к класпероспориозу показало различную степень их устойчивости к заболеванию (от 0 баллов до 3,5).

Например, в группу высокоустойчивых вошли сорта Братишоу и Чехословацкая (*P. domestica*), Ванета, Пембина (*P. americana*), Канадская (к-409), Канадская (к-445) (*P. americana* ssp. *nigra*), Желтоплодная, Журавка, Карминовая (к-255), Малиновая (к-420) и др. (*P. salicina* ssp. *ussuriensis*) и Комета Кубанская, Подарок Приморью (*P. rossica*).

В группу устойчивых включены сорта Волжская красавица (*P. domestica*), Китайская-2, Маньчжурская красавица (*P. salicina* ssp. *salicina*), девять сортообразцов, среди которых сорта Скороплодная, Желтая ранняя (к-215), Заставская, Красная-1 (к-74), Красный овал, Шамаковская красная и др. (*P. salicina* ssp. *ussuriensis*).

Сильновосприимчивыми к класпероспориозу показали себя сорта Аннушка (*P. domestica*), Чемальская (*P. americana* ssp. *nigra*), Au Fen Li, Mu Tian Li, Шанхайская оранжевая (*P. salicina* ssp. *salicina*), Желтая Хопты, Желтая Башинского, Чернослив маньчжурский (*P. salicina* ssp. *mandschurica*), Желтая (к-13а), Желтая (к-281), Пирамидальная, Персиковая, Поздняя (к-215а), Фиолетовая (к-317) и др. (*P. salicina* ssp. *ussuriensis*).

На основании полученных данных об устойчивости растений к класпероспориозу сорта и генотипы секции *Prunus* были сгруппированы следующим образом:

- **высокоустойчивые** – *P. americana* (50%), *P. americana* ssp. *nigra* (50%), *P. salicina* ssp. *ussuriensis* (24%) и *P.rossica*;
- **устойчивые** – *P. domestica* (33,4%), *P. salicina* ssp. *salicina* (40%), *P. salicina* ssp. *mandschurica* (50%), *P. salicina* ssp. *ussuriensis* (18%);
- **среднеустойчивые** – гибриды *P. domestica* (66.6%), гибриды *P. americana* (50%), *P. americana* ssp. *nigra* (50%), *P. salicina* ssp. *salicina* (60%), *P. salicina* ssp. *mandschurica* (50%), *P. salicina* ssp. *ussuriensis* (34%);
- **сильновосприимчивые** – *P. salicina* ssp. *ussuriensis* (24%).

Выводы

Все изученные виды рода *Prunus* обладают уникальными селекционными признаками – устойчивостью к зимне-весенним факторам среды и к таким заболеваниям, как монилиоз и класпероспориоз, используя которые можно решать важнейшие задачи по созданию сортов, высокоадаптированных к климатическим условиям российского Дальнего Востока. Их можно рассматривать и как доноров высокой зимостойкости и устойчивости к ряду заболеваний.

В процессе изучения были выделены источники селекционно-значимых признаков: **высокозимостойкие** – *P. padus* var. *padus*, *P. padus* var. *pubescens*, *P. maackii*, *P. maximowiczii*; **зимостойкие** – *P. nipponica*, *P. tomentosa*, *P. salicina* ssp. *salicina*, *P. salicina* ssp. *mandschurica*, *P. salicina* ssp. *ussuriensis*; **иммунные и устойчивые к монилиальному ожогу** сорта *P. tomentosa* – Иммунная, Осенняя ви ровская, Любимица, Океанская ви ровская, Сказка.

Устойчивые к класпероспориозу сорта сливы: Братишоу, Чехословацкая, Ванета, Пембина, Канадская к-409, Желтоплодная, Карминовая, Комета Кубанская – представляют ценность для включения их в различные селекционные программы не только для улучшения сортов Дальнего Востока, но и продвижения их в более северные районы России.

Список литературы

- Вавилов Н. И. Дикие родичи плодовых деревьев азиатской части СССР и Кавказа и проблемы происхождения плодовых деревьев // Труды по прикл. бот., ген. и сел. 1931. Т. 26. Вып. 3. С. 85-107.
- Еремин Г. В. Систематика косточковых плодовых растений // В кн.: Помология. Косточковые культуры. Орел, 2008. Т. III. С. 15-21.
- Программа и методика изучения сортов коллекции плодовых, ягодных, субтропических, орехоплодных культур и винограда / Под.ред. Е.Н. Седова. Орел, 1999. 606 с.

КОЛЛЕКЦИОННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И СЕЛЕКЦИОННОЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЯГОДНЫХ ЯБЛОНЬ (SECTIO *GYMNOMELES* KOEHNE)

О. Н. Барсукова

Майкопская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова Россельхозакадемии, Майкоп, Россия, e-mail: was@pochta.ru

Резюме

В статье обобщены результаты многолетнего изучения различных видов, разновидностей и форм ягодных яблонь (секция *Gymnomeles* Koehne), находящихся в коллекции диких видов Майкопской опытной станции ВИР. Выделены образцы, сочетающие устойчивость к парше и мучнистой росе с ценными хозяйственными признаками, включая скороплодность, высокую ежегодную урожайность, хорошее качество плодов, декоративность и др.

Ключевые слова: яблоня, виды, секция, болезни, устойчивость.

COLLECTION DIVERSITY AND BRIDING UTILISATION WILD APPLE SPECIES (SECTIO *GYMNOMELES* KOEHNE)

O. N. Barsukova

Maikop experiment station N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS, Maikop, Russia, e-mail: was@pochta.ru

Summary

The article describes the results of perennial investigations different species, subspecies and forms belonging to section *Gymnomeles* from collection wild species of *Malus* in the Maikop Experimental station of VIR. These investigations made it possible to identify species with high complex resistance to scab and powdery mildew (*Wenturia inaequalis* and *Podosphaera leucotricha*) and other valuable qualities that may be used in breeding and for ornamental gardening.

Key words: apple tree, species, section, diseases, resistance.

Введение

Успех селекции во многом зависит от рационального использования генетических ресурсов, включая дикие виды и разновидности культурных растений как источники ценных генов для селекции. Коллекция диких видов яблонь Майкопской опытной станции обладает большими потенциальными возможностями для обеспечения селекции разнообразными донорами и источниками ценных признаков для создания новых сортов.

Материалы и методы

Наиболее полная в стране коллекция диких видов яблонь, собранная на Майкопской опытной станции, насчитывает более 300 видообразцов из всех центров происхождения и представляет все секции рода *Malus* Mill. по систематике В. Т. Лангенфельда (1991) – *Dosyniopsis*, *Sorbomalus*, *Chloromeles*, *Gymnomeles*, *Malus*, за исключением *Eriolobus*. Коллекция расположена в оптимальной эколого-географической зоне Кавказского центра происхождения, что позволяет проводить всестороннее изучение коллекционного разнообразия и рекомендовать наиболее перспективные образцы для дальнейшего использования в селекции. Изучение хозяйственно-биологических особенностей видообразцов и оценка их устойчивости к болезням, с использованием шкалы оценки от 0 до 4 баллов, проводили согласно

Методическим указаниям ВИР (1972, 1986). Определение характера наследования устойчивости к мучнистой росе осуществляли на светоустановке путем заражения местной популяцией возбудителя сеянцев, полученных от гибридизации выделенных по устойчивости видов с восприимчивыми сортами, а также от свободного опыления.

Результаты и обсуждение

Согласно исследованиям В. Т. Лангельфельда (1991), формирование ягодных яблонь (секция *Gymnomeles* Koehne) произошло в Гималаях еще в третичном периоде. Затем началось распространение их в северные и юго-восточные регионы. В настоящее время ареалом произрастания различных видов ягодных яблонь являются Восточная Сибирь, Дальний Восток, Приморский край, Монголия, остров Сахалин, Китай, Япония. Характерные признаки ягодных яблонь – мелкие плоды округлой формы с опадающими чашелистиками и длинными тонкими плодоножками. Листья цельные, без опушения. Виды ягодных яблонь отличаются скороплодностью, ранними сроками цветения, высокой морозостойкостью и широко используются в селекции при создании новых сортов для северного плодоводства. Подробное морфологическое описание видов дано в работах А. Rehder (1958), Я. С. Нестерова (1977), В. Т. Лангельфельда (1991) и др. В данной статье дается краткая характеристика коллекционных видообразцов, относящихся к секции ягодных яблонь, выделены образцы с ценными качествами, пригодными для селекционного использования.

В настоящее время в коллекции находится 38 видообразцов ягодных яблонь, включая разновидности и формы: *M. baccata* (L.) Borkh. (яблоня ягодная); *M. cerasifera* Spach (вишнеплодная); *M. mandshurica* (Maxim.) Kom. (маньчжурская); *M. sachalinensis* (Kom.) Juz. (сахалинская); *M. robusta* (Carr.) Rehd. (робуста); *M. denticulate* Rehd. (мелкозубчатая); *M. hupehensis* (Pamp.) Rehd. (хубейская). В процессе работы особое внимание уделялось иммунологическому изучению коллекции (Барсукова, 2007). В таблице 1 дана характеристика полевой устойчивости видообразцов к парше и мучнистой росе. Все представители ягодных яблонь проявили высокую полевую устойчивость к мучнистой росе за исключением *M. denticulata*. В отношении парши наблюдается варьирование от иммунных и высокоустойчивых до сильновосприимчивых форм. Известно, что в отечественной и зарубежной селекции на олигогенную устойчивость к парше были использованы некоторые восточноазиатские виды как доноры главных генов устойчивости к болезни. Среди ягодных яблонь также обнаружены гены олигогенной устойчивости к парше – *Vb* и *Vbj*, которые пока не получили широкого применения. В отличие от парши селекция на устойчивость к мучнистой росе все еще остается малоэффективной. Признанными донорами олигогенной устойчивости к мучнистой росе являются некоторые клоны *M. robusta* и *M. zumi*, несущие главные гены устойчивости к мучнистой росе – *Pl₁* и *Pl₂* (Alston, 1977). С целью изучения донорских свойств у выделенных устойчивых видообразцов проведено заражение мучнистой росой сеянцев, полученных от анализирующих скрещиваний с восприимчивыми сортами, а также от свободного опыления (табл. 2). Наибольший интерес представляют некоторые формы *M. sachalinensis* (к-890А) и *M. mandshurica* (к-14947, к-41277), которые дали наибольший выход устойчивых сеянцев и могут быть использованы в селекции как источники устойчивости к болезни.

Таблица 1. Устойчивость к болезням коллекционных форм ягодных яблонь

| № по каталогу ВИР | Название образца | Поражение, балл | | |
|-------------------|--|-----------------|------|-----------------|
| | | паршой | | мучнистой росой |
| | | лист | плод | |
| 41281 | <i>M. baccata</i> | 3 | 2 | 0 |
| 2319 | » | 0 | 0 | 0 |
| 2327 | <i>M. baccata</i> var. <i>sibirica</i> | 0 | 0 | 0 |
| 2324 | <i>M. baccata</i> var. <i>genuina</i> | 4 | 3 | 1 |

| № по Каталогу ВИР | Название образца | Поражение, балл | | |
|-------------------------|---|-----------------|------|--------------------|
| | | паршой | | мучнистой росой |
| | | лист | плод | |
| 2323 | <i>M. baccata</i> var. <i>pulhella</i> | 3 | 2 | 1 |
| 41278 | <i>M. baccata</i> | 4 | 2 | 0 |
| 29414 | <i>M. baccata</i> var. <i>coerulescens</i> | 4 | 3 | 0 |
| 2316 | <i>M. baccata</i> 68 | 0 | 0 | 0 |
| 2317 | <i>M. baccata</i> | 3 | 3 | 0 |
| 14989 | <i>M. baccata</i> (якутская) | 4 | 2 | 1 |
| 1457 | <i>M. pallasiana</i> | 4 | 3 | 0 |
| 2321 | <i>M. cerasifera</i> | 4 | 4 | 1 |
| 2435 | » | 4 | 4 | 1 |
| 2438 | » | 4 | 3 | 2 |
| 2449 | » | 4 | 3 | 2 |
| 2452 | » | 4 | 3 | 2 |
| 2458 | » | 4 | 3 | 1 |
| 2471 | » | 4 | 3 | 2 |
| 29494 | » | 1 | 1 | 1 |
| 2331 | » | 4 | 2 | 0 |
| 2314 | <i>M. cerasifera</i> var. <i>aurantiaca</i> | 4 | 4 | 1 |
| 2342 | <i>M. cerasifera</i> var. <i>hiemalis</i> | 4 | 4 | 1 |
| 2332 | <i>M. cerasifera</i> var. <i>odorata</i> | 4 | 3 | 0 |
| 41276 | <i>M. cerasifera</i> | 4 | 3 | 0 |
| 29416 | <i>M. denticulata</i> | 4 | 2 | 3 |
| 2325 | <i>M. mandshurica</i> | 0 | 0 | 0 |
| 41277 | » | 0 | 0 | 0 |
| 14947 | » | 0 | 0 | 0 |
| 890А | <i>M. sachalinensis</i> | 0 | 0 | 0 |
| 41275 | » | 0 | 0 | 0 |
| 25950 | » | 3 | 1 | 0 |
| вр. 3134 | » | 0 | 0 | 0 |
| 41279 | <i>M. robusta</i> var. <i>persicifolia</i> | 2 | 1 | 0 |
| 14945 | <i>M. hupehensis</i> | 0 | 0 | 0 |

Таблица 2. Наследование устойчивости к мучнистой росе

| Название комбинации | Заражено сеянцев, шт. | Количество устойчивых сеянцев, % |
|--|--------------------------|--|
| <i>M. baccata</i> (к-2327) × Ренет Симиренко | 140 | 1,4 |
| <i>M. baccata</i> var. <i>Pulhella</i> (к-2323), свободное опыление | 280 | 1,4 |
| <i>M. baccata</i> (к-41278), свободное опыление | 50 | 20,0 |
| <i>M. baccata</i> var. <i>coerulescens</i> (к-29419), свободное опыление | 346 | 26,6 |
| <i>M. baccata</i> (к-2319) × Ренет Симиренко | 60 | 30,6 |
| <i>M. cerasifera</i> (к-29494), свободное опыление | 244 | 9,8 |
| <i>M. cerasifera</i> (к-2449), свободное опыление | 103 | 22,3 |
| <i>M. sachalinensis</i> (к-25950), свободное опыление | 56 | 37,5 |
| <i>M. sachalinensis</i> (к-41275), свободное опыление | 111 | 38,4 |
| <i>M. sachalinensis</i> (к-890А), свободное опыление | 60 | 70,0 |

| Название комбинации | Заражено сеянцев, шт. | Количество устойчивых сеянцев, % |
|---|-----------------------|----------------------------------|
| <i>M. mandshurica</i> (к-14947), свободное опыление | 132 | 50,8 |
| <i>M. mandshurica</i> (к-41277), свободное опыление | 55 | 60,2 |
| <i>M. hupehensis</i> (к-14945), свободное опыление | 26 | 100,0 |

Ценность для селекции некоторых видообразцов ягодных яблонь усиливается другими полезными качествами. Так, многие из них отличаются исключительно ранними сроками вступления в период плодоношения. К ним, прежде всего, относятся многие коллекционные формы *M. baccata* (к-2317, 2319, 2323 и др.), *M. cerasifera*, (к-29494, 2449, 2435 и др.). Особенно следует отметить такие виды как *M. baccata* var. *coerulescens* (к-2333), *M. cerasifera odorata* (к-2332), *M. cerasifera* var. *aurantiaca* (к-2314), *M. cerasifera hiemalis* (к-2342), которые начинают цвести и плодоносить на 1-й год после посадки в сад. Большинство форм *M. cerasifera* обладают высокой урожайностью. Особенно выделяются образцы к-29494, 2458, 2471 и др. Многие формы *M. cerasifera* имеют плоды хорошего качества, вполне пригодные для переработки и консервирования.

