

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

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

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ**
том 173



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. Поточкина*, 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 *Т. Н. Смекалова*, *В. Г. Лейтан*

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

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ

2013

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

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ. Т. 173. СПб.: ВИР, 2013. 136 с.

Приведены материалы докладов, представленных на III Вавиловской международной конференции (6 – 9 ноября 2012 г., г. Санкт-Петербург) «Идеи Н.И. Вавилова в современном мире» по следующим тематическим направлениям:

1. Н. И. Вавилов: «Жизнь коротка, надо спешить»,
2. Теория происхождения и эволюция культурных растений: история проблемы и современные направления исследований,
3. Прикладная ботаника от Н. И. Вавилова до наших дней,
4. Селекция – наука, искусство или технология?

Табл. – 24, рис. – 37, библиогр. – 295 назв.

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

PROCEEDINGS ON APPLIED BOTANY, GENETICS AND BREEDING. V. 173. SPb.: VIR, 2013. 136 p.

Presented are reports made at the III International Vavilov Conference “N.I. Vavilov’s Ideas in the Modern World” (St. Petersburg, November 6 – 9, 2012) in the following thematic areas:

1. N. I. Vavilov: «One ought to hurry as the life is short»,
2. Theory of crop origin and evolution: history of the problem and modern research trends,
3. Applied botany from Vavilov to the present days,
4. Plant breeding – science, art or technology?

Tabl. – 24, fig. – 37, bibl. – 295.

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
(протокол № 10 от 29 октября 2013)

© Государственное научное учреждение
Всероссийский научно-исследовательский институт
растениеводства имени Н. И. Вавилова
Российской академии сельскохозяйственных наук
(ГНУ ВИР Россельхозакадемии), 2013

ISSN 0202-3628

Н. И. ВАВИЛОВ: «ЖИЗНЬ КОРОТКА – НАДО СПЕШИТЬ»

УДК 92: 581.2

ПРОБЛЕМЫ ФИТОПАТОЛОГИИ В НАУЧНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ Н. И. ВАВИЛОВА

М. М. Левитин

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений Россельхозакадемии,
Санкт-Петербург, Пушкин, Россия, e-mail: mark_levitin@rambler.ru

Резюме

В течение всей своей научной деятельности Н. И. Вавилов уделял большое внимание фитопатологическим проблемам. В своих трудах он затрагивал многие актуальные фитопатологические проблемы, такие, например, как дифференциация видов паразитов на физиологические расы, генетика паразитов и процессы формообразования и происхождения новых рас. С именем Н. И. Вавилова связано становление и развитие отечественной фитоиммунологии. Им были выполнены обширные исследования, которые позволили охарактеризовать большое количество образцов злаков по степени устойчивости к возбудителям болезней. Создание устойчивых к грибным заболеваниям сортов хлебных злаков он считал одной из первостепенных задач современной селекции сельскохозяйственных растений. Работы Н. И. Вавилова создали теоретический фундамент для развития фитоиммунологии растений как части фитопатологии на многие годы вперед. Идеи Н. И. Вавилова были положены в основу работ П. М. Жуковского, Т. Д. Страхова, М. С. Дунина, Э. Э. Гешеле и многих других виднейших отечественных фитопатологов и селекционеров. Они живут и развиваются в работах сотрудников Всероссийского института защиты растений.

Ключевые слова: фитопатология, иммунитет, селекция.

PHYTOPATHOLOGY PROBLEMS IN VAVILOV'S RESEARCH ACTIVITIES

M. M. Levitin

All-Russian Institute of Plant Protection, Saint Petersburg, Pushkin, Russia,
e-mail: mark_levitin@rambler.ru

Summary

In all of his research activities, N. I. Vavilov paid much attention to phytopathology problems. In his studies he touched on many topical issues of phytopathology, such, for example, as the differentiation of parasite species on physiological races, the genetics of parasites and appearance of new races. Formation and development of domestic phytoimmunology is intimately connected with N. I. Vavilov's name. He performed extensive research allowed a large number of cereal samples to be characterized on the basis of their resistance to pathogens. He considered the creation of grain cereal cultivars resistant to fungal diseases to be one of the major goals of modern selection of agricultural crops. N. I. Vavilov's works created the theoretical basis for development of phytoimmunology of plants as a part of phytopathology for many years forward. N. I. Vavilov's ideas were further developed in works by P. M. Zhukovsky, T. D. Strakhov, M. S. Dunin, E. E. Geshele and many other most eminent phytopathologists and breeders. These ideas continue to live on and develop in works of scientists of the All-Russian Institute of Plant Protection.

Key words: phytopathology, immunity, selection.

Становление Н. И. Вавилова как фитопатолога началось на третьем курсе Московского сельскохозяйственного института. С группой студентов он совершает свою первую экспедицию на Кавказ, где собирает ботаническую и микологическую коллекции.