Кроме того, яблони ягодные имеют определенную декоративную ценность благодаря ежегодному обильному цветению и плодоношению, красивой округлой или пониклой форме дерева.

В результате изучения из коллекции были выделены некоторые формы *M. baccata*, *M. cerasifera*, *M. sachalinensis*, *M. mandshurica*, *M. hupehensis*, несомненно интересные для селекционного использования благодаря таким качествам как комплексная устойчивость к болезням, скороплодность, высокая урожайность, хорошее качество плодов, декоративность и др. Ниже дается их краткое описание.

M. baccata var. *coerulescens* (к-2333) – яблоня ягодная церулесценс. Дерево слаборослое с округло-шаровидной кроной. Листья темно-зеленые, блестящие, без опушения. Цветение очень раннее и обильное. Средний срок цветения – 20-е числа апреля. Цветки белые, крупные, в диаметре 3–4 см. Плоды шаровидные, мелкие (в диаметре до 1,3 см), желтые с небольшим румянцем. Мякоть кремовая, нежная, кисло-сладкая. Содержание сухих веществ – 34,6%, сахаров – 10,7%, аскорбиновой кислоты – 8,7 мг/100 г. Образец отличается исключительной скороплодностью, высокой ежегодной урожайностью. Кроме того, высокоустойчив к мучнистой росе и среднеустойчив к парше. Дерево выглядит очень красиво в период цветения и плодоношения и перспективен для использования в декоративных целях.

M. cerasifera (к-29494) – яблоня вишнеплодная. Дерево слаборослое (до 2–3 м высоты), с широко-округлой, густооблиственной кроной и поникающими длинными тонкими ветвями темно-коричневого цвета. Плодоношение обильное, ежегодное. Плоды небольшие (2,0–2,3 см в диаметре), слаборебристые, желтые с размытым красным румянцем. Вкус кисло-сладкий, с небольшой горечью. Содержание сухих веществ – 24,2%, сахаров – 17,1%, аскорбиновой кислоты – 11,2 мг/100 г. Плоды вполне пригодны для переработки и консервирования. Образец имеет большие перспективы как ценная декоративная форма, обладающая высокой ежегодной урожайностью, скороплодностью, хорошим качеством плодов, а также высокой устойчивостью к парше и мучнистой росе.

M. sachalinensis (к-41275) – яблоня сахалинская. Дерево среднерослое, с широко-округлой очень густой кроной. Листья светло-зеленые, крупные, с длинно-оттянутой верхушкой, остропильчатым краем, без опушения. Цветение ежегодное, обильное, более позднее, чем у *M. baccata* (на 7–10 дней). Цветки крупные, белые, в бутонах – розовые, очень ароматные. Плоды мелкие (в диаметре около 1,0 см), шаровидные, красные, вкус кислый с горечью. Содержание сухих веществ – 41,2%, сахаров – 12,9%, аскорбиновой кислоты – 10,4 мг/100 г. Созревание позднее (октябрь–ноябрь). Плоды долго удерживаются на дереве, не

оппадают даже зимой. Образец отличается высокой ежегодной урожайностью, полной невосприимчивостью к парше и мучнистой росе, а также ценными декоративными качествами.

Яблоня сахалинская в диком виде распространена на острове Сахалин и некоторых южных островах Курильской гряды.

M. mandshurica (к-14947) – яблоня маньчжурская. Дерево сильнорослое, с овальной густой кроной. Листья крупные, темно-зеленые, широко-округлые, яйцевидные, цельнокрайные, неопушенные. Цветки белые, очень душистые, на длинных тонких цветоножках (до 4–5 см длины). Цветение раннее, обычно во второй декаде апреля. Плоды мелкие, шаровидные (диаметр до 1,0 см), красновато-оранжевые. Вкус кисло-сладкий, вяжущий. Содержание сухих веществ – 41,1%, сахаров – 16,3%, аскорбиновой кислоты – 9,4 мг/100 г. Образец высокоустойчив к парше и мучнистой росе.

В диком виде яблоня маньчжурская распространена в юго-восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в Северной Маньчжурии. Используется в селекции при выведении морозостойких сортов.

M. hupehensis (к-14945) – яблоня хубейская. Дерево слаборослое, раскидистое, с тонкими поникающими ветвями. Листья темно-зеленые, при распускании пурпуровые. Цветки крупные, белые, ароматные. Образец отличается очень поздним и обильным цветением, которое проходит в первой половине мая. Плоды мелкие (в диаметре до 1,0 см), шаровидные, зеленовато-желтые с темно-красным румянцем, вкус кислый, с горечью. Образец представляет интерес для селекционного использования благодаря высокой устойчивости к болезням, поздним срокам цветения, скороплодности. Кроме того, обладает ценными декоративными качествами.

В диком виде яблоня хубейская обитает в некоторых провинциях Китая, в Бирме и Индии.

Заключение

Многолетнее изучение коллекционного разнообразия ягодных яблонь (секция *Guttinomeles*) дало возможность выделить видообразцы с комплексной устойчивостью к парше и мучнистой росе, что позволяет рекомендовать их для дальнейшего селекционного использования. Некоторые из них обладают также высокой урожайностью, скороплодностью, декоративностью и другими ценными качествами.

Список литературы

- Барсукова О. Н. Виды, разновидности и формы рода *Malus* Mill. Иммунологическая характеристика // Каталог мировой коллекции ВИР. СПб, 2007. Вып. 781. 26 с.
- Лангенфельд В. Т. Яблоня. Морфологическая эволюция, филогения, география, систематика. Рига, 1991. 230 с.
- Изучение устойчивых плодовых, ягодных и декоративных культур к заболеваниям // Методические указания. Л.: ВИР, 1972. 121 с.
- Изучение коллекции семечковых культур и выявление сортов интенсивного типа // Методические указания. Л.: ВИР, 1986. 160 с.
- Нестеров Я. С. Виды и разновидности рода *Malus* Mill. // Каталог мировой коллекции ВИР. Л.: ВИР, 1977. Вып. 209. 80 с.
- Alston F. H. Practical aspects breeding for mildew (*Podosphaera leucotricha*) resistance in apples. // Proc. Eucarpia Meeting on Tree Fruit Breeding. Wageningen, 1977. P. 4-13.
- Rehder A. Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America. New York, 1958. 996 p.

РАСШИРЕНИЕ ГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ КОЛЛЕКЦИИ АРБУЗА ДЛЯ РАЗЛИЧНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Ю. А. Елацков

Кубанская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова Россельхозакадемии, п. Ботаника, Краснодарский край, Россия,
e.mail: kos-vir@yandex.ru

Резюме

Приведены результаты селекционно-генетического изучения коллекции арбуза. Выделены перспективные цельнолистные линии для использования в гетерозисной селекции, кустовые формы для создания сортов, пригодных к механизированному возделыванию. Установлен генетический контроль важнейших признаков, таких как тип листа, куста, пола.

Ключевые слова: арбуз, генетический контроль, селекция.

EXPANDING THE GENETIC DIVERSITY PRESERVED IN THE WATERMELON COLLECTION FOR VARIOUS BREEDING PURPOSES

Y. A. Yelatskov

Kuban Experiment Station of the N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
Botanika, Krasnodar Territory, Russia, e.mail: kos-vir@yandex.ru

Summary

Breeding-oriented genetic study of the watermelon collection has been accomplished and its results are presented. Promising integrifolious lines have been selected for use in heterosis breeding as well as bushy forms for development of cultivars suitable for mechanized cultivation. Genetic control has been identified of most important characters: leaf type, shrub type, gender.

Key words: watermelon, genetic control, breeding.

Южные регионы нашей страны (Нижнее Поволжье, Северный Кавказ) обладают благоприятными почвенно-климатическими условиями для возделывания арбуза. Наличие таких условий позволяет получать хороший урожай с высоким качеством продукции и делает эту культуру рентабельной.

Возрастающая конкуренция на рынке товарной продукции предъявляет к сортам повышенные требования по наиболее важным хозяйственно-ценным признакам. Наблюдается тенденция увеличения спроса на сорта, способные давать хороший урожай в различных условиях среды и позволяющие применять энергосберегающие технологии. Для создания таких сортов необходимо иметь хорошо изученный исходный материал, источником которого служит мировая коллекция ВИР.

В последние годы при изучении мировой коллекции арбуза главное внимание уделяется расширению генетического разнообразия путем выявления и создания новых источников и доноров селекционно-ценных признаков, необходимых для выведения сортов и гибридов разного направления использования.

Особое значение имеют такие источники, которые по сравнению с возделываемыми сортами, обладают высокими продуктивными и качественными показателями, устойчивостью к болезням и вредителям, адаптивностью к стрессовым условиям среды. Кроме того, для генетического изучения важно иметь формы с четко различимыми морфологическими признаками, включая маркерные.

При изучении коллекции, проведенном сотрудниками ВИР в предыдущие годы (Пангалло, 1936, 1937; Филов, 1957, 1969, 1982; Фурса, 1962, 1982; Мещеров, Теханович и др., 1984;

Тараканов, 1965; Теханович, 1977, 1985; Дютин, 2000), выявлен целый ряд образцов с важными для селекции морфобиологическими и хозяйственно-ценными признаками. Среди них представляют интерес разные по срокам созревания образцы (от ультраранних, ранних до средне- и позднеспелых) с высоким качеством плодов, устойчивые к болезням (антракноз, фузариозное увядание), адаптивные к стрессовым условиям среды. По морфобиологическим признакам выделены формы арбуза с нерассеченным (цельным) листом – цельнолистные; кустовые и короткоплетистые образцы с предельно компактным габитусом растений (0,6–1,2 м); формы с желто-зеленой мозаикой листа и ярко-желтой окраской плода; образцы с желтой, лимонно-желтой и абрикосовой окраской мякоти и др. Академик Г. И. Тараканов назвал наличие большого разнообразия морфобиологических и хозяйственно-полезных признаков у возделываемых растений жизненными формами, которые играют важную роль в селекции (1965).

На Кубанской опытной станции ВИР проведено селекционно-генетическое изучение выделенных образцов путем вовлечения их в скрещивания с лучшими районированными сортами и отбор у гибридов разных поколений форм с комплексом хозяйственно-ценных признаков.

На основе селекционного материала созданы разные по скороспелости сорта и гибриды. Примером эффективного использования коллекции в селекции могут служить сорта Астраханский, Лотос, ВНИИОБ-2, Ольгинский, Родник, Ранний Кубани, Святослав и др.

В селекции особое значение принадлежит образцам, имеющим генетические маркеры. Наличие таких образцов с хорошо изученными наследуемыми признаками способствует ускорению селекционного процесса при выведении новых сортов и гибридов. Также четко различимые морфологические признаки, имеющиеся у растений, удобны при проведении работ в семеноводстве, так как позволяют обеспечить достаточно высокую сортовую чистоту.

Работа по выявлению и селекционному улучшению форм арбуза с генетическими маркерами включала несколько этапов. На первом этапе проводили углубленное изучение имеющихся образцов и поиск новых с маркерными признаками. Для получения выровненного материала, определяющего тот или иной маркерный признак, растения подвергали самоопылению в течение нескольких поколений. На полученных от самоопыления линиях проводили их морфобиологическое описание и определяли их селекционную полезность. Некоторые линии со стабильным проявлением маркерных признаков уступали районированным сортам по продуктивности, качеству плодов, устойчивости к болезням, адаптивности к стрессовым условиям внешней среды.

На втором этапе для их улучшения проводили скрещивания выделенных линий с лучшими сортами отечественной и зарубежной селекции, которые имели хорошие показатели по продуктивности, вкусовым качествам, устойчивости к болезням (фузариозное увядание, антракноз). У полученных гибридов проведено изучение наследования маркерных признаков и определен генетический контроль по типу листа, куста, характеру цветения, признакам плода.

Установлено, что у гибридов от скрещивания цельнолистных форм с рассеченнолистными признак цельного листа в F_1 рецессивен по отношению к рассеченному и контролируется геном *nl*. Более углубленное изучение наследования признака листа позволило установить следующую закономерность: в F_1 у гибридов от скрещивания цельнолистных форм с формами арбуза, имеющими сильное рассечение листовой пластинки, хотя и доминирует рассеченный лист, но по фенотипу этот признак имеет промежуточный характер наследования, так как у растений в F_1 наблюдаются более широкие дольки листа, которые по описанию относятся к среднерассеченным (СРРЛ). Это подтверждается характером расщепления в F_2 гибридов и в беккроссных (анализирующих) скрещиваниях. В F_2 соотношение фенотипических классов расщепления по типу листа выглядит следующим образом: 1 (сильнорассеченный) : 2 (среднерассеченный) : 1 (цельнолистный). В беккроссных скрещиваниях BC_1 с цельнолистной формой соответственно 1:1:1. Такой характер наследования свидетельствует о промежуточном (полудоминантном) наследовании признака цельного листа.

В случае скрещивания цельнолистных форм с образцами, имеющими среднерассеченные листья, в F_1 проявляются очень широкие дольки листа у растений, и по признаку рассеченности листа такие растения относятся к слаборассеченным (СЛРЛ). В F_2 происходит рас-

щепление в соотношении 1 (среднерассеченный) : 2 (слаборассеченный) : 1 (цельнолистный), т. е. наследование по типу листа также имеет полудоминантный характер.

Поскольку в обоих случаях признак средне- и слаборассеченного листа гетерозиготный, нами в последующих поколениях F_3 – F_4 и BC_2 – BC_3 были отобраны новые высокопродуктивные с хорошими и отличными вкусовыми качествами цельнолистные (ЦЛ) линии: ЦЛ 316, ЦЛ 382; со среднерассеченными листьями (СРЛ): СРЛ 320, СРЛ 324; слаборассеченными листьями (СЛРЛ): СЛРЛ 384.

Факт наличия вышеперечисленных растений с таким типом листа позволяет расширить генетический потенциал арбуза для использования как в сортовой, так и в гетерозисной селекции.

Проведены исследования по выявлению лучших генотипов кустовых и короткоплетистых форм арбуза. Изучением наследования признака кустовости от скрещивания кустовых форм с различными плетистыми сортами установлено, что кустовость у арбуза наследуется рецессивно и контролируется геном *dw* (карлик), который определяет на растении короткие междоузлия и компактный габитус растений.

Так как кустовость сопряжена с малой продуктивностью растений и невысоким качеством плодов, провели серию циклических скрещиваний, в том числе и беккроссных, с лучшими сортами арбуза отечественной и зарубежной селекции: Астраханский, Мелитопольский 142, Родник, Ольгинский, *Crimsons weet* и др., которые имеют достаточно крупные плоды хорошего вкуса, а растения обладают высокой адаптивностью к стрессовым условиям среды. В расщепляющихся потомствах гибридов F_2 и BC_2 отбирали лучшие по продуктивности кустовые растения. Отобранные кустовые формы вновь скрещивали с районированными сортами. Таким образом, в каждом цикле отбор и скрещивания повторяли. По мере проведения таких скрещиваний положительные признаки продуктивности и качества плодов у отбираемых растений улучшались.

Представляют интерес кустовые цельнолистные формы арбуза (КЦЛ), полученные в результате скрещивания кустовых рассеченнолистных (КРЛ) с плетистыми цельнолиственными (ПЦЛ). У гибридов F_1 от скрещивания с такими формами доминируют плетистые рассеченнолистные (ПРЛ) растения. В F_2 происходит расщепление на плетистые рассеченнолистные (ПРЛ), плетистые цельнолистные (ПЦЛ), кустовые рассеченнолистные (КРЛ), кустовые цельнолистные (КЦЛ) в соотношении их фенотипических классов, близком 9 ПРЛ : 3 ПЦЛ : 3 КРЛ : 1 КЦЛ. Факт выщепления кустовых цельнолистных растений обусловлен взаимодействием генов, гомозиготное состояние которых по обоим рецессивным факторам, контролирующим кустовость и цельнолистность, дает появление нового признака – особой кустовых цельнолистных форм. В результате таких скрещиваний были отобраны лучшие по комплексу признаков кустовые рассеченнолистные (КРЛ 694, КРЛ 718, КРЛ 732, КРЛ 812) и кустовые цельнолистные линии: КЦЛ 300, КЦЛ 556, КЦЛ 760. Продуктивность растений кустовых линий в богарных условиях при площади питания $1,4 \times 0,7$ м составила 4,6–5,5 кг или 59–84,6% по отношению к стандарту (Родник), средняя масса плода 4,6–5,5 кг, содержание сухих веществ в плодах 10,9–12,0 %, а вкусовые качества оценивались в 4,3–5,0 баллов.

Важное значение в практической селекции и семеноводстве принадлежит биологии цветения культуры, особенностям формирования и развития генеративных органов, изучению наследования типов цветения и способов опыления. Это связано с тем, что в гетерозисной селекции, в частности в гибридном семеноводстве, кроме генетического маркера для материнской формы необходим определенным (половой) тип цветения, обеспечивающий получение при естественном опылении достаточного количества гибридных семян.

У растений арбуза встречаются три типа цветка: мужской (σ^7), женский (ρ^7) и гермафродитный. Их сочетание на растении определяет тот или иной половой тип.

Большинство сортов арбуза на одном растении образуют мужские и гермафродитные (обоеполые) цветки ($\sigma^7 + \rho^7$) – половой тип андромоноэция. К этому типу относится большинство сортов русской, малоазиатской, среднеазиатской и афганской эколого-географических групп.

Растения, образующие мужские и женские цветки ($\sigma^{\text{♂}}+\text{♀}$), относятся к половому типу моноэция. Этот тип включает сорта арбуза американской, восточноазиатской, дальневосточной эколого-географических групп.

В пределах некоторых эколого-географических групп иногда встречается на растении сочетание трех типов цветка: $\sigma^{\text{♂}}$, ♀ , $\text{♀}\sigma^{\text{♂}}+\text{♀}+\text{♀}$. Такое сочетание определяет половой тип тримоноэция.

Следует отметить, что большинство цельнолистных образцов арбуза, представленных в коллекции ВИР, относится к половому типу андромоноэция. Использование растений полового типа андромоноэция в гибридном семеноводстве снижает вероятность скрещиваний и дает низкий процент гибридов при свободном опылении. При искусственном опылении с таким типом цветения требуются большие затраты труда и средств на проведение гибридизации (кастрация обоеполюх цветков, использование ручного опыления и изоляция цветков). В качестве материнских для получения гибридов F_1 арбуза целесообразно использовать цельнолистные формы с половым типом моноэция. Поскольку у этого типа чисто женские цветки, не надо проводить их кастрацию. Такие формы обеспечивают более высокий процент получения гибридных семян при естественном опылении. Для получения материнских форм полового типа моноэция важно знать наследование этого признака.

При изучении наследования признака пола арбуза от скрещивания форм полового типа моноэция с формами андромоноэция установлено, что в F_1 доминирует тип моноэция. В F_2 происходит расщепление на моноэцийные и андромоноэцийные растения в соотношении близком к 3:1, а в беккроссных скрещиваниях с рецессивной андромоноэцийной в отношении 1:1, т. е. признак полового типа андромоноэция контролируется одним рецессивным геном *a* (andromonoecious).

Помимо признака листа и типа цветения генетическим маркером у цельнолистных форм могут служить форма женского цветка, завязи, сформировавшийся плод, их окраска и рисунок. Среди выделившихся форм линия ЦЛ 752 образует удлиненные женские цветки и завязи, а плоды имеют цилиндрическую форму и салатно-зеленую окраску. Линия ЦЛ 662 также образует удлиненные цветки, завязи и цилиндрические плоды, но с рисунком в виде темно-зеленых шиповатых полос. Наличие дополнительных маркерных признаков на материнской форме позволяет четко различать родительские формы на участке гибридизации, обеспечивает качественное проведение сортопрочинок и уборки, создавая определенные удобства при выращивании гибридных семян.

Способ получения гибридных семян должен быть достаточно простым и эффективным. На участке гибридизации материнскую (цельнолистную) и отцовскую (рассеченнолистную) формы высевают чередующимися рядами в соотношении 1:1, что обеспечивает получение гибридов при свободном переопылении родительских форм. При этом для получения максимального количества гибридных семян необходимо на материнской форме до раскрытия мужских цветков провести удаление их бутонов. Такой прием обеспечит более полное опыление материнской формы отцовской.

Есть и второй способ – без удаления мужских цветков. В этом случае возможно частичное самоопыление в пределах растений материнской формы, и гибридность получаемых семян понизится.

Гибридность полученных семян определяется в посеве следующего года, в котором негибридные растения будут цельнолиственными, а гибридные рассеченнолиственными. Благодаря рецессивному характеру наследования все негибридные цельнолистные растения удаляют в первом поколении задолго до цветения и оставляют в посеве только гибридные – рассеченнолистные.

Нами проведен опыт получения гибридных семян арбуза при использовании в качестве материнской цельнолистной линии – ЦЛ 752, имеющей раздельнополюй тип цветения (половой тип моноэция). В качестве отцовского родителя использовали районированный сорт Ольгинский. Обе родительские формы имеют достаточно четкие различия по типу листа, форме, окраске фона и рисунку плода.

При определении гибридности установлено, что в варианте, где на материнской форме проводили удаление мужских цветков, гибридность семян составила 93–97 %, а в варианте без удаления 75–86 %.

Из этого следует, что в товарных посевах арбуза, учитывая такой уровень гибридности, после прорывки негибридных растений можно получить до 100 % гибридных.

Результаты изучения коллекции арбуза выявляют широкие возможности использования генетического разнообразия ее образцов в различных направлениях селекции.

Список литературы

- Дютин К. Е. Генетика и селекция бахчевых культур. М., 2000. 230 с.
- Мещеров Э. Т., Теханович Г. А., Фурса Т. Б., Малинина М. И. Использование форм арбуза и дыни с генетическими маркерами в селекции гетерозисных гибридов // Бюл. ВИР. 1984. Вып. 140. С. 13-18.
- Пангало К. И. О генах, определяющих половые различия у растений на примере *Cucurbitaceae* // Докл. АН СССР. 1936. Т. 3. № 2. С. 83-85.
- Пангало К. И. Селекция бахчевых культур // В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.–Л., 1937. Т. 3. С. 135-194.
- Тараканов Г. И. О жизненных формах овощных растений // Докл. ТСХА. 1965. Вып. 114. С. 89-98.
- Теханович Г. А. Наследование признаков при скрещивании с кустовой формой арбуза // Науч.-техн. Бюл. ВИР. 1977. Вып. 64. С. 45-46.
- Теханович Г. А. Селекция кустовых арбузов // Плодоовощное хоз-во. 1985. № 5.
- Филов А. И. Бахчеводство. М., 1969. 263с.
- Филов А. И. Кустовые формы тыквенных растений // Бюл. ВИР. Л., 1957. Вып. 3. С. 39-41.
- Филов А. И. Тыквенные. Культурная флора СССР. М.: Колос, 1982. Т. XXI. С.145-277.
- Фурса Т. Б. Кустовой арбуз // Картофель и овощи. 1962. № 2.

УДК 635.62:581.9

БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОЛЛЕКЦИИ ТЫКВЫ И ВЫЯВЛЕНИЕ ИСТОЧНИКОВ СЕЛЕКЦИОННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

А. Г. Елацкова

Кубанская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова Россельхозакадемии,
п. Ботаника, Краснодарский край, Россия, e.mail: kos-vir@yandex.ru

Резюме

Изложен обзор основных работ по происхождению, ботаническому изучению, географическому распространению, систематике возделываемых видов тыквы. Приведены результаты исследований по выявлению источников и доноров селекционно-ценных признаков и созданию сортов.

Ключевые слова: тыква, систематика, селекция.

BOTANICO-GEOGRAPHICAL STUDY OF THE PUMPKIN COLLECTION AND IDENTIFICATION OF SOURCES OF TRAITS VALUABLE FOR BREEDING

A. G. Yelatskova

Kuban Experiment Station of the N.I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
Botanika, Krasnodar Territory, Russia, e.mail: kos-vir@yandex.ru

Summary

Major works on the origin, botanical study, geographical distribution and taxonomy of cultivated *Cucurbita* spp. are reviewed and summarized. The paper presents the results of research efforts undertaken to identify sources and donors of plant characters valuable for breeding and develop new cultivars.

Key words: pumpkin, taxonomy, breeding.

Семейство Тыквенные (*Cucurbitaceae* Juss.), родоначальником которого является тыква (род *Cucurbita* L.), широко распространилось на земном шаре и насчитывает в своем составе свыше 100 родов и около 1100 видов. Помимо тыквы в семейство входят многие другие культуры: огурец и дыня (*Cucumis* L.), арбуз (*Citrullus* Schrad.), люффа (*Luffa* Adans), лагенария (*Lagenaria* Ser.), чайот (*Sechium* P. Br.), момордика (*Momordica* L.) и др. Они возделываются в различных регионах земного шара (тропических, субтропических, умеренных широтах) и имеют многообразное применение.

Начиная с древних времен это семейство широко изучалось многими ботаниками в плане использования многообразия его видов для пищевых, кормовых и лечебных целей.

Тыква также привлекала внимание многих исследователей огромным видовым разнообразием культурных, полукультурных и дикорастущих форм. На нее обратили внимание европейцы как на самое удивительное крупноплодное растение. Она быстро распространилась в эпоху возрождения, вначале в ботанических садах, и стала важным объектом изучения.

В России культура тыквы сравнительно молодая. Ее стали возделывать в начале XIX века, а к середине века она получила широкое распространение как на приусадебных участках, так и в промышленной культуре. В настоящее время тыква достаточно популярна в России и пользуется большим спросом. О ней емко выразился известный ботаник, академик П. М. Жуковский (1957), отметив, что «тыква – это растение не только прошлого, но и будущего».

В селекции тыквы важная роль принадлежит мировой коллекции, сосредоточенной в ВИРе. Для эффективного использования мировой коллекции тыквы в различных направлениях селекции важно знать происхождение ее видов, географическое распространение, систематику, биологические особенности роста и развития, наличие сортового состава, способы использования в народном хозяйстве, ее питательную и лечебную ценность.

Происхождение. Вопрос происхождения тыквы занимал многих исследователей. Долгое время он был спорным. До конца XIX в. целый ряд ученых (Декандоль А., Ноден Ш., Ген В.) считали родиной тыквы Старый Свет, а именно, Азиатский и Африканский континенты (Филов, 1982). Они ссылались на то, что тыква была известна древним грекам и римлянам. Однако достоверных доказательств происхождения тыквы в Старом Свете не имелось. Ошибочное мнение ученых было вызвано тем, что греческие и римские авторы много писали о других тыквенных растениях и в интерпретации переводчиков их называли *Pepo*, *Cucurbita*, *Coloquint*. Существовавшие в древние времена названия не относились к тыкве. Так называли лагенарию, момордику, люффу, некоторые полукультурные формы арбуза.

Мнение ученых изменилось после проведения раскопок американскими археологами в различных регионах Америки и, в частности, в Перу, вблизи г. Лимы. При раскопках обнаружены семена, принадлежащие видам тыквы *C. maxima* и *C. moschata*. Эта находка относится к периоду 3000 лет до н. э. По данным Т. Whitaker (1956), при археологических раскопках в Америке тыкву *C. pepo* обнаружили пять раз, *C. moschata* – четыре раза. Надо отметить, что индейское название тыквы сквош (*Squash*) соответствует названию одного из индейских племен. Другое название Кушо (*Cushaw*) – кувшиновидная тыква вида *C. moschata* также имеет индейские корни. Другим доказательством происхождения тыквы в Америке является распространение диких видов: *C. texana* – дикий родич *C. pepo*; *C. andreana* – дикая форма *C. maxima*; так называемая семинольская тыква – прародитель *C. moschata*. Интересными дикими формами являются также *C. lundeliana* и *C. martinesi*, найденные в Мексике.