На кафедре профессора ботаники, автора первого в России учебника по фитопатологии С. И. Ростовцева Николай Вавилов начинает изучать болезни растений и составлять гербарий паразитических грибов. В 1910 г. на Пятой выставке садоводства, плодоводства, огородничества и виноделия гербарий Н. Вавилова был удостоен Большой серебряной медали. В этом же году студент Н. Вавилов приезжает в Полтаву, где находилось постоянно действующее Опытное поле, и делает свои первые наблюдения над устойчивостью растений к болезням. Однако к более глубокому изучению грибов Н. И. Вавилов приступил после окончания института. В 1911–1912 гг. он получил возможность стажировки в Петрограде в Бюро по прикладной ботанике у проф. Р. Э. Регеля. Одновременно он стал пробиваться (в буквальном смысле этого слова) в Бюро по микологии и фитопатологии, которым руководил выдающийся ученый-миколог XX века, проф. А. А. Ячевский. Здесь он знакомится с фундаментальными трудами в области микологии и фитопатологии. В Бюро А. А. Ячевский впервые знакомит Н. И. Вавилова с трудами П. А. Саккардо, в частности с 14 томом Определителя грибов («*Sylloge Fungorum*»), в котором излагается система параллелизма признаков у грибов. В таблицах, представленных в этом томе, П. А. Саккардо демонстрирует наличие общих морфологических признаков в разных группах грибов. В будущем Н. И. Вавилов напишет: «Вся система грибов монументального классического труда Саккардо о грибах построена на законе аналогичной изменчивости» (Вавилов, 1967, с. 12). Стажировка у А. А. Ячевского заложила фундамент фитопатологического образования Н. И. Вавилова. Много лет спустя он напишет А. А. Ячевскому по случаю двадцатилетия лаборатории: «Дорогой Артур Артурович! По неотложным делам институтов я должен быть в Москве и, к сожалению, не могу, поэтому попасть на Вашу вечеринку. Ваша лаборатория, как Вы знаете, мне очень близка, и с удовольствием вспоминаю 1911 и 1912 годы, когда по ночам после дневных занятий в отделе прикладной ботаники я работал у Вас в библиотеке» (цит. по: Резник, 1968, с. 41).

В 1913 г. Н. Вавилов был командирован в Англию в Институт садоводства им. Джона Иннеса, директором которого был известный генетик Уильям Бэтсон. На коллекции пшеницы этого учреждения и на крупнейшей для того времени коллекции Джона Персиваля (профессора Редингского университета) Николай Иванович проводит широкий спектр исследований по болезнеустойчивости растений.

Исследования по устойчивости пшеницы, ячменя, овса и ржи к ржавчинным и мучнисторосяным грибам продолжились на селекционной станции Московского сельскохозяйственного института. В результате были выполнены обширные исследования, которые позволили охарактеризовать большое количество образцов злаков по степени устойчивости к возбудителям болезней. В обобщенном виде исследования были опубликованы в первой крупной работе Николая Ивановича «Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов» (1913). Свою первую монографическую работу он начинает со слов: «Создание устойчивых к грибным заболеваниям сортов хлебных злаков составляет одну из очередных задач современной селекции сельскохозяйственных растений» (Вавилов, 1913, с. 5). В этой работе он тщательным образом описывает результаты своих наблюдений над устойчивостью сортов пшеницы к бурой ржавчине и мучнистой росе, овса – к линейной и корончатой ржавчине, приводит данные о влиянии анатомических особенностей в строении сорта на поражаемость ржавчиной.

Начиная с 1913 г., Н. И. Вавилов публикует серию исследований по иммунитету растений к болезням. В одной из работ «Очерк современного состояния учения об иммунитете хлебных злаков к грибным заболеваниям» (1913) Николай Иванович критически разбирает различные теории иммунитета, высказывает свое мнение по многим иммунологическим вопросам.

В 1918 г. выходит основополагающая работа Н. И. Вавилова – монография «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям» (1918). Это первая в мировой

науке сводка, систематизирующая все имеющиеся экспериментальные данные по этому направлению фитопатологии. Впервые были обоснованы общие закономерности в распределении иммунитета, его связь с генетической природой растения, с филогенетическим положением растения, со специализацией паразита по родам и видам растений, с условиями окружающей среды.

Испытания зерновых культур на устойчивость к болезням продолжались и после избрания Н. И. Вавилова профессором кафедры частного земледелия и генетики Саратовского университета. Это был один из плодотворнейших периодов в жизни Н. И. Вавилова.

11 февраля 1920 г. на заседании Сельскохозяйственного ученого комитета А. А. Ячевский рекомендует Н. И. Вавилова на пост заведующего Отделом прикладной ботаники и селекции. И в марте 1921 г. Н. И. Вавилов переезжает из Саратова в Петроград.

В 1921 г. Н. И. Вавилов и А. А. Ячевский получили от Американского Фитопатологического общества приглашения принять участие в Международной конференции по болезням хлебных злаков (19–22 июля, Северная Дакота, США). Совет Труда и Оборона официально утвердил командировку и выделил средства на расходы по приобретению новейшей научной литературы и научных приборов. Однако из-за задержки с получением въездной визы от США Н. И. Вавилов и А. А. Ячевский отплыли лишь 25 июля и, причем, в Канаду. Принять участия в конференции они не смогли, но детально ознакомились с сельскохозяйственными учреждениями Канады и США. В недавно вышедшей в Вавиловском журнале генетики и селекции статье Т. Б. Авруцкой (2012) подробно описывается эта поездка и приводится ряд редких фотографий крупных ученых того времени.

В 1922 г. был организован Государственный институт опытной агрономии (ГИОА). Директором института был избран Н. И. Вавилов. В институте наряду с другими отделами функционировали Отдел Прикладной ботаники и селекции под руководством Н. И. Вавилова и Отдел Микологии и фитопатологии под руководством А. А. Ячевского. Между Н. И. Вавиловым и А. А. Ячевским были очень тесные творческие связи. А. А. Ячевский, являясь одновременно деканом фитопатологического отделения Института прикладной зоологии и фитопатологии, пригласил Н. И. Вавилова читать курс иммунитета и селекции. В 1924 г. Н. И. Вавилов, будучи директором Всесоюзного института прикладной ботаники и новых культур (отдел, которым Н. И. Вавилов руководил в ГИОА, был реорганизован в институт), организует экспедицию в Афганистан, Туркестан, Горный Таджикистан. 29 мая 1924 г. в Туркестане, в 7 верстах от Ташкента, Н. И. Вавилов находит на колосьях ржи головню. Он отправляет образец А. А. Ячевскому, который описывает новый вид – *Ustilago vavilovi*. В последующих экспедициях он также осуществляет сборы фитопатогенных грибов и отправляет их А. А. Ячевскому. Из отчета лаборатории А. А. Ячевского за 1927 г. следует, что «Отдел Прикладной Ботаники и Всесоюзный институт Прикладной Ботаники и Новых Культур неизменно обращались в лабораторию для производства фитопатологических исследований и определения микологических коллекций и образцов» (1928, с. 45). Позднее, в 1928 году в Краснодарском крае Н. И. Вавилов обнаружил на абиссинской пшенице грибок, который А. А. Ячевский определил как новый вид – *Fusarium pseudoheterosporum*. Оба образца находятся на хранении в Микологическом гербарии ВИЗР.

Находясь в экспедициях, Н. И. Вавилов не забывал и о поручениях А. А. Ячевского. Будучи в 1926–1927 гг. в Средиземноморской экспедиции, Н. И. Вавилов пишет А. А. Ячевскому в письме от 8 июля 1927 года: «Дорогой Артур Артурович! Ваши поручения понемногу выполняю. Fragoso работы с трудом, но достал... Забрал Вам и португальскую...» (из архива Микологического гербария ВИЗР). В свою очередь А. А. Ячевский всегда помогал Н. И. Вавилову, не оставлял без внимания его труды. «В

высшей степени интересный доклад молодого талантливого ученого, профессора Н. И. Вавилова ...», – с этих слов начинается А. А. Ячевский (1922) свою рецензию на работу Н. И. Вавилова «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости». В своей рецензии А. А. Ячевский писал «...у грибов явления гомологичности параллелизма форм и мимикрии встречаются в значительном количестве...» (с.101). «Мысль, затронутая Н. И. Вавиловым, – пишет А. А. Ячевский, – заслуживает внимания микологов для дальнейшей разработки» (с. 104). В библиотеке БИНа хранится экземпляр Определителя мучнисто-росяных грибов с дарственной надписью А. А. Ячевского: «Н. И. Вавилову». Вот на таком фоне формировался фитопатологический кругозор Н. И. Вавилова.

В течение всей своей научной деятельности Н. И. Вавилов уделял большое внимание фитопатологическим проблемам. В своих трудах Н. И. Вавилов затрагивал многие актуальные фитопатологические проблемы, такие, например, как дифференциация видов паразитов на физиологические расы, генетика паразитов и процессы формообразования и происхождения новых рас. Заслуживают внимания представления Н. И. Вавилова о паразитизме возбудителей и устойчивости к ним растений. Разделив патологический процесс на две фазы – до и после проникновения патогена в ткани растения – Н. И. Вавилов по-новому представил защитные реакции растений на разных этапах патогенеза. Но, конечно, основным полем фитопатологической деятельности Вавилова был иммунитет. С именем Н. И. Вавилова связано становление и развитие отечественной фитоиммунологии. «Приступая к селекции на иммунитет, – писал Н. И. Вавилов, – надо знать биологию паразита и, прежде всего, его специализацию. Чем слабее выражена специализация паразита по родам и видам растений-хозяев, тем меньше шансов на существование (а, следовательно, нахождение) устойчивых сортов» (Вавилов, 1986, с. 256). «Теоретически, – пишет Н. И. Вавилов, – явления иммунитета представляют синоним специализации паразитов с той только разницей, что, говоря об иммунитете, мы условно переносим центр внимания на само растение и практически относим в рубрику иммунитета случаи крайней специализации паразитов, ограниченной отдельными расами, разновидностями, реже пределами видов» (там же, с. 140).

В 1926 г. Н. И. Вавилов опубликовал капитальный труд «Центры происхождения культурных растений». На основе своих многочисленных экспедиций он смог прийти к определенным выводам о географических очагах формообразования культурных растений. В них сосредоточено наибольшее количество растений, устойчивых к болезням. Поэтому, интродуцированные из центров происхождения формы растений наиболее перспективны для дальнейшей селекции болезнеустойчивых растений. Отсюда следует важное практическое положение – поиск источников устойчивости к болезням следует осуществлять в первичных и вторичных центрах происхождения культурных растений, где существует наибольшее разнообразие генов устойчивости.

Большое внимание Н. И. Вавилов уделял вопросам генетики иммунитета. Он писал: «Основной правильностью, установленной при скрещивании иммунных и восприимчивых сортов, является подчиненность иммунитета законам Менделя» (Вавилов, 1986, с. 345). В подавляющем большинстве опытов, по данным Н. И. Вавилова, иммунитет явно доминирует. Наряду с основными генами, определяющими иммунитет и восприимчивость, были выявлены гены-модификаторы, усиливающие или ослабляющие иммунитет. Нередки случаи сцепления между генами, контролирующими иммунитет, с другими физиологическими и морфологическими признаками. Критически он оценивает роль среды на проявление признака устойчивости растений к болезням. Наследственные различия сортов растений по иммунитету, по мнению Н. И. Вавилова, являются весьма постоянными и мало подвержены изменениям под влиянием факторов среды. Относительно физиологического иммунитета (т.е. активного) он со всей определенностью утверждал, что в этом случае наследственность сильнее среды. Н. И. Вавилов призывал увязывать генетические исследования с неотложными задачами практической селекции и, в частности, с селекцией устойчивых к болезням сортов сельскохозяйственных растений.