Разнообразие различных видов тыквы заинтересовало многих ученых и стало объектом интенсивных исследований для более детального изучения происхождения ее видов и распространения по земному шару.

С образованием Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур (ныне Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства – ВИР) под руководством Н. И. Вавилова были организованы многочисленные экспедиции по поиску и сбору видового и сортового разнообразия сельскохозяйственных культур и их диких родичей и привлечению их в нашу страну. Следует отметить экспедицию С. М. Букасова, проведенную им в 1925 – 1926 гг. в Центральной и Южной Америке (Мексика, Гватемала, Коста-Рика, Панама, Куба, Венесуэла, Колумбия); экспедицию С. В. Юзепчука в 1926 – 1928 гг. в Перу, Боливию и Чили; Н. И. Вавилова в 1930 г. в США, Мексику, Гондурас, Венесуэлу, Гватемалу. Экспедиции доставили в коллекцию ВИР огромный материал исключительной ценности. Собрано более 1500 образцов различных видов тыквы, включая их диких родичей.

Собранный на Американском континенте материал позволил решить вопрос происхождения различных видов тыквы, определить их локализацию в тех или иных областях формирования. В работе «Возделываемые растения Мексики, Гватемалы и Колумбии» С. М. Букасов (1930) отмечает: «Американское происхождение всех видов *Cucurbita*, подвергнувшееся сомнению Декандалем и другими старыми авторами, в настоящее время работами ряда американских ботаников установлено с несомненностью. Возникает вопрос о более точной локализации центров происхождения отдельных видов». Он отмечает, что «видовое разнообразие тыквы наибольшее в Мексике, здесь распространен дикий вид *C. perennis* A. Gray (*C. foetidissima*). В Мексике есть в культуре *C. ficifolia* Bouche, *C. moschata* и *C. pepo*, а также новый вид *C. mixta* Pang.

Разнообразие форм тыквы, относящихся к виду *C. maxima*, было найдено в Южной Америке С. В. Юзепчуком в Перу и Боливии. Наибольшее распространение тыквы из вида *C. pepo* находится в Мексике и Гватемале. С. М. Букасов указывает конкретные штаты Мексики и Гватемалы, на территории которых они произрастают.

Т. W. Whitaker и Н. С. Cutter (1965), исследуя вопрос происхождения тыквы, считают центром происхождения районы к югу от г. Мехико и далее, до границы с Гватемалой, так как здесь сосредоточено наибольшее количество диких видов. Среди них обнаружены формы *C. lundelliana* и *C. martinensis*, которые скрещиваются с другими видами. (Жуковский, 1971).

Различные регионы Америки были исследованы Н. И. Вавиловым (1965а, 1965б). На основе детального изучения растительного мира земного шара он разработал «Учение о центрах происхождения культурных растений», установив области происхождения и формообразования важнейших культурных растений.

Доставленный экспедициями собранный материал тыкв с Американского континента был тщательно изучен Н. Е. Житеновой (1929–1930). Изучая ботанический состав тыкв тропической Америки она определила, что Центральная Америка, включая Колумбию, является царством вида *C. moschata* и преобладает над другими видами. По сортовому разнообразию этот регион единственный на земном шаре. Здесь был обнаружен новый вид тыквы с семенами необычной формы, растения которых частично сходны с растениями *C. moschata* и, отчасти, с *C. pepo*. При детальном изучении эти образцы были выделены К. И. Пангалом (1930) в самостоятельный вид *C. mixta* (тыква серебристосемянная).

Географическое распространение. После открытия Америки Х. Колумбом тыква широко распространилась по всему миру. Наибольшее распространение она имеет в тропических и субтропических регионах земного шара. Приводится несколько путей распространения тыквы.

По мнению П. М. Жуковского (1957), на Африканский континент тыква попала из Индии в связи с эмиграцией туда индийского населения, а в Индию она проникла из Амери-

ки через португальцев в конце XIV – в начале XV в. Не исключается возможность завоза тыквы в Африку непосредственно португальцами и ее распространение в Южной и Восточной Африке, а также на берегах Нигера, в Гвинее и Анголе. (Филов, 1982)

По мере распространения тыквы в другие части света она претерпела экологическое влияние условий других континентов, в частности Африканского и Азиатского. Отличие тыквы от родины ее происхождения вызвано экологической эволюцией, влияющей на проявление некоторых морфобиологических признаков. Это подтверждает Н. Е. Житенева (1929–1930), которая изучала материал тыквы *C. maxima*, поступивший в коллекцию ВИР из Абиссинии (Эфиопия).

Границы распространения трех главнейших ботанических видов тыкв довольно обширны. Их возделывают во всех частях света. Наибольшее распространение в мире получило возделывание вида *C. pepo*, несколько реже *C. maxima*. *C. moschata* сосредоточена в более теплых странах, и ареал ее возделывания определяется 45° с. ш.

В нашей стране тыкву широко возделывают на Северном Кавказе, в Нижнем Поволжье, Центрально-Черноземных областях. Она получила широкое распространение в государствах Средней Азии и Закавказья, во многих европейских, азиатских и американских странах.

Систематика. К систематике рода *Cucurbita* обращались многие исследователи. Приоритет его ботанического определения принадлежит К. Линнею. Впервые ботаническое деление рода проведено Дюшесном (Dushesne) в 1786 г., когда он выделил три известных в культуре вида: *C. maxima* Dush., *C. pepo* L., *C. moschata* Dush. При этом вид *C. pepo*, по Дюшесну, включал два подвида: *C. pepo polymorpha* и *C. pepo moschata*. В последующем, Конье (Cogniaux) выделил 10 ботанических видов, из которых четыре определил как культурные.

С расширением разнообразия тыквы Ш. Ноден (Naudin) и Алефельд (Alefeld) разработали более подробную классификацию.

В нашей стране основательные работы по систематике тыквы проведены Н. Е. Житеновой (1929–1930) и А. И. Филовым (1959–1982). Огромный материал тыквы, собранный в 20-х годах экспедициями ВИР в Америке, и его детальное изучение позволили Н. Е. Житеновой разработать наиболее приемлемую классификацию рода *Cucurbita*. В основу ее был положен принцип деления на культурные (*cultus*) и дикорастущие (*agrestis*) формы. Затем она делит тыквы на две категории: 1) грубого облика (*rigidum*) и 2) нежного облика (*gracilior*).

Важной особенностью работы Н. Е. Житеновой является более подробное ботаническое описание разнообразия тыквы неизвестных форм или нечетко описанные предыдущими исследователями. В подтверждение закона гомологических рядов она отмечает, что «ряд образцов с семенами необычной, не встречавшейся ранее формы дали растения, сходные отчасти с растениями *C. moschata*, отчасти с *C. pepo*, но обладавшие и своеобразными признаками». Это позволило ей выделить новую форму в самостоятельный вид под названием *C. mixta* (тыква серебристосемянная), который был подробно описан К. И. Пангало (1930).

Другой вид, выделенный Н. Е. Житеновой в самостоятельную группу, – так называемые чалмовые тыквы (*C. turbaniformis*), сформировавшиеся из тыкв *C. maxima* из Чили. В отличие от обычных, принадлежащих к *C. maxima*, признак чалмовости определяется строением женского цветка, а именно, полунижней завязью женского цветка и уплощенным столбиком и рыльцем.

Таким образом, в систематике культурных тыкв выделено пять видов: *C. maxima* Duch., *C. pepo* L., *C. moschata* Duch., *C. mixta* Pang., *C. turbaniformis* (Roem.), среди которых имеются два типа: американский – *rigida* и азиатский – *gracilior*. Каждый из этих типов объединяет резко отличимые морфологические группы, получившие ранг разновидности, по принципу ареала их географического распространения.

У тыквы *C. maxima* выделено пять разновидностей, из которых только одна из них *asiatica* принадлежит к типу *gracilior* и представлена тыквами Малой Азии, Ирана, Афганистана, Средней Азии; остальные относятся к типу *rigida* и объединяют тыквы Перу, Боливии, Чили, Абиссинии.

C. moschata имеет пять разновидностей, две из них принадлежат к типу *rigida*: *var. mexicana* и *var. indica*; три к *gracilior*: *var. turkestanica*, *var. japonica*, *var. columbia*.

C. pepo, в отличие от *C. maxima* и *C. moschata*, не имеет определенных географических разновидностей и наиболее распространен и полиморфен. Вид включает всего две разновидности: *var. americana* и *var. turcica*. Первая распространена в Мексике и Гватемале. Характерна мощным развитием, позднеспелостью и грубым обликом растений. Вторая более скороспелая, с меньшей грубостью опушения, более слабого вегетативного развития. В отличие от других видов *C. pepo* имеет в наличии кустовые тыквы, которые встречаются в обеих разновидностях – *turcica* и *americana*. К ним относятся кустовые собственно тыквы, кабачки, патиссоны, крукнеки.

В послевоенные годы благодаря экспедициям, организованным ВИР в различные страны мира, ботанический состав коллекции тыквы значительно пополнился новыми образцами. В результате их изучения систематика тыквы Н. Е. Житеновой была дополнена А. И. Филовым (1959), а в последующем расширена и изложена в работе «Культурная флора СССР» (1982). В основу его классификации был положен принцип ботанико-географической принадлежности таксонов, определивший всё разнообразие растений в соответствующие группы, с указанием распространения видов, подвидов, разновидностей и подробным описанием морфобиологических признаков. В итоге разнообразие форм тыквы твердокорой (*C. pepo* L.) состоит из четырех подвидов: длинноплетистый (*subsp. flagelliformus* Filov), кустовой (*subsp. compactus* Filov), декоративный (*subsp. polymorpha* (Duch. Filov), дикорастущий (*subsp. texana*).

Подвид длинноплетистый включает 7 разновидностей: овальную – *var. pepo*, голосемянную – *var. styriaca*, овощную – *var. table*, цилиндрическую – *var. cilindricum*, шарообразную – *var. courgeron*, сплюснутую – *var. complanatus*, сегментированную – *var. maroc*.

Подвид кустовой объединяет 5 разновидностей: кабачки – *var. giraumonts*, патиссоны – *var. melopepo*, крукнек – *var. subverrucosa*, фордгугскую – *var. fordhuk*, крупноплодную – *var. solediformis*.

Подвид декоративный состоит из 7 разновидностей: бородавчатой – *var. verrucosa*, мандариновой – *var. aurantica*, яйцевидной – *var. polymorpha*, грушевидной – *var. cougourdette*, цилиндрической – *var. oblonge*, беложаровидной – *var. deprimel*, двуцветной – *var. bicolor*.

Подвид дикорастущий включает три разновидности: тексанскую (*var. texana*), сестринскую (*var. sororia*), братскую (*var. fraterna*).

Тыква крупноплодная (*C. maxima* Duch.) объединяет 4 подвида: старосветский (*subsp. maxima*), американский (*subsp. americana*), китайский (*subsp. turbankurbis*), дикорастущий (*subsp. andreana*).

Подвид старосветский включает 8 разновидностей: сероплодную – *var. maxima*; белоплодную – *var. alba*; мамонтовую – *var. jaune*; голландскую – *var. hollandiane*; мелкоплодную – *var. petit*; зимнюю – *var. hiberna*; овальную – *var. ovalis*; китоподобную – *var. physeta*.

Подвид американский состоит из 7 разновидностей: чилийской – *var. chiloensis*; бразильской – *var. bresil*; перуанской – *var. peruviana*; боливийской – *var. boliviana*; кустовой – *var. zapallito*; банановидной – *var. odorifera*; волчковидной – *var. ohio*.

Подвид китайский включает 4 разновидности: крупночашковую – *var. turbankurbis*; среднечашковую – *var. nouvebresil*; мелкоплодную красную – *var. constricta*; мелкочашковую зеленую – *var. turbanopetit*.

Подвид дикорастущий (*subsp. andreana*) состоит из одной разновидности (*var. andreana*). Распространен в тропической части Южной Америки.

Тыква мускатная (*C. moschata* Duch. ex Poir) включает 6 подвидов: туркестанский (subsp. *moschata*), североамериканский (subsp. *borealiamericana*), японский (subsp. *japonica*), индийский (subsp. *indica*), колумбийский (subsp. *columbiana*), мексиканский (subsp. *mexicana*).

Подвид туркестанский состоит из шести разновидностей: перехватки (var. *longicarpa*), китайской (var. *claviformis*), неаполитанской (var. *macrocarpa*), кувшиновидной (var. *cuschaus*), грушевидной (var. *pyriformis*).

Подвид североамериканский объединяет пять разновидностей: эллипсоидную (var. *ovalis*), шаровидную (var. *cheese*), сплюснутую (var. *zapaeformis*), семинольскую (var. *seminolis*), канадскую (var. *kanadiensis*).

Подвид японский включает четыре разновидности: мозговую плоскую (var. *depressa*), мозговую катушечную (var. *trochlearis*), карликовую (var. *pygmala*), канталупообразную (var. *japonica*).

Подвид индийский состоит из трех разновидностей: сплюснутоплодной (var. *macrocomplanata*), шароплодной (var. *indica*), овальноплодной (var. *grande*).

Подвид мексиканский включает семь разновидностей: сдавленную (var. *applanata*), сплюснуто-бородавчатую (var. *complanata-verrucosus*), шаровидно-овальную (var. *testicularis*), грушевидную (var. *pyridiumis*), цилиндрическую (var. *cyindracca*), цилиндрическую бородавчатую (var. *mexicana*), бутылковидную (var. *teres*).

Подвид колумбийский объединяет четыре разновидности: продолговатую (var. *dolihocarpa*), перцевидную (var. *prismaticus*), овальную (var. *columbiana*), шаровидно-сплюснутую (var. *abbreviata*).

В основу классификации последних двух видов была положена ярко выраженная эколого-географическая обособленность.

Предложенная классификация позволяет более детально выявить необходимый исходный материал для селекции, а именно, подобрать пары для скрещивания, изучить наследование основных признаков, адаптивность к изменяющимся условиям возделывания.

В настоящее время, по данным Т. М. Пискуновой, коллекция тыквы в ВИРе насчитывает 2463 образца из 97 стран мира и представлена пятью культурными видами и 16 дикорастущими. Из культурных видов наибольшее распространение имеют твердокорая, крупноплодная и мускатная тыквы. Тыкву серебристосемянную (*C. mixta* Pang.) и фиголистную (*C. ficifolia* Vauh.) возделывают в предгорных и горных районах Центральной и Южной Америки.