Он писал: «Генетическая работа должна идти в контакте с биохимией, физиологией, селекцией и фитопатологией» (Вавилов, 1993).

Большой фактический материал позволяет Н. И. Вавилову сделать ряд основополагающих выводов из своей работы. 26 февраля 1940 г. на заседании Биологического отделения АН СССР он сделал доклад «Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям (ключи к нахождению иммунных форм)». В нем Н. И. Вавилов попытался наиболее полно охарактеризовать весь собранный видовой и сортовой материал на устойчивость к заболеваниям. «Первой и основной закономерностью, определяющей существование видов и сортов растений, иммунных к тому или другому паразиту, является специализация паразитов, приуроченность их к определенному кругу хозяев, к тому или другому виду или роду диких и культурных растений», – писал Н. И. Вавилов (Вавилов, 1986, с. 483).

Вторым законом, определяющим вероятность нахождения иммунных сортов, является наличие или отсутствие резкой генетической дивергенции. Контрастные различия в естественной восприимчивости проявляются у растений, генетически наиболее резко дифференцированных. Н. И. Вавилов пишет: «...наиболее контрастные различия по иммунитету выявляют растения, цитогенетически резко дифференцированные на различные виды» (там же, с. 456).

Третий закон распределения иммунитета заключается в соответствии реакции иммунитета заболеванию с экологическим типом растений. Н. И. Вавилов пишет, что сущность экологических закономерностей заключается в том, что «иммунитет вырабатывается под влиянием естественного отбора в наиболее контрастных условиях среды» (там же, с. 488). И действительно, в районах, где инфекция отсутствует, иммунитет не вырабатывается и сорта из этого района, попадая в другие условия, оказываются восприимчивыми к заболеванию.

Четвертый закон относится к проявлению видами и сортами группового иммунитета к различным заболеваниям. Виды, иммунные к одному заболеванию, нередко устойчивы и ко многим другим, и наоборот. Оценивая перспективы селекции на иммунитет, Н. И. Вавилов считает, что наибольшее внимание должно быть уделено групповому иммунитету. В конечном итоге селекционер заинтересован в выведении сортов, устойчивых одновременно к ряду заболеваний.

Пятый закон обосновывает необходимость знания эволюции культурного растения, что позволяет предвидеть местонахождение устойчивых форм.

Шестой закон исходит из принципа общности формирования иммунитета у растений из разных родов и семейств. Вавилов считает, что формирование иммунных или восприимчивых форм происходит не только у отдельных видов, но и у целых групп, связанных в своей эволюции с одной и той же территорией.

Итогом всей деятельности Вавилова в области иммунитета растений может служить его основополагающая на многие годы вперед фраза: «Радикальной мерой в борьбе с заболеваниями у растений является селекция устойчивых форм» (там же, с. 432).

Работы Н. И. Вавилова создали теоретический фундамент для развития фитоиммунологии растений как части фитопатологии на многие годы вперед. Академик П. М. Жуковский, развивая идеи Н. И. Вавилова, сформулировал теорию эволюции хозяина и паразита на их совместной родине (Жуковский, 1971). Теория сопряженной эволюции сыграла важнейшую роль в развитии фитоиммунологии. Обогащение генофонда культурных растений генами устойчивости имеет большое значение для практической селекции растений. Т. Д. Страхов развил представления Вавилова о физиологическом иммунитете в плане гистологической картины развития паразита в тканях восприимчивых и устойчивых сортов (Страхов, 1959). Для понимания вопросов специализации фитопатогенов ценными оказались исследования М. С. Дунина, разработавшего теорию иммуногенеза (Дунин, 1946). Основываясь на представлениях Н. И. Вавилова, что иммунитет вырабатывается под влиянием естественного отбора в

наиболее контрастных условиях среды, проф. Э. Э. Гешеле разработал методы фитопатологической оценки создания и использования инфекционных фонов, предложил методики эффективной оценки устойчивости растений к заболеваниям (Гешеле, 1978). Идеи Н. И. Вавилова о хозяино-паразитных взаимоотношениях вылились в известную гипотезу Х. Флора «ген-на-ген» (1962), а в последние годы в рецепторно-мембранную модель взаимоотношений двух организмов (Дьяков, 1983; Tikhonovich, Provovov, 2007).

Во Всероссийском институте защиты растений (ВИЗР) проводились и проводятся обширные фитоиммунологические работы в направлениях, заложенных в свое время Н. И. Вавиловым. Именно по инициативе Н. И. Вавилова в ВИЗРе была создана лаборатория иммунитета. За годы своего существования лаборатория выполнила крупные работы по иммунитету растений к болезням. В настоящее время исследования продолжаются на новом современном уровне, но в основе этих работ по-прежнему лежат идеи Н. И. Вавилова. Разрабатываются стратегии селекции зерновых культур и картофеля на устойчивость к патогенам, которые базируются на знании эволюционного потенциала паразитов и генетическом разнообразии устойчивости хозяев (Афанасенко, Новожилов, 2009; Афанасенко, 2010). Осуществляется скрининг коллекций зерновых культур и картофеля с использованием фитопатологического теста и молекулярных маркеров. Выявляются источники и создаются доноры устойчивости к наиболее вредоносным болезням зерновых культур: листовым пятнистостям пшеницы и ячменя (Афанасенко и др., 1999); к болезням колоса, зерна; к наиболее опасным, в том числе и карантинным, болезням картофеля, таким как фитофтороз, рак, глободериоз (Khiutti et al., 2012). Высокая горизонтальная устойчивость к фитофторозу выявлена у южноамериканских видов дикорастущего картофеля. В ВИЗРе были получены гибриды с высокой горизонтальной устойчивостью путем скрещивания культурных сортов с видами *Solanum simplicifolium*, *Solanum polytrichon*, *Solanum verrucosum*. Они могут служить эффективными донорами устойчивости при создании устойчивых к фитофторозу сортов (Колобаев, 2001, 2003). Проводится генетический анализ перспективных по устойчивости образцов зерновых культур и картирование генов устойчивости ячменя к пятнистостям листьев (Manninen et al., 2006). Продолжаются исследования с Вавиловским объектом – возбудителем бурой ржавчины пшеницы. С одной стороны изучается растение-хозяин, с другой – популяции гриба – возбудителя болезни; оценивается устойчивость пшеницы на разных фазах онтогенеза, устойчивость районированных и новых сортов, селекционного материала, коллекций ВИР, идентифицируются гены устойчивости путем фитопатологического теста, гибридологическим анализом и современными молекулярными методами (Gulyaeva et al., 2007; Гультяева и др., 2011; Гультяева, 2012). Эти исследования имеют большое значение для создания научно-обоснованных программ селекции сортов, устойчивых к возбудителю бурой ржавчины пшеницы. В 1985 г. на Северном Кавказе появилось новое заболевание пшеницы – пиренофороз или желтая пятнистость листьев, вызываемая фитопатогенным грибом *Pyrenophora tritici-repentis* (Гранин и др., 1989). И сразу же в ВИЗРе начались иммунологические работы с возбудителем болезни и именно в Вавиловском направлении. Проведена оценка на устойчивость к желтой пятнистости большого количества образцов разных видов пшеницы и эгилопса из мировой коллекции ВИР, различающихся по пloidности и составу геномов. Установлено, что наиболее высока частота встречаемости устойчивых к болезни образцов среди видов *Triticum macha*, *T. vavilovii*, *T. timopheevi*, *T. araraticum*, *T. urartu*, *T. monococcum*, *T. spelta*, *T. persicum*. Высокой устойчивостью к желтой пятнистости характеризуется род *Aegilops* (Михайлова и др., 2012). Обнаружено, что существует связь между регионами происхождения видов *Triticum* и *Aegilops* и их устойчивостью к желтой пятнистости. Виды, в регион происхождения которых входит Закавказье, более устойчивы, чем виды иного происхождения. Проводится широкий спектр фитоиммунологических и микотоксикологических исследований зерновых культур коллекции ВИР в отношении опаснейшего заболевания – фузариоза зерна (Гагкаева,

Левитин, 2003). Совместно с сотрудниками ВИР проведены исследования по оценке устойчивости староместных пшениц дальневосточного происхождения. Среди аборигенного дальневосточного материала обнаружены образцы, обладающие высокой полевой устойчивостью к заболеванию (Gagkaeva et al., 2002). Была оценена устойчивость 26 видов *Triticum* L. и 6 видов *Aegilops* L. разной ploидности. Показано, что ploидность не влияет на уровень устойчивости. Высокая устойчивость к фузариозу колоса была выявлена среди образцов пшеницы из Афганистана (Гагкаева и др., 1993). Среди *Aegilops* наибольшую устойчивость показал вид *Ae. tauschii*. Совместно с сотрудниками ВИР охарактеризована устойчивость к фузариозу образцов овса и ячменя и выявлены источники устойчивости к этому заболеванию. Показана высокая устойчивость к фузариозу голозерной формы овса по сравнению с плёнчатыми (Гагкаева, Гаврилова, 2009; Гаврилова и др., 2009; Gagkaeva et al., 2013). Впервые проведена комплексная оценка устойчивости образцов овса из коллекции ВИР по трем показателям: процент зараженных зерен, количество ДНК трихотеценпродуцирующих грибов и микотоксинов. В результате выделено четыре староместных образца *A. sativa* L. азиатского происхождения (к-2513, к-6963, к-7766, к-8479) и два сорта овса Аргамак (Россия) и Kuromi (Япония) как наиболее устойчивых к заражению зерна и накоплению микотоксинов. Из других видов овса устойчивы к заболеванию *A. byzantina* (к-7934), *A. abyssinica* к-5084 и к-5107 (Эфиопия), *A. strigosa* к-4912 и к-4919 (Россия), к-6959 (Белоруссия), к-5184 и к-5200 (Испания) и голозерная форма к-15130 (Великобритания). На основании совместных исследований опубликован каталог ВИР с информацией по многокомпонентной устойчивости коллекции овса (Гагкаева и др., 2012). Изучаются закономерности наследования устойчивости кукурузы к болезням фузариозной этиологии и головне. Показано, что устойчивость кукурузы к болезням фузариозной этиологии (гнилям стеблей и початков) и к головневым грибам нерасоспецифическая, к пузырьчатой головне – органотропная, к пыльной головне – проросткового типа. Генетический контроль устойчивости к болезням характеризуется преобладанием аддитивных эффектов генов (Иващенко, 1992, 2003, 2009, 2011, 2012). Разрабатываются методы оценки устойчивости кукурузы к болезням фузариозной этиологии, южному гельминтоспориозу, выносливости к засухе (Иващенко, Сотченко, 2002; Иващенко и др., 2006; Иващенко, 2009). Преобладание в генетическом контроле устойчивости кукурузы к болезням фузариозной этиологии аддитивных эффектов генов позволяет оценивать взаимодействия в системе растение-хозяин – паразит по принципу фенотип–на–фенотип и проводить отбор по фенотипу методами селекции, разработанными для количественных признаков (преимущественно диаллельный анализ, тестерные скрещивания). В процессе перевода на генетическую основу цитоплазматической мужской стерильности наибольшее распространение в селекции и семеноводстве получили устойчивые к южному гельминтоспориозу М и С типы ЦМС. Дальнейшее расширение генетического разнообразия цитоплазм потребовало определения их устойчивости к расе Т. В работе с этим карантинным объектом применялся специально разработанный метод оценки восприимчивости к южному гельминтоспориозу, показавший хорошую дифференцирующую способность (Сотченко и др., 1998). Использование приемов уменьшения модификационной изменчивости позволило предложить и запатентовать метод отбора устойчивых к засухе и стеблевым гнилям гибридов (Иващенко, Сотченко, 2000) и выявить комбинации скрещиваний, урожайность которых в острозасушливые годы достигала 50–60 ц/га, а в умеренно засушливые – 100–110 ц/га. Создаются коллекции устойчивых к болезням форм кукурузы (Иващенко, 2009). Широкое эколого-генетическое изучение генофонда кукурузы (в том числе по устойчивости к вредным организмам) проведенное в 80–90-е годы по скоординированным программам в рамках творческого объединения селекционеров «Север» под руководством академика Г. С. Галева, а позже – в рамках Координационного совета по селекции и семеноводству кукурузы учреждений РФ (координатор – ВНИИ кукурузы) позволило создать ряд высокопродуктивных