Опыт ботанико-географического изучения коллекции тыквы, проведенный учеными ВИР в предшествующие годы, использован нами в развитии исследований по выявлению перспективных образцов, представляющих интерес в селекции разных видов тыквы. В работу включены образцы, как выделенные предшествующими исследователями, так и отобранные в годы изучения на Кубанской опытной станции ВИР. Выявлен целый ряд источников по наиболее важным морфобиологическим (тип куста, характер листа, особенности цветения, окраска и рисунок плода) и хозяйственно-ценным (скороспелость, продуктивность, качество, устойчивость к болезням) признакам. Выявленные источники использованы в создании самоопыленных линий и в гибридизации для определения их донорских свойств. Особое внимание уделялось кустовым и короткоплетистым формам, необходимым для создания сортов, пригодных к механизированному возделыванию.

В качестве источников кустовости для селекции сортов, относящихся к виду твердокорой тыквы, представляют интерес следующие образцы из подвида кустового: Грибовская кустовая (к-3758), Днепропетровская кустовая (к-2732), Niceafruitround (к-4502), Round Luchia (вр. 1671), Bush Pie (к-3653), Cheyenne Bush (к-3296), Кустовая (к-4747), Ashen (вр. к-1776), образец (к-4764), Small Sugaror Pie (к-4164), образец (вр. к-441). Из популяции последнего образца на станции создан раннеспелый сорт тыквы Кустовая оранжевая, который районирован с 1995 г. в Северо-Западном, Центральном, Волго-Вятском и Западно-Сибирском

регионах. У гибрида F₅ твердокорой тыквы Niceafruitround × Spaghetti Kurbis отобраны кустовые и короткоплетистые голосемянные формы с шаровидными ярко-оранжевыми плодами. Они образуют некрупные плоды массой от 1,5 – 2,0 до 3,0 – 3,5 кг с умеренно плотной мякотью вермишелевого типа. Характерная особенность выделенных кустовых и короткоплетистых форм тыквы – малый габитус (1,0 – 1,5 м), раннее цветение, образование завязей и плодов в нижних узлах растения, обеспечивающих дружное созревание и высокую скороспелость. Благодаря короткому вегетационному периоду они приспособлены для возделывания в более северных регионах.

При изучении коллекции крупноплодной тыквы выделены лучшие образцы компактно-кустового типа из подвида американского, сохраняющие этот признак в течение всего периода вегетации: Chino (к-1477), Golden Nugget (к-3860), Zappalito (к-3007), Cachi Magnifera (к-4105), Zappalito Cachi (к-4033). Наряду с высокой скороспелостью (80-90 дней), многоплодностью и продуктивностью они имели существенный недостаток (низкие вкусовые качества плодов, их растрескиваемость при созревании). Для улучшения качественных показателей некоторые из них использовали в скрещиваниях с местными сортами. В результате отборов у гибридов разных поколений выделены новые морфобиотипы кустовых форм: Кустовая 5, Кустовая 8, Кустовая 11, сочетающие вместе с высокой скороспелостью и продуктивностью хороший вкус плодов. Содержание сухих веществ составило 7,6 – 10,8 %, общего сахара 7,2 – 9,7 %, каротина 6,5 – 8,2 мг/100 г. Вкусовые качества оценивались в 4,0 – 4,5 балла. Значительно повысилась прочность коры.

Примером успешного использования коллекции в селекции служит сорт Малышка. Он получен методом гибридизации сорта Мраморная с образцом Cachi Magnifera (к-4105). У гибрида выделена предельно кустовая форма Кустовая 11, на основе которой выведен сорт. Он районирован в 2009 г. и рекомендован во всех зонах возделывания культуры. Сорт характеризуется высокой скороспелостью (80 – 90 дней), хорошей урожайностью (28,1 – 32,4 т/га) и высокими вкусовыми качествами (4,0 – 4,2 балла). Содержание сухих веществ 10,3-12,5 %, общего сахара 8,6 – 9,7 %, каротина 6,5 мг/100 г. Компактно-кустовой тип растений позволяет выращивать сорт по оптимальной схеме размещения: 1,4 × 0,7 м или 1,0 × 0,5 м. Отличительная особенность сорта – раннее цветение, образование завязей и плодов у основания растений, дружное созревание.

Важным направлением в селекции является создание кустовых и короткоплетистых сортов порционного типа. У гибридов F₅ крупноплодной тыквы Кустовая 11 × Улыбка, Улыбка × Зимняя сладкая выделены компактные кустовые и короткоплетистые формы, имеющие привлекательные ярко-красные плоды массой от 1,5 – 2,5 до 3,0 – 4,0 кг. Содержание сухого вещества варьировало в пределах 9,0 – 12,0 %, а вкус плодов оценивали в 4,0 – 4,3 балла.

В настоящее время в госсортоиспытании находится кустовой порционный сорт Матрешка. Получен в результате скрещивания Кустовая линия (КЛ 11) × Улыбка с последующим индивидуальным отбором компактно-кустовых форм порционного типа. Обладает высокой скороспелостью (80 – 85 дней), достаточной урожайностью (26,4 – 28,2 т/га). Формирует привлекательные ярко-красные плоды массой 1,8 – 2,4 кг с содержанием сухого вещества 9,7 – 12,0 %, общего сахара 8,0 – 9,2 %, каротина 6,2 мг/100 г. Рекомендуется для товарного производства, приусадебного и дачного использования.

В подтверждение Закона гомологических рядов в наследственной изменчивости выделена кустовая форма мускатной тыквы (кустовая линия) – КЛ 745, растения которой имеют предельно компактный куст габитусом 0,8 – 1 м. Она формирует порционные плоды массой 1,2–2,0 кг, с высоким содержанием сухих веществ и каротина.

Всестороннее изучение разнообразия ботанических видов тыквы, использование их в гибридизации позволяет расширить потенциал культуры и получить новые формы для практической селекции.

В селекции тыквы следует обращать внимание и на плетистые сорта с высокой продуктивностью растений, хорошим качеством плодов, устойчивостью к болезням. На юге России особое внимание уделяют мускатной тыкве, сорта которой характерны высоким содержанием каротина. На станции выведен сорт тыквы мускатной Янтарная, районированный с 2012 года. Получен из селекционной линии L 680. Среднепоздний, период всходы–созревание 120 – 125 дней. Плоды массой 8,9 – 11,2 кг, округлые, слабосегментированные, оранжево-коричневой окраски. Мякоть густо-оранжевая с красноватым оттенком, средней плотности, хрустящая, сочная. Семенное гнездо среднее, плаценты рыхлые. Содержание сухого вещества 8,0 – 9,5 %, общего сахара 5,0 – 6,0 %, каротина 21,0 – 24,0 мг/100 г. Урожайность 49,3 – 58,5 т/га. Устойчив к мучнистой росе, вирусным и бактериальным болезням. Засухоустойчив.

В исследованиях важное внимание уделяют овощным тыквам (кабачки, патиссоны, крукнеки), плоды которых используют в биологически незрелом состоянии (в фазе зеленца). При их изучении выделен целый ряд источников, растения которых имеют предельно компактный куст, вертикальное и полувертикальное расположение листьев, преимущественно женский тип цветения, мягкое и полумягкое опушение стебля и листьев.

Среди образцов белоплодного сортотипа кабачка по скороспелости (39 – 45 дней), продуктивности, устойчивости к мучнистой росе выделены: Альфа (к-1561), Sudan (к-1652), Albina (к-1503), Белоплодные (к-4078), Ролик (к-4687), Nadira (к-4595), образец (к-4049), Якорь (к-4515), Arabselection (к-4167).

При изучении зеленоплодного сортотипа кабачка-цуккини по продуктивности выделены: Nostrani Bolognesi (к-3534), Marba (к-4755), Parmanta (к-1495), Цукеша (к-1498), образец (к-3270), Hybrid Zucskini (к-4919), Emperor (вр. к-1335), Black Jack (к-1577), Куанд (к-4170). Наиболее скороспелыми среди них (38 – 40 дней) оказались Nostrani Bolognesi и Marba.

Среди желтоплодных форм по продуктивности выделились: Желтоплодный, Золотой (к-4557), Кремовый, образец (вр. к-1742). Последние два образца наиболее скороспелые (39 – 40 дней). По мнению Г. И. Тараканова (1986), желтоплодные и желто-зеленые овощи имеют больше каротина, что очень важно в питании человека. Употребление их препятствует развитию сердечно-сосудистых и онкологических заболеваний.

С использованием выделенных образцов в гибридизации созданы самоопыленные линии-доноры (L-18, L-7, L-24, L-69 и др.) для различных направлений селекции.

На основе селекционной линии L-24 выведен раннеспелый сорт Буратино с периодом от всходов до первого сбора плодов 38 – 42 дня. Растения компактно-кустовые, габитусом 45 – 50 см. Имеют преимущественно женский тип цветения, светло-желтой (кремовой) окраски, плоды массой 0,6 – 0,8 кг и ярко-выраженные гофрированные листья, которые придают сорту декоративные свойства.

На основе линии L-7 создан сорт Негритенок. Раннеспелый. Растения компактно-кустовые, малооблиственные, преимущественно женского типа цветения. Плоды удлиненно-цилиндрические черно-зеленые, массой 0,7 – 0,9 кг. Оба сорта с 2007 г. районированы в Северо-Кавказском и Дальневосточном регионах.

Сорт кабачка Герман передан в госсортоиспытание в 2011 г. Выведен на основе селекционной линии L-738. Назван в честь светлой памяти выдающегося ученого-овощевода академика Германа Ивановича Тараканова. С его именем связано широкое внедрение новых жизненных форм, отличающихся оригинальными селекционно-ценными признаками. Сорт Герман относится к желтоплодному сортотипу. Раннеспелый (период от всходов до первого сбора плодов 38 – 40 дней). Урожайность 41,2 – 47,5 т/га. Имеет хорошую отдачу ранней

продукции. Растения компактно-кустовые, со среднерассеченным листом. Образует ярко-оранжевые удлинённо-цилиндрические плоды массой 0,5 – 0,8 кг с нежной консистенцией мякоти. Содержит 6,4 % сухих веществ, 5,2 % общего сахара, повышенное содержание каротина. Адаптивен к засушливым условиям.

Продолжаются исследования по отбору в гибридных комбинациях перспективных форм кабачка, представляющих интерес как в сортовой, так и гетерозисной селекции. У гибрида F₅ Alfa × Буратино выделена компактно-кустовая форма с генетическим маркером зеленовато-желтая пятнистость листьев. Этот признак проявляется на ранней фазе развития растений, начиная с первого настоящего листа. Формирует удлинённо-цилиндрические кремово-желтые плоды.

У гибрида F₄ – F₅ Буратино × Golden Dagon выделена компактно-кустовая форма с сильнорассеченным листом ажурного типа и зеленовато-желтой пятнистостью, начиная с третьего листа. Формирует ярко-оранжевые плоды. Обладает повышенной жаростойкостью.

Гибрид F₅ Hybrid Hong Kong × Bulam House обладает укороченным главным стеблем, придающим растениям характер приземистости. Листья сильнорассеченные (ажурные), темно-зеленые, с ярко-выраженной серебристой пятнистостью. Плоды удлинённо-цилиндрические, темно-зеленые с густой сеткой, хорошего товарного вида.

Гибрид F₅ Parmanta × Белоплодный ультраскороспелый. Растения компактно-кустовые, открытого типа, с очень ранним цветением и большим насыщением женских цветков (преимущественно женский тип). Листья слаборассеченные, с ярко выраженной серебристостью и мягким опушением. Плоды цилиндрические, светло-зеленые, близкие к салатной окраске.

На вышеперечисленных гибридах заложены самоопыленные линии с целью идентификации и размножения полученного материала.

Идеи Н. И. Вавилова, изложенные в его фундаментальной работе «Ботанико-географические основы селекции», служат ориентиром в исследованиях коллекционных образцов и имеют, на примере тыквы, не только теоретическое, но и большое практическое значение в селекции.

Список литературы

- Букасов С. М. Возделываемые растения Мексики, Гватемалы и Колумбии. Гл. 19, Тыквенные // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1930. Т. 23. В. 3. С. 301-310.
- Вавилов Н. И. Бахчевые культуры // Избр. труды. М.–Л., 1960а. Т. 2. С.292-329.
- Вавилов Н. И. Центры происхождения культурных растений. // Избр. труды. 1965а. Т. 5. С. 9-107.
- Вавилов Н. И. Мировые центры сортовых богатств (генов) культурных растений // Избр. труды. 1965б. Т.5. С.108-119.
- Житенева Н. Е. Обзор основной литературы по систематике тыкв // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1929-1930. Т. 23. В. 3. С. 343-355.
- Житенева Н. Е. Мировой сортимент культурных тыкв // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1929-1930. Т. 23. В. 3. С. 157-207.
- Жуковский П. М. Современное состояние проблемы происхождения культурных растений // Бот. журн. 1957. Т. 43. № 11.
- Жуковский П. М. Культурные растения и их сородичи. Л., 1971. 792 с.
- Пангало К. И. Селекция бахчевых культур // В кн.: Теоретические основы селекции. 1937. Т. 3. С. 135-194.
- Пангало К. И. Новый вид культурной тыквы // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1930. Т. XXIII. В. 3.
- Тараканов Г. И. Селекция овощных культур на повышение продуктивности // Биология. Селекция продуктивных сортов. 1986. № 12. С. 43-62.
- Филов А. И. Тыква. Бахчеводство. М., 1959. С. 116-155.
- Фурса Т.Б., Филов А. И. Культурная флора СССР. Тыквенные (арбуз, тыква). М.: Колос, 1982. Т. XXI. 279 с.

Whitaker T. W. The origin of the cultivated cucurbita // *Amer. Naturalist*. 1956. V. XC. № 852. p. 171–176.
Whitaker T. W., Cutter H. C. Cucurbits and in the Americas // *Econ. Bot.* 1965. V. 19. № 4.

ЦВЕТНАЯ КАПУСТА: ПОВЕДЕНИЕ ПОЗДНЕСПЕЛЫХ СОРТОВ ПРИ РАЗЛИЧНЫХ СРОКАХ ПОСЕВА В УСЛОВИЯХ ДЕРБЕНТСКОГО РАЙОНА

Е. Г. Гаджимустапаева

Дагестанская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского
института растениеводства имени Н. И. Вавилова Россельхозакадемии,
г. Дербент, Россия, e-mail: vir-evg-gajimus@yandex.ru

Резюме

Определяли оптимальный срок посева для самых позднеспелых сортов цветной капусты в условиях южно-плоскостного Дагестана. Материалом для исследований служили 10 коллекционных образцов. Посев проводили через каждые 15 дней, начиная с марта по октябрь. Установили, что оптимальный срок посева – третья декада июля и первая декада августа.

Ключевые слова: цветная капуста, позднеспелость, морозоустойчивость, сроки посева, вегетация, проросшие головки, ослепление растений.

CAULIFLOWER: THE BEHAVIOR OF THE LATE RIPENING VARIETIES UNDER DIFFERENT SOWING DATES IN CONDITIONS OF DERBENT DISTRICT

E. G. Gadjimustapaeva

Dagestan Experiment Station of the N.I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
Derbent, Russia, e-mail: vir-evg-gajimus@yandex.ru

Summary

Determine the optimal sowing date for the late-ripening varieties of cauliflower in the conditions of the southern plain of Dagestan. Material for research served 10 collection, which sown every 15 days, starting from March to October. Found that the optimal period for sowing is the third decade of July and the first decade of August.

Key words: cauliflower, late maturity, resistance to frost, sowing date, the vegetation, the sprouted heads, blinding of plants.

Введение

Капуста цветная (*Brassica oleracea* L. convar. *botrytis* (L) Alef. var. *botrytis*) – овощное растение большой питательной ценности и высоких вкусовых качеств. Выращивается повсеместно от Заполярья до юга России (Казакова, Комарова, 1973). В Дагестане эта культура не традиционна, и, с нашей точки зрения, необходимо ее активное внедрение в этом регионе. Тем более, что климатические условия южно-плоскостной зоны Дагестана позволяют возделывать капусту цветную как в летне-осенний, так и в осенне-зимне-весенний периоды. Интерес, с хозяйственной точки зрения, представляет выращивание капусты цветной в осенне-зимний период, так как дополнительная продукция поступает в то время, когда очень мало других свежих овощей (Гаджимустапаева, 2010). Нежные мясистые головки цветной капусты вследствие высокого содержания белка, аскорбиновой кислоты, витаминов группы В и присутствия антоцианов и флавоноидов являются ценным продуктом питания.

Материалы и методы

Выбор наиболее благоприятных сроков посева для сортов различной спелости при возделывании их в разные периоды является весьма важным моментом. Необходимость дан-

ной работы обусловлена тем, что в последние годы температура воздуха повышается с каждым годом и доходит до 44°C (кратковременно). Растения позднеспелых образцов (*Vilna*, *Vision*, *Inca*, *Pronto*, *Midsummer*, *Gigante marzotica* Mammouth, *New April Glory* и др.) не успевают перейти в следующую стадию развития, вследствие чего головка не цветет, деформируется и образует розоволиственность.

Эксперименты проводили на Дагестанской опытной станции ВИР (ДОС ВИР, г. Дербент) в 2008–2011 гг. Ранее подобная работа была выполнена в 1963–1966 гг. под руководством А. Я. Никитиной (Никитина, 1970). Прежние сорта, которые изучались ею, были ранними. В 1980 гг. стали появляться сорта с более поздним сроком подхода урожая, их необходимо было оценить. Это и явилось нашей задачей. В настоящей статье приведены данные по группе позднеспелых образцов, относящихся к подвиду абортива (*subsp. abortive* Litzg.) (табл. 1). Посев проводили через каждые 15 дней (1 и 16 числа месяца), начиная с первого марта по октябрь. Рассадку выращивали на грядках в открытом грунте, а в марте – под пленкой. Высаживали в поле по 30 растений каждого образца. В марте возраст рассады составлял 45–50 дней, в остальные сроки – 40–45. Площадь питания одного растения составляет 70×50 см, или 0,35 м². Закладку научных опытов и полевые наблюдения проводили в соответствии с Методическими указаниями ВИР (Боос и др., 1988).

Таблица 1. Сорта капусты цветной, изучавшиеся в опытах по срокам посева (Дербент, 2008–2011 гг.)

| № по каталогу ВИР | Образец | Происхождение | Группа сорто-типа | Группа спелости |
|-------------------|----------------------------|---------------|-------------------|--------------------|
| 1007 | Адлерская зимняя 679 | Россия | Зимний мамонт | позднеспелый |
| 959 | Sotro Kely | Мадагаскар | Зимний мамонт | » |
| 960 | Vilna | США | Поздняя белая | » |
| 961 | Vision | США | Поздняя белая | » |
| 962 | Mammouth | Италия | Зимний мамонт | » |
| 969 | Pronto | Нидерланды | Поздняя белая | » |
| 942 | Inca | Нидерланды | Поздняя белая | самый позднеспелый |
| 1009 | Gigante marzotica Mammouth | Италия | Зимний мамонт | » |
| 1023 | Midsummer | Англия | Поздняя белая | » |
| 1039 | New April Glory | Англия | Поздняя белая | » |

Результаты и обсуждение

Агротехнические приемы по уходу за растениями в фазе рассады и за высаженными в поле растениями заключались в регулировании водного режима, прополке с рыхлением и подкормке минеральными удобрениями. Головка капусты цветной в начале формирования прикрыта листьями. Однако по мере развития головки становятся открытыми, а под действием прямых солнечных лучей у них ускоряется расхождение побегов и теряется белоснежная окраска. Поэтому головку притеняли, надламывая 2–3 средних листа.

Капусту цветную убирали выборочно, по мере подхода, срезая головки вместе с 2–3 листьями. Товарные головки капусты цветной должны быть плотными, белыми или светлокремовыми, без проросших внутренних листочков, с 2–3 рядами кроющих листьев. Из опытов исключили 3 первых срока посева (март–апрель), так как растения начали жировать, образуя огромное количество листьев и характерный для того времени сизый восковой налет на листьях (июнь–июль).

В период фенологических наблюдений отмечали даты наступления хозяйственной годности головок у 10, 25, 50, 75 и 100% растений. Во время уборки головки анализировали по хозяйственно-ценным признакам.

Полученные результаты показывают, что в различные годы в зависимости от срока посева исследуемые образцы вели себя по-разному. Длительность периода вегетации сорта находится в прямой зависимости от срока посева. Время наступления фаз роста и развития меняется в зависимости от срока посева, а также и погодных условий года. В большинстве случаев позднеспелые сорта в осенне-зимний период дают урожай головок весной, но при умеренно теплой половине зимы часть урожая головок поступает в III декаде марта, у более позднеспелых растений головки формируются в апреле–мае.

В результате необычно прохладного декабря 2008 г. большинство среднеспелых образцов почти полностью вымерзло. Пострадали от морозов не только головки, которые формировались именно в этот период, но даже листья и стебли (кочерыга) растений. Сохранились только единичные растения от посева 1 и 15 августа и более поздних сроков, при этом в последующих случаях они были слаборазвитыми. Мелкие головки формировали лишь растения августовских сроков посева. Исключение представляли наиболее позднеспелые сорта: Pronto, New April Glory и Gigante marzotica Mammouth, у которых растения не вымерзли.

Зима 2009–2010 г. наиболее благоприятствовала для вегетации капусты цветной. Отрицательные температуры, наблюдавшиеся с декабря и периодически повторявшиеся в феврале, при недостатке влаги в осенне-зимне-весенний период задерживали нормальный рост растений. У более скороспелых сортов позднеспелой группы Vision и SotroKely посева 18 апреля – 3 мая часть головок появилась в ноябре – декабре, когда заморозки были несильными. Формирование остальной части головок у вышеуказанных сортов, а также первых головок у всех наиболее позднеспелых образцов совпало с периодом сильных морозов, в результате чего головки вымерзли, при этом частично пострадали листья и стебли растений. Сохранившиеся после заморозков позднеспелые растения дали головки в III декаде марта – апреле, но в основном они были нестандартными, с очень грубой консистенцией, сильно проросшими зелеными листочками под воздействием низкой температуры в период их образования. Особенно сильно пострадал сорт Адлерская зимняя 679, который дал головки плохого качества, слегка ворсистые, проросшие листочками. Очевидно, в отличие от всех других этот сорт сильно реагирует на изменение температурного режима (Гаджимустапаева, 2011). Небольшие отклонения от оптимальных температурных условий приводят к появлению у растений этого сорта различных уродств. На посевах 25 августа у 25% растений, а 10 сентября у 50% растений наблюдали отсутствие верхушечной точки роста (ослепление растений), что часто отмечается при резком изменении температуры. Отмечено также, что при этих сроках посева у сорта Адлерская зимняя 679 наблюдается ветвление растения (видимо, деформируется точка роста).

Самые позднеспелые сорта New April Glory, Inca и Gigante marzotica Mammouth при посеве до середины июля формируют головки в весенний период, причем нужно отметить их невысокое качество из-за более грубой консистенции побегов или же прорастания зелеными листочками. Однако при посеве 25 июля и 10 августа на растениях образуются головки высокого качества.

Зима 2009–2010 г., за исключением декабря (с 12 по 19) и февраля, когда обычно наблюдаются сильные морозы, оказалась вполне благоприятной для произрастания сортов различных групп спелости, так как температура была выше среднегодовой. Поведение сортов в 2009–2010 г. довольно сильно отличалось от 2008–2009 гг. Основная масса головок у более скороспелых сортов Sotro Kely и Vision в 2008–2009 гг. при первых сроках посева вымерзла. В 2009–2010 г. при отсутствии морозов до первой декады февраля у названных сортов формирование головок с ноября по февраль шло непрерывно (табл. 2).

Таблица 2. Наступление хозяйственной годности головок у позднеспелых сортов цветной капусты

| № по каталогу ВИР | Сорт | Дата посева | Дата наступления хозяйственной годности | | | | | Число дней от всходов до наступления хозяйственной годности головок | | | | |
|-------------------|----------------------|-------------|---|-------|-------|-------|-------|---|-----|-----|-----|------|
| | | | 10% | 25% | 50% | 75% | 100% | 10% | 25% | 50% | 75% | 100% |
| 1007 | Адлерская зимняя 679 | 18,04 | 13,01 | 20,01 | 29,01 | 15,02 | 06,03 | 270 | 277 | 286 | 303 | 323 |
| » | » | 03,05 | 15,01 | 01,02 | 12,02 | 21,02 | 11,03 | 257 | 273 | 284 | 293 | 312 |
| » | » | 19,05 | 08,02 | 17,02 | 25,02 | 03,03 | 14,03 | 265 | 274 | 282 | 289 | 300 |
| » | » | 03,06 | 10,02 | 18,02 | 27,02 | 06,03 | 16,03 | 252 | 260 | 269 | 277 | 287 |
| » | » | 20,06 | 13,02 | 20,02 | 27,02 | 08,03 | 18,03 | 238 | 245 | 252 | 262 | 272 |
| » | » | 25,07 | 17,03 | 28,03 | 10,04 | 12,04 | 18,04 | 236 | 247 | 260 | 262 | 268 |
| » | » | 09,08 | 25,03 | 10,04 | 15,04 | 20,04 | 26,04 | 209 | 219 | 226 | 232 | 241 |
| » | » | 25,08 | 25,03 | 12,04 | 16,04 | – | – | 213 | 231 | 235 | – | – |
| » | » | 10,09 | 12,04 | 19,04 | – | – | – | 214 | 221 | – | – | – |
| » | » | 26,09 | 20,04 | – | – | – | – | 205 | – | – | – | – |
| 961 | Vision | 18,04 | 20,11 | 30,11 | 10,12 | 23,12 | 06,01 | 216 | 226 | 236 | 249 | 261 |
| » | » | 03,05 | 26,11 | 04,12 | 13,12 | 27,12 | 16,01 | 207 | 215 | 224 | 238 | 258 |
| » | » | 19,05 | 01,12 | 11,12 | 19,12 | 27,12 | 16,01 | 196 | 206 | 216 | 224 | 244 |
| » | » | 03,06 | 27,12 | 29,01 | 27,02 | 25,03 | 20,04 | 207 | 240 | 269 | 296 | 322 |
| » | » | 20,06 | 06,01 | 31,01 | 25,02 | 31,03 | 27,04 | 210 | 235 | 260 | 295 | 322 |
| » | » | 25,07 | 15,04 | 18,04 | 23,04 | 30,04 | 06,05 | 265 | 268 | 273 | 280 | 286 |
| » | » | 09,08 | 18,04 | 23,04 | 27,04 | 02,05 | 06,05 | 254 | 259 | 263 | 268 | 272 |
| » | » | 25,08 | 27,04 | 05,05 | 15,05 | – | – | 245 | 253 | 263 | – | – |
| » | » | 10,09 | 17,05 | 27,05 | – | – | – | 250 | 260 | – | – | – |
| » | » | 26,09 | 07,06 | – | – | – | – | 255 | – | – | – | – |
| 1039 | New April Glory | 18,04 | 21,03 | 24,03 | 01,04 | 10,04 | 16,05 | 337 | 340 | 347 | 356 | 392 |
| » | » | 03,05 | 24,03 | 31,03 | 05,04 | 12,04 | 16,05 | 325 | 332 | 337 | 344 | 378 |
| » | » | 19,05 | 01,04 | 05,04 | 09,04 | 15,04 | 20,05 | 318 | 322 | 326 | 332 | 367 |