гибридов кукурузы, обеспечивших расширение ареала возделывания этой культуры на север и восток России. Проведенное ВИЗРОм методическое обеспечение работ, непосредственная реализация программ селекции на устойчивость к вредным организмам и их результаты представлены в каталогах мировой коллекции ВИР (Иващенко, Матвеева, 1991; Иващенко, Матвеева, 2010), где приведены списки линий с групповой устойчивостью к головневым грибам, болезням листьев, болезням фузариозной этиологии, а также комплексно устойчивых к болезням.

Все эти направления исследований, проводимые коллективом ВИЗР совместно с сотрудниками ВИР, тесно связаны с идеями Н. И. Вавилова, с его деятельностью в области фитопатологии.

Литература

- Авруцкая Т. Б.* Поездка Н. И. Вавилова в США и Западную Европу в 1921–1922 гг. // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012. Т. 16. № 3. С. 540–559.
- Афанасенко О. С., Зубкович А. А., Макарова И. Г.* Генетический контроль устойчивости образцов ячменя к штаммам *Puccinia teres* Drechs // Генетика. 1999. Т. 35. № 3. С. 336–340.
- Афанасенко О. С., Новожилов К. В.* Проблемы рационального использования генетических ресурсов устойчивости растений к болезням // Экологическая генетика. 2009. Т. VII. Вып. 2. С. 38–43.
- Афанасенко О. С.* Проблемы создания сортов с длительной устойчивостью к болезням // Защита и карантин растений. 2010. № 3. С. 4–10.
- Вавилов Н. И.* Материалы к вопросу об устойчивости хлебных злаков против паразитических грибов. М., 1913. 110 с.
- Вавилов Н. И.* Очерк современного состояния учения об иммунитете хлебных злаков к грибным заболеваниям. М., 1913. 46 с.
- Вавилов Н. И.* Иммуниет растений к инфекционным заболеваниям. М., 1918. 239 с.
- Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Л.: Наука, 1967. 92 с.
- Вавилов Н. И.* Иммуниет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Наука, 1986. 519 с.
- Вавилов Н. И.* Основные положения и задачи советской генетики // Генетика. 1993. Т. 29. № 1. С. 5–11.
- Гаврилова О. П., Гагкаяева Т. Ю., Буркин А. А., Кононенко Г. П., Лоскутов И. Г.* Оценка устойчивости образцов овса из коллекции ВИР к фузариозу // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2009. Т. 165. С. 173–177.
- Гагкаяева Т. Ю., Богуславский Р. Л., Михайлова Л. А., Гультияева Е. И., Рустамов Х. Н.* Оценка устойчивости образцов различных видов пшениц к фузариозу колоса // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1993. Т. 147. С. 27–32.
- Гагкаяева Т. Ю., Левитин М. М.* Устойчивость пшеницы к фузариозу колоса: достижения и перспективы // Сб.: Типы устойчивости растений к болезням. СПб., 2003. С. 83–96.
- Гагкаяева Т. Ю., Гаврилова О. П.* Фузариоз колоса и зерна ячменя // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 2009. Т. 165. С. 39–44.
- Гагкаяева Т. Ю., Гаврилова О. П., Лоскутов И. Г., Блинова Е. В., Аникина Л. В.* Характеристика образцов овса по устойчивости к фузариозу: Каталог мировой коллекции ВИР. СПб.: ВИР, 2012. Вып. 808. 58 с.
- Гешеле Э. Э.* Основы фитопатологической оценки в селекции растений. М.: Колос, 1978. 208 с.
- Гранин Е. Ф., Монастырская Э. М., Краева Г. А., Кочубей К. Ю.* Пиренофороз озимой пшеницы на Северном Кавказе // Защита растений. 1989. № 12. С. 21.
- Гультияева Е. И.* Генетическое разнообразие российских сортов мягкой пшеницы по устойчивости к возбудителю бурой ржавчины // Доклады Россельхозакадемии. 2012. № 2. С. 29–32.
- Гультияева Е. И., Косман Е., Дмитриев А. П., Баранова О. А.* Структура популяций *Puccinia triticina* по вирулентности и ДНК-маркерам в Северо-Западном регионе РФ в 2007 году // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. С. 70–81.
- Дунин М. С.* Иммуногенез и его практическое использование. Рига: Латгосиздат, 1946. 147 с.
- Дьяков Ю. Т.* Физиолого-биохимические механизмы устойчивости растений к грибным болезням // Итоги науки и техники. Защита растений. М.: ВИНТИ, 1983. № 6. С. 5–90.

- Жуковский П. М.* Культурные растения и их сородичи: систематика, география, цитогенетика, иммунитет, экология, происхождение, использование. Л.: Колос, 1971. 752 с.
- Иващенко В. Г.* Устойчивость кукурузы к основным болезням и разработка методов ее повышения: Автореф. ... дис. д-ра биол. наук. СПб., 1992. 38 с.
- Иващенко В. Г.* Типы устойчивости кукурузы к болезням и пути их использования в селекционной практике // Матер. науч. семинара «Типы устойчивости растений к болезням». СПб., 2003. С. 61–82.
- Иващенко В. Г.* Устойчивость кукурузы к основным болезням и эффективность ее использования при скрининге // Матер. науч.-прак. конф. «Современные иммунологические исследования, их роль в создании новых сортов и интенсификации растениеводства». М.: ВНИИФ, 2009. С. 54–61.
- Иващенко В. Г.* Технология отбора исходного материала и создания гибридов кукурузы с групповой и комплексной устойчивостью к болезням и засухе. СПб., 2009. 44 с.
- Иващенко В. Г.* Пузырчатая головня кукурузы: этиология болезни и проблема устойчивости (уточнение парадигмы) // Вестник защиты растений. СПб., 2011. 4 с.
- Иващенко В. Г.* Болезни кукурузы фузариозной этиологии: основные причины и следствия // Вестник защиты растений. СПб., 2012. № 4. С. 3–19.
- Иващенко В. Г.* Технология отбора исходного материала и создания гибридов кукурузы с групповой и комплексной устойчивостью к болезням и засухе. СПб., 2009. 44 с.
- Иващенко В. Г., Матвеева Г. В.* Самопыленные линии кукурузы (оценка на устойчивость к стеблевым гнилям): Каталог мировой коллекции ВИР. Л., 1991. Вып. 595. 24 с.
- Иващенко В. Г., Матвеева Г. В.* Самопыленные линии кукурузы (оценка на устойчивость к болезням): Каталог мировой коллекции ВИР. СПб., 2010. Вып. 796. 22 с.
- Иващенко В. Г., Сотченко Ю. В.* Способ отбора гибридов кукурузы, устойчивых к засухе и стеблевым гнилям (патент на изобретение № 2189736 от 27.09.2002).
- Иващенко В. Г., Сотченко Ю. В., Сотченко Е. Ф.* Совершенствование системы оценок кукурузы на устойчивость к засухе и фузариозу початков // Вестник защиты растений. 2006. № 1. С. 16–20.
- Колобаев В. А.* Принципы и методы создания высокоэффективных доноров горизонтальной устойчивости картофеля к фитофторозу. СПб., 2001. 17 с.
- Колобаев В. А.* Перспективы усиления горизонтальной устойчивости картофеля к фитофторозу // Матер. науч. семинара «Типы устойчивости растений к болезням». СПб., 2003. С. 97–103.
- Михайлова Л. А., Мироненко Н. В., Коваленко Н. М.* Желтая пятнистость пшеницы. СПб., 2012. 56 с.
- Резник С.* Николай Вавилов. М.: Молодая гвардия, 1968. 336 с.
- Сотченко В. С., Иващенко В. Г., Горбачева А. Г., Лим К. Г.* Больше внимания южному гельминтоспориозу // Кукуруза и сорго. 1998. № 6. С. 12–14.
- Страхов Т. Д.* О механизме физиологического иммунитета растений к инфекционным заболеваниям. Харьков: Изд. Харьковского СХИ и ХГУ, 1959. 80 с.
- Флор Х. Г.* Генетическое регулирование взаимодействий хозяина и паразита при болезнях, вызываемых ржавчинными грибами // Проблемы и достижения фитопатологии. М.: Сельхозиздат, 1962. С. 149–159.
- Ячевский А. А.* Рефераты русских работ по Микологии и Фитопатологии. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Тр. Саратовского съезда. Материалы по микологии и фитопатологии России. 1922. Т. IV. Вып. 1. С. 100–104.
- Ячевский А. А.* Отчет о научной деятельности Отдела микологии и фитопатологии за 1927 г. // Известия ГИОА. Л., 1928. Т. VI. № 1. С. 37–47.
- Gagkaeva T. Y., Levitin M. M., Zuev E., Terentjeva I.* Evaluation of genetic resources of wheat and barley from Far East of Russia for resistance to Fusarium head blight // J. Applied Genetics. 2002. V. 43A. P. 229–236.
- Gagkaeva T. Yu., Gavrilova O. P., Yli-Mattila T., Loskutov I. G.* Sources of resistance to Fusarium head blight in VIR oat collection // Euphytica. 2013. DOI 10.1007. S. 10681-013-0865-7.
- Gulyaeva E. I., Dmitriev A. P., Kosman E.* Regional diversity of Russian populations of Puccinia triticina in 2007 // Canadian J. Plant Pathology. 2012. V. 34. № 2. P. 213–224.
- Khiutti A., Afanasenko O., Antonova O., Shuvalov O., Novikova L., Krylova E., Chalaya N., Mironenko N., Spooner D. M., Gavrilenko T.* Characterization of resistance to Synchytrium endobioticum in

- cultivated potato accessions from the Vavilov Institute of Plant Industry (VIR) collection // *Plant Breeding*. 2012. V. 131. P. 744–750.
- Manninen O. M., M. Jalli, R. Kalendar, A. Schulman, O. Afanasenko, J. Robinson.* Mapping of major spot-type and net-type net blotch resistance genes in the Ethiopian barley line CI 9819 // *Genome*. 2006. V. 49. P. 1564–1571.
- Tikhonovich I. A., Provorov N. A.* Beneficial plant-microbe interactions // *Comprehensive and Molecular Phytopathology*. The Netherlands. Elsevier. 2007. P. 365–420.