| № по каталогу ВИР | Сорт | Дата посева | Дата наступления хозяйственной годности | | | | | Число дней от всходов до наступления хозяйственной годности | | | | |
|-------------------|---------------------------|-------------|---|-------|-------|-------|-------|---|-----|-----|-----|------|
| | | | ГОЛОВОК | | | | | 10% | 25% | 50% | 75% | 100% |
| | | | 10% | 25% | 50% | 75% | 100% | 10% | 25% | 50% | 75% | 100% |
| 1039 | New April Glory | 03,06 | 05,04 | 12,04 | 17,04 | 27,04 | 13,05 | 307 | 313 | 319 | 329 | 346 |
| » | » | 20,06 | 07,04 | 11,04 | 19,04 | 28,04 | 15,05 | 291 | 295 | 303 | 312 | 329 |
| » | » | 25,07 | 15,04 | 19,04 | 23,04 | 26,04 | 30,04 | 258 | 262 | 266 | 269 | 273 |
| » | » | 09,08 | 20,04 | 24,04 | 28,04 | 02,05 | 05,05 | 255 | 259 | 263 | 267 | 270 |
| » | » | 25,08 | 02,05 | 10,05 | 25,05 | 30,05 | 07,06 | 251 | 258 | 274 | 279 | 286 |
| » | » | 10,09 | 23,05 | 07,06 | – | – | – | 256 | 271 | – | – | – |
| » | » | 26,09 | 03,06 | – | – | – | – | 251 | – | – | – | – |
| 1009 | Gigante marzotico Mammoth | 18,04 | 23,01 | 06,02 | 25,02 | 13,03 | 21,03 | 280 | 294 | 313 | 330 | 338 |
| » | » | 03,05 | 29,01 | 21,02 | 03,03 | 16,03 | 25,03 | 271 | 294 | 305 | 318 | 327 |
| » | » | 19,05 | 07,02 | 19,02 | 01,03 | 20,03 | 23,03 | 264 | 276 | 287 | 306 | 309 |
| » | » | 03,06 | 20,02 | 01,03 | 15,03 | 21,03 | 25,03 | 262 | 272 | 286 | 292 | 296 |
| » | » | 20,06 | 24,02 | 03,03 | 17,03 | 23,03 | 27,03 | 249 | 257 | 271 | 277 | 281 |
| » | » | 25,07 | 23,03 | 28,03 | 05,04 | 08,04 | 11,04 | 242 | 247 | 255 | 258 | 261 |
| » | » | 09,08 | 24,03 | 01,04 | 04,04 | 09,04 | 12,04 | 228 | 236 | 239 | 244 | 247 |
| » | » | 25,08 | 17,04 | 13,05 | – | – | – | 236 | 262 | – | – | – |
| » | » | 10,09 | 20,05 | 03,06 | – | – | – | 253 | 267 | – | – | – |
| » | » | 26,09 | 25,05 | – | – | – | – | 243 | – | – | – | – |
| 959 | Sotro Kely | 18,04 | 26,01 | 21,02 | 10,03 | 24,03 | 09,04 | 273 | 299 | 317 | 331 | 347 |
| » | » | 03,05 | 22,01 | 19,02 | 17,03 | 25,03 | 13,04 | 264 | 292 | 319 | 327 | 346 |
| » | » | 19,05 | 28,01 | 25,02 | 18,03 | 25,03 | 18,04 | 254 | 282 | 304 | 311 | 335 |
| » | » | 03,06 | 06,02 | 27,02 | 25,03 | 07,04 | 23,04 | 248 | 269 | 296 | 309 | 325 |
| » | » | 20,06 | 25,02 | 09,03 | 27,03 | 13,04 | 03,05 | 250 | 263 | 281 | 298 | 318 |
| » | » | 25,07 | 15,03 | 24,03 | 31,03 | 05,04 | 11,04 | 234 | 243 | 250 | 255 | 261 |

Окончание таблицы 2

| № по каталогу ВИР | Сорт | Дата посева | Дата наступления хозяйственной годности | | | | | Число дней от всходов до наступления хозяйственной годности головок | | | | |
|-------------------|------------|-------------|---|-------|-------|-------|-------|---|-----|-----|-----|------|
| | | | 10% | 25% | 50% | 75% | 100% | 10% | 25% | 50% | 75% | 100% |
| 959 | Sotro Kely | 09,08 | 18,03 | 26,03 | 30,03 | 07,04 | 11,04 | 222 | 230 | 234 | 242 | 246 |
| » | » | 25,08 | 29,03 | 15,04 | 21,04 | 27,04 | – | 217 | 234 | 240 | 246 | – |
| » | » | 10,09 | 13,04 | 27,04 | – | – | – | 216 | 230 | – | – | – |
| » | » | 26,09 | 05,05 | – | – | – | – | 222 | – | – | – | – |
| 942 | Inca | 18,04 | 22,02 | 05,03 | 21,03 | 24,04 | 25,05 | 310 | 322 | 338 | 372 | 403 |
| » | » | 03,05 | 06,03 | 18,03 | 15,04 | 03,05 | 26,05 | 306 | 319 | 346 | 365 | 388 |
| » | » | 19,05 | 10,03 | 21,03 | 19,04 | 11,05 | 26,05 | 296 | 307 | 336 | 358 | 372 |
| » | » | 03,06 | 14,03 | 29,03 | 21,04 | 15,05 | 28,05 | 285 | 300 | 323 | 345 | 358 |
| » | » | 20,06 | 19,03 | 13,04 | 28,04 | 12,05 | 28,05 | 273 | 298 | 312 | 326 | 342 |
| » | » | 25,07 | 02,04 | 08,04 | 13,04 | 19,04 | 25,04 | 252 | 258 | 263 | 269 | 275 |
| » | » | 09,08 | 14,04 | 21,04 | 30,04 | 10,05 | 14,05 | 249 | 256 | 265 | 274 | 278 |
| » | » | 25,08 | 23,04 | 10,05 | – | – | – | 242 | 259 | – | – | – |
| » | » | 10,09 | 07,05 | 26,05 | – | – | – | 240 | 259 | – | – | – |
| » | » | 26,09 | 31,05 | 06,06 | – | – | – | 249 | 255 | – | – | – |

У самых позднеспелых сортов Адлерская зимняя 679, Gigante marzotica Mammouth, Midsummer и New April Glory при посевах первых сроков в 2009–2010 г. головки формировались в марте, товарность упомянутых образцов, как и более скороспелых, была несколько ниже, чем в конце июля – августе, т. е. при оптимальных сроках посева. Лишь посев в III декаде июля – августе обеспечивал более скороспелым и типично позднеспелым сортам образование головок наиболее высоких товарных качеств (4 балла).

Экспериментальные данные, полученные в благоприятный 2009–2010 г., как и в предыдущие годы, показали, что для самых позднеспелых сортов оптимален срок посева, в отличие от остальных сортов, с 20 июля по 10 августа. Так, при посеве с 18 апреля по 20 июня сорт New April Glory в период с 24 марта по 16 мая сформировал 100% урожай. А при посеве 18 апреля и в мае головки формировались в марте, товарность головок упомянутых образцов, как и более скороспелых, была несколько ниже, чем в конце июля – августе, т. е. при оптимальных сроках посева. Лишь посев в III декаде июля – I декаде августа обеспечивал более скороспелым и типично позднеспелым сортам образование головок наиболее высоких товарных качеств (4 балла).

Экспериментальные данные, полученные в благоприятный 2009–2010 г., как и в предыдущие годы, показали, что для самых позднеспелых сортов оптимален срок посева с 20 июля по 10 августа. Так, при посеве с 18 апреля по 20 июня сорт New April Glory в период с 24 марта по 16 мая сформировал 100% урожай, а в августовских посевах головки формируются в апреле, причем наиболее поздно образовавшиеся головки характеризуются рыхлостью и ворсистой поверхностью. Поведение растений сорта Inca при различных сроках посева сходно с сортом New April Glory, но, в отличие от последнего, для него характерна растянутость периода формирования головок (30 – 86 дней), тогда как у New April Glory этот период составляет 17 – 39 дней.

Погодные условия зимы 2010–2011 г. были исключительно неблагоприятны из-за очень продолжительного непрерывного морозного периода. В отличие от зимнего периода 2008–2009 г., который также по температурным условиям являлся суровым, начало зимы 2010–2011 г. было более теплым, но в течение всего февраля отмечалась температура от -7°C до -9°C . Температура начала стабилизироваться лишь в марте.

При первых сроках посева (18.04 – 20.06) в декабре–январе у более скороспелых сортов почти все растения, а у позднеспелых – единичные, или 25%, дали высококачественные головки. В дальнейшем, в результате суровых условий февраля, растения всех сортов, за исключением New April Glory и Pronto от первых сроков посева, вымерзли. Часть растений, сохранившихся от наиболее благоприятных сроков посева (июль – август), дала головки с низкими товарными качествами. Причиной плохого товарного качества головок являлась низкая температура, как это отмечалось и в зимний период 2008–2009 г. При поздних (10–26 сентября) сроках посева у всех изучавшихся сортов в конце мая–июне единичные головки характеризовались очень низкими товарными качествами. Поверхность головок проросла крупными зелеными листьями (розоволистость), на растениях отмечался сильный восковой налет. Растения этих сроков посева пошли под зиму со слаборазвитой ассимиляционной поверхностью листьев и, вследствие этого, с недостаточным запасом питательных веществ, что не обеспечивало нормальный процесс яровизации растений. Большая ассимиляционная поверхность листьев в основном сформировалась из-за высокой температуры в этот период.

Следует отметить, что в зависимости от срока посева меняются и товарные качества продукции. При сроках посева, когда формирование головок происходит при отрицательных или высоких температурах (свыше 20°C), головки имеют низкие товарные качества. Вегетативное израстание мелкими листочками и огрубение побегов происходит под влиянием как низкой, так и высокой температуры. Необходимо отметить, что высокая температура, кроме того, вызывает появление ворсистых головок и их быстрый распад. Можно было наблюдать, что часть головки слегка ворсистая, а другая часть плотная или же посередине ворсистая, а по краю – плотная.

Отмечена прямая зависимость скороспелости сорта от срока посева, на этот факт указывала в своих работах А. Я. Никитина. Сорта New April Glory и Inca при посеве с 18 апреля по 20 июня оказались самым позднеспелым, а при посеве в августе – наиболее скороспелыми

из всех сортов, изучавшихся в опыте. При оптимальных сроках посева различия по скороспелости между сортами сглаживаются.

По данным А. Я. Никитиной (1970) также отмечено сходное поведение позднеспелых сортов со скороспелыми и среднеспелыми сортами северо-европейской и западноевропейской групп капусты цветной при различных сроках посева.

По-разному влияют сроки посева и на перезимовку растений одного и того же сорта. Так, чем больше возраст растений, тем сильнее они повреждаются низкими температурами. Например, зимой 2010–2011 г. при температуре -7°C ... -9°C в течение февраля растения посевов в период май–июль погибли от мороза, а посеянные в августе и позднее сохранились. Несомненно, имеют значение и сортовые различия.

Среди изучавшихся образцов наиболее морозостойкие: New April Glory, Pronto и Gigante marzotica Mammouth. Следует отметить, что в течение трех лет исследований выпадения растений у вышеуказанных сортов не отмечены.

Заключение

Таким образом, наши исследования, проведенные в 2008 – 2011 гг., выявили оптимальные сроки посева для получения товарных головок капусты цветной, а также сроки созревания семян для ведения семеноводства этой культуры. В осенне-зимней культуре для позднеспелых сортов капусты цветной наиболее благоприятен срок посева с 1 по 10 августа, а для более позднеспелых – с 20 июля по 10 августа.

Список литературы

- Гаджимустапаева Е. Г. Урожайность и качество урожая капусты цветной в зависимости от сроков посева и посадки в условиях Южного Дагестана // Научно-практический журнал. Проблемы развития АПК региона. № 4. 2010. С. 24-28.
- Гаджимустапаева Е. Г. Скороспелость озимой капусты цветной (*Brassica cauliflora* L.) в условиях Южного Дагестана // Научно-практический журнал. Проблемы развития АПК региона. № 2(6). 2011. С. 7-10.
- Казакова А. А., Комарова Р. А. Ранние овощи в открытом грунте. Л.: Колос, 1973. 56 с.
- Методические указания по изучению и поддержанию мировой коллекции капусты / Сост.: Г. В. Боос, Т. И. Джохадзе, А. М. Артемьева и др. Л.: ВИР, 1988. 117 с.
- Никитина А. Я. Поведение позднеспелых сортов цветной капусты при различных сроках посева в условиях Южного плоскостного Дагестана // Бюл. ВИР. 1970. Вып. 17.

УДК 635.976.861

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ ДЕКОРАТИВНЫХ РАСТЕНИЙ КАК ИСТОЧНИК ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ

Н. А. Петренко, М. В. Васильева

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: n.petrenko@vir.nw.ru

Резюме

Коллекция декоративных растений создавалась с целью сохранения генофонда цветочных растений. Она включает более 1500 видовобразцов, форм, староместных и современных сортов травянистых декоративных растений открытого грунта, относящихся к 250 ботаническим видам из 52 семейств. После первичной оценки по морфолого-биологическим признакам и комплексного изучения выявляются образцы, обладающие определенными хозяйственно-ценными признаками. Они рекомендуются и передаются селекционерам как исходный материал для селекции.

Ключевые слова: декоративные травянистые растения, сохранение, комплексное изучение.

GENETIC RESOURCES OF ORNAMENTAL PLANTS AS A SOURCE OF USEFUL TRAITS FOR BREEDING PRACTICE

N. A. Petrenko & M. V. Vasilyeva

N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, RAAS,
St. Petersburg, Russia, e-mail:n.petrenko@vir.nw.ru

Summary

The collection of ornamental plants was established to ensure conservation of floristic genetic diversity. It contains over 1500 accessions of species, forms, landraces and modern varieties of outdoor ornamental herbaceous plants, representing 250 botanical species and 52 plant families. After initial evaluation of morphological and biological characters and complex analysis, accessions with certain economically useful traits are identified. They are recommended and offered to plant breeders to serve as source material for breeding.

Key words: ornamental herbaceous plants, conservation, complex analysis.

Мировую коллекцию культурных полезных растений, в том числе и декоративных, создавали и собирали по инициативе Н. И. Вавилова с целью сохранения мирового генофонда и дальнейшего использования его в селекции. В нее входят старинные и староместные сорта и отборы, современные сорта и также дикие родичи культурных растений. Коллекция декоративных растений института является уникальной и единственной в стране по количеству образцов травянистых растений, собранных практически на всех континентах мира. При этом неперемное условие – непрерывное продолжение поиска и привлечение мирового сортового разнообразия и мирового разнообразия по культурам, постоянное хранение собранных образцов в живом виде, независимо от времени их поступления.

Коллекцию декоративных растений начали создавать в 30-е годы прошлого столетия, затем сбор был продолжен уже после войны. За время с 1946 г. было собрано экспедициями и привлечено путем обмена и выписки из различных учреждений страны и из-за рубежа более 23 тыс. образцов декоративных растений. Изначально в коллекцию привлекались только травянистые растения открытого грунта, имеющие определенное народно-хозяйственное значение. После первичного изучения отбирали образцы, с ценными декоративными и хозяйственными признаками. Они и закреплялись в коллекции, составляя генофонд.

В настоящее время коллекция декоративных растений ВИР включает более 1500 образцов (сорта, формы, видообразцы) декоративных растений. Они принадлежат к 250 ботаническим видам 170 родов и относятся к 52 семействам. Вся коллекция условно разделена на три большие группы по способам хранения и размножения. Первую группу составляют летники. К ней отнесены как настоящие однолетние растения (однолетние астры, бархатцы, календула, василек, диморфотека и др.), так и незимующие, издавна размножаемые семенами многолетние растения (антирринум, вербены, гаура, лобелия и др.). Всего в коллекции закреплено более 400 образцов. Они сохраняются в виде семян и периодически пересеваются с целью сохранения всхожести. Хранят семена в специально оборудованном семенном хранилище при различных температурных режимах. Вторую и третью группы составляют растения многолетние корневищные (пионы, флоксы, гемерокаллисы, ирисы и др. – всего около 600 образцов) и многолетние луковичные (лилии, луки, крокусы и прочие мелколуковичные растения весеннего срока цветения, нарциссы – всего более 400 образцов). Они сберегаются в питомниках сохранения и с определенной периодичностью требуют пересадки. Весь генофонд сохраняется на Павловской опытной станции.

Во время первичного изучения поступающих в коллекцию образцов выявляется разнообразие морфологических и декоративных признаков, затем составляется подробная характеристика образцов по морфолого-биологическим признакам. Кроме первичного изучения по разработанной в институте методике, все образцы изучаются углубленно, чтобы вы-

явить определенные хозяйственноценные признаки. Важнейшие из них – устойчивость к болезням, устойчивость к неблагоприятным погодным условиям (холодостойкость, зимостойкость для многолетников, плотность текстуры венчиков цветков и их устойчивость к дождям и холодным росам, устойчивость окраски к выгоранию, прочность габитуса растений), а также способность к размножению. Для летников – это семенная продуктивность, для многолетников – активность вегетативного размножения. Конечным итогом такого комплексного изучения является составление Классификаторов для определения родов и Каталогов-справочников с описанием сортов. С конца 60-х годов прошлого столетия, когда начались эти работы, издано 13 Классификаторов, в том числе по родам Однолетняя астра, Нарцисс, Тюльпан, Пион, Флокс, Петуния, Бархатцы и др. Каталоги-справочники, их пока 18, включают описания более 1500 сортов, в том числе около 300 сортов однолетней астры, 200 – нарцисса, 100 – пиона, 150 – различных видов мелколуковичных растений, более 300 – гладиолуса, 80 – флокса и т. д.

В итоге комплексного изучения образцов нарцисса выделены устойчивые к болезням, зимостойкие и хорошо размножающиеся сорта (Жанна Д'Арк, Оля Раунд, Папильон Бланк, Тутанхамон и др.).

В коллекции травянистых пионов выделены сорта, характеризующиеся зимостойкостью, устойчивостью к болезням, обладающие прочными стеблями и компактной формой растений (Варенька, Парковый, Даун Пинк, Ду Телл, Мадам де Верневиль и др.).

В коллекции флокса метельчатого среди сортов, характеризующихся прочным габитусом, устойчивостью к болезням и неблагоприятным погодным условиям, выделены низкорослые сорта (Бордюрный Белый, Новинка, Видар, Герефорд, Эльфенкенигин и др.) и поздно зацветающий сорт Хохгезанг.

Продолжается сбор и впервые в нашей стране начато морфолого-биологическое изучение видового и сортового разнообразия многолетних видов обширного рода *Aster* L. Выделены низкорослые, компактные сорта внутри вида Астра кустарниковая (Appel Blossom, Blue Bouquet). Большинство изученных образцов характеризуются высокой полевой устойчивостью к мучнистой росе. Сорта и виды этого рода, цветущие осенью, включенные в ассортимент для озеленения, позволят продлить период цветения (Астра ново-английская сорта: Rosa Siegel, Herbstschnee, Астра кустарниковая сорта: Ladyin Blue, Alice Haslam, Mary Ballard).

Выделенные в результате изучения сорта и формы декоративных растений, обладающие определенными ценными признаками, передаются селекционерам в качестве исходного материала для селекции, а также различным научным учреждениям, в том числе и ботаническим садам, для внедрения непосредственно в промышленное озеленение и цветоводство в различных регионах страны и ближнего зарубежья.

На основе и с использованием выделенных и переданных сортов и рекомендаций создан современный отечественный сортимент однолетней астры (более 20 сортов), а также два сорта душистого горошка, многие сорта гладиолуса (по рекомендации Т. Г. Тамберг) и других растений. Нашими рекомендациями широко пользуются многочисленные специалисты и фирмы ландшафтного дизайна.

Коллекция постоянно пополняется новыми образцами, ведется поиск видов и сортов для перспективных направлений селекции и использования, в том числе выделение видов и сортов в коллекции многолетних растений, способных при семенном размножении активно цвести в первый год выращивания, так называемых экспресс-многолетников. Они найдены у нивяника крупноцветкового, дельфиниума крупноцветкового, виолы рогатой, агастахе и некоторых других видов. Направление это перспективно и уже востребовано специалистами ландшафтного дизайна.

СОДЕРЖАНИЕ

Обзоры, проблемы, итоги

| | |
|---|----|
| Анисимова И. Н., Гаврилова В. А. Структурно-функциональное разнообразие генов, сурпрессирующих фенотип цитоплазматической мужской стерильности у растений..... | 3 |
| Ригин Б. В. Реакция на яровизацию растений пшеницы (<i>Triticum aestivum</i> L.) с яровым типом развития: фенологический и генетический аспекты..... | 17 |
| Ленивцева М. С. Устойчивость косточковых культур к коккомикозу..... | 34 |
| Гончарова Э. А. Донорно-акцепторная система растений как функционально-доминирующий критерий продуктивности и стресс-устойчивости..... | 46 |
| Гончарова Э. А., Ситников М. Н., Чесноков Ю. В. Физиолого-генетические аспекты изучения водного статуса растений в ВИРе..... | 60 |
| Сосков Ю. Д., Кочегина А. А. Индивидуальная изменчивость как одна из подсистем полиморфного вида у растений и ее свойства (на основе монографического изучения рода жузгун – <i>Calligonum</i> (L.)..... | 69 |

Методические аспекты изучения и сохранения генетических растительных ресурсов

| | |
|---|-----|
| Кошкин В. А. Методические подходы в диагностике фотопериодической чувствительности и скороспелости растений..... | 85 |
| Бурляева М. О. Новые подходы к поиску источников устойчивости к растрескиванию бобов у зерновых бобовых культур..... | 97 |
| Малышев Л. Л., Чапурин В. Ф. Оценка степени мобилизации генофонда клевера (<i>Trifolium</i> L.) на территории европейской части Российской Федерации..... | 109 |
| Данилова Н. С., Коробкова Т. С. Дикие родичи культурных растений во флоре природного парка «Ленские Столбы»..... | 114 |

Генетическое разнообразие культурных растений по селекционно значимым признакам

| | |
|---|-----|
| Зотеева Н. М. Изучение генетического разнообразия картофеля из коллекции вир по устойчивости к фитофторозу..... | 125 |
| Тырышкин Л. Г., Сюков В. В., Захаров В. Г., Зуев Е. В., Гашимов М. Э., Колесова М. А., Чикида Н. Н., Ершова М. А., Белоусова М. Х. Источники эффективной устойчивости мягкой пшеницы и ее родичей к грибным болезням – поиск, создание и использование в селекции..... | 134 |
| Косарева И. А. Изучение коллекций сельскохозяйственных культур и диких родичей по признакам устойчивости к токсическим элементам кислых почв..... | 148 |
| Яковлева О. В., Капешинский А. М. Генетические основы устойчивости к токсичным ионам алюминия у разных видов злаков..... | 159 |
| Царенко Н. А., Царенко В. П. Устойчивость видового разнообразия рода <i>Prunus</i> L. к факторам среды в условиях юга российского Дальнего Востока..... | 172 |
| Сидорова В. В., Матвеева Г. В., Керв Ю. А., Конарев А. В. Возможности использования зеиновых маркеров в повышении эффективности гетерозисной селекции кукурузы... .. | 177 |
| Губарева Н. К., Мартыненко Н. М., Зуев Е. В., Брыкова А. Н. Перспективы использования электрофореза белков зерна для контроля генетической целостности, уточнения паспортных данных и выявления дублетов в коллекции яровой мягкой пшеницы..... | 188 |
| Шеленга Т. В., Григорьев С. В., Илларионова К. В. Биохимическая характеристика семян и волокна образцов конопли (<i>Cannabis sativa</i> L.) из коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова.. | 193 |
| Шеленга Т. В., Стрельцина С. А., Сорокин А. А., Шаварда А. Л., Фирсов Г. А., Васильев Н. П., Волчанская А. В. Биохимическая характеристика плодов «красноплодной» калины (<i>Viburnum</i> L.)..... | 201 |
| Юшев А. А., Орлова С. Ю. Видовое разнообразие рода <i>Cerasus</i> Mill. генофонда ВИР..... | 206 |
| Булынец С. В., Гриднев Г. А., Сергеев Е. А., Гуркина М. В., Некрасов А. Ю. Селекционная ценность новых поступлений нута для основных регионов возделывания в Российской Федерации..... | 214 |

| | |
|---|-----|
| Барсукова О. Н. Коллекционное разнообразие и селекционное использование ягодных яблонь (<i>Sectio gymnomeles</i> Koehne)..... | 222 |
| Елацков Ю. А. Расширение генетического разнообразия коллекции арбуза для различных направлений селекции..... | 227 |
| Елацкова А. Г. Ботанико-географическое изучение коллекции тыквы и выявление источников селекционно-ценных признаков..... | 231 |
| Гаджимустапаева Е. Г. Цветная капуста: поведение позднеспелых сортов при различных сроках посева в условиях Дербентского района..... | 240 |
| Петренко Н. А., Васильева М. В. Генетические ресурсы декоративных растений как источник ценных признаков для селекции..... | 247 |

Краткие сообщения

| | |
|---|-----|
| Дук О. В., Косарева И. А, Малышев Л. Л. Использование линейной регрессии для оценки ал-толерантности в роде <i>Melilotus</i> Mill..... | 250 |
|---|-----|

CONTENT

Reviews, problems and results

| | |
|--|----|
| Anisimova I. N., Gavrilova V. A. Structural and functional diversity of the genes that suppress phenotype of cytoplasmic male sterility in plants..... | 3 |
| Rigin B. V. Response to vernalization of wheat (<i>Triticum aestivum</i> L.) with spring type of development: phenological and genetical aspects. | 17 |
| Lenivtseva M. S. Resistance of stone fruits to leaf spot. | 34 |
| Goncharova E. A. Donor-acceptor system of plants as functional-dominant criterion of productivity and stress resistance. | 46 |
| Goncharova E. A., Sitnikov M. N., Chesnokov Yu. V. Physiology and genetics aspects of plant water regime study at VIR. | 60 |
| Soskov Yu. D., Kochegina A. A. Individual variability as one of subsystem of polymorphic plant species and its properties (monographic study of the genus <i>Calligonum</i> (L.) for example). .. | 69 |

Methodological aspects of plant genetic resources research and conservation

| | |
|---|-----|
| Koshkin V. A. Methodical approaches of diagnosis of photoperiodical sensitivity and earliness of plants..... | 85 |
| Burlyaeva M. O. New approach to stability search for the sources of resistance to shattering of pods in grain legumes crops. | 97 |
| Malyshev L. L., Chapuin V. F. The evaluation of mobilization level of clover (<i>Trifolium</i> L.) genofond on the territory of european part of Russian Federation. | 109 |
| Danilova N. S., Korobkova T. S. Crop wild relatives in the flora of "Lena Pillars" natural park.... | 114 |

Crop genetic diversity in terms of plant characters important for breeding

| | |
|---|-----|
| Zoteyeva N. M. Assessment of divers potato germplasm maintained in VIR collection for resistance to late blight | 125 |
| Tyryshkin L. G., Syukov V. V., Zaharov V. G., Zuev E. V., Gashimov M. E., Kolesova M. A., Chikida N. N., Ershova M. A., Belousova M. H. Sources of effective resistance to fungal diseases in wheat and its relatives – search, creation and use in breeding. | 134 |
| Kosareva I. A. The study of crops and wild relatives collections for signs of resistance to toxic elements of acid soils. | 148 |
| Yakovleva O. V., Kapeshinskiy A. M. Genetic basis of resistance to toxic aluminum ions in different species cereals. | 159 |
| Tsarenko N. A., Tsarenko V. P. Resistance of species of the genus <i>Prunus</i> L. to environmental factors in the south of the Russian Far East. | 172 |
| Sidorova V. V., Matveeva G. V., Kerv Yu. A., Konarev A. V. Possibilities of zein markers in maize heterosis breeding improving. | 177 |
| Gubareva N. K., Martynenko N. M., Zuev E. V., Brykova A. N. Prospects of grain protein electrophoresis for the control of genetic integrity, updating passport data and finding doublets for the spring bread wheat collection. | 188 |
| Shelenga T. V., Grigoryev S. V., Illarionova K. V. Biochemical research of cannabis (<i>Cannabissativa</i> L.) accessions from N.I.Vavilov institute (VIR) collection. | 193 |
| Shelenga T. V., Strelcina S. A., Sorokin A. A., Shavarda A. L., Firsov G. A., Vasiljev N. P., Volchanskaya A. V. Biochemical characteristics of "red-fruited" viburnum accession..... | 201 |
| Yushev A. A., Orlova S. Yu. Specific diversity of <i>Cerasus</i> Mill. genepool at VIR. | 206 |
| Bulyntsev S. V., Gridnev G. A., Sergeev E. A., Gurkina M. V., Nekrasov A. Yu. Breeding value of new accessions chickpea for major growing regions in the Russian Federation. | 214 |
| Barsukova O. N. Collection diversity and briding utilisation wild apple species (<i>Sectio gymnomeles</i> Koehne). | 222 |
| Yelatskov Y. A. Expanding the genetic diversity preserved in the watermelon collection for various breeding purposes. | 227 |

| | |
|--|-----|
| Yelatskova A. G. Botanico-geographical study of the pumpkin collection and identification of sources of traits valuable for breeding. | 231 |
| Gadjimustapaeva E. G. Cauliflower: the behavior of the late ripening varieties under different sowing dates in conditions of Derbent district. | 240 |
| Petrenko N. A. & Vasilyeva M. V. Genetic resources of ornamental plants as a source of useful traits for breeding practice. | 247 |

Brief communications

| | |
|---|-----|
| Duk O. V. , Kosareva I. A. , Malyshev L. L. The application of linear regression for estimation of al-tolerance in genus <i>Melilotus</i> Mill. | 250 |
|---|-----|

Научное издание

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, ТОМ 170

В авторской редакции
Технический редактор *В.Г. Лейтан*
Компьютерная верстка *И.А. Звейнек*

Подписано в печать Формат бумаги 70×100¹/₁₆
Бумага офсетная. Печать офсетная
Печ. л. Тираж экз. Зак.

Сектор редакционно–издательской деятельности ВИР
190000, Санкт–Петербург, Большая Морская ул., 44

ООО «Копи–Р Групп»
Санкт–Петербург, пер. Гривцова, 6^Б