ВОПРОСЫ ИНТРОДУКЦИОННОЙ ПОЛИТИКИ Н. И. ВАВИЛОВА В СВЯЗИ С ПОЛИТИЗИРОВАННОЙ КРИТИКОЙ ЕГО ПРОТИВНИКОВ

Э. В. Трускинов

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

Резюме

Появлявшиеся в прошлом и настоящем в научной и ненаучной литературе критические статьи в адрес Н. И. Вавилова и его трудов не могут умалить его огромный вклад в теоретические и прикладные основы ботаники, генетики и селекции сельскохозяйственных растений. Это в равной степени относится к интродукции, подлинным основоположником которой он является в нашей стране. Современная система сбора, сохранения и использования интродукционного материала опирается в основном на его учения, теории, идеи и реальный вклад в создание коллекции мировых генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей ВИР.

Ключевые слова: интродукция, коллекция, картофель, селекция.

QUESTIONS OF N.I. VAVILOV INTRODUCTION POLICY IN RELATION WITH POLITIC CRITICIZM OF HIS OPPONENTS

E. V. Truskinov

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

Summary

Critical articles targeted against N. I. Vavilov and his works that appeared before and still appear in scientific and non-scientific literature cannot undermine his great contribution to theoretical and applied foundations of botany, genetics and crop breeding. This is also true as far as plant introduction is concerned, as he really was the founder of this branch of science in our country. The modern system of collection, conservation and use of the introduced material is generally based on his concepts, theories, ideas and practical efforts that helped to establish the global collection of cultivated plants and their wild relatives at VIR.

Key words: introduction, collection, potato, breeding.

В последние годы обширная научно-литературная «вавилониана», включающая в себя как труды самого Н. И. Вавилова, так и многочисленных их толкователей, продолжателей его идей и работ, пополнилась и рядом критических, а по сути критиканских статей, как правило, ненаучного или псевдонаучного характера. Это в основном касается некомпетентных СМИ и книг политизированного содержания. Когда такого рода реакция исходит от лиц, не причастных к науке, мало что в ней сведущих, это скверно, но когда с подобной аргументацией выступает ученый, профессор, это уже становится нетерпимым и требует надлежащего ответа. Именно это и было сделано мной в брошюре «Тени прошлого и настоящего: современные попытки дискредитации научного и гражданского наследия Н. И. Вавилова» (Трускинов, 2007). В ней наряду с критическим разбором ряда беспардонных антивавилонских публикаций в ненаучной литературе пришлось уделить определенное место и «научным» взглядам В. И. Пыженкова. Данный автор выступил с несколькими самиздатными брошюрами, в которых позволил себе усомниться не только в ценности некоторых научных идей и итогов деятельности Н. И. Вавилова, но и в идеализированной, по его мнению, оценке личных черт характера ученого, при этом был не особенно разборчивым в выборе средств

и доказательств. Пожалуй, наиболее негативно это отразилось в брошюрах данного автора под названием «Н. И. Вавилов и Нью-Йоркское отделение Бюро прикладной ботаники (ВИР)» (Пыженков, 2007) и «Н. И. Вавилов, его «Центры происхождения культурных растений» и ИНТРОДУКЦИЯ» (Пыженков, 2008, авторское заглавие). Начнем с того, что в первом названии уже содержатся неточности: Бюро по прикладной ботанике было преобразовано в Отдел прикладной ботаники и селекции еще при Р. Э. Регеле, а ВИР был учрежден лишь в 1930 г., тогда как Нью-Йоркское Бюро как филиал отдела прекратило свое существование в 1924 г. Впрочем, не в этом суть содержания и несостоятельности данной брошюры. Взяв за ее основу переписку Н. И. Вавилова и Д. Н. Бородин, автор умудрился, выхватив нужные ему фрагменты из бородинских писем, не привести ни одного вавиловского. Вместе с тем в первом томе международной переписки Вавилова за 1921–1927 гг. (Н. И. Вавилов: научное наследие в письмах, 1994) содержится более 40 его писем Бородину.

Объективное изучение этой, действительно очень интересной, живой переписки много дает для современного понимания той крайне непростой и тяжелой обстановки, в которой приходилось Вавилову и его сотрудникам организовывать и осуществлять глобальную программу сбора мирового генофонда культурных растений и их диких родичей в том поначалу очень скромном, а затем во всемирно известном учреждении, которым стал впоследствии ВИР. При этом акценты и выводы выстраиваются прямо противоположные пыженковским, в том числе и в оценке личностных отношений и характеров переписывающихся сторон. Это нашло отражение в нашей книге «Русское сельскохозяйственное представительство в Америке (в свете переписки Н. И. Вавилова и Д. Н. Бородин)», изданной в 2012 г.

История их встречи, знакомства и организации Нью-Йоркского бюро прикладной ботаники связана с командировкой Н. И. Вавилова и А. А. Ячевского в США в 1921 г. с целью налаживания контактов с американскими исследовательскими центрами, приобретения их опыта работы, новейшей сельскохозяйственной литературы и научного оборудования. Следует признать, что инициатором, так сказать затравщиком идеи создания такого учреждения, был Дмитрий Николаевич Бородин – русский агроном, энтомолог, отправившийся в 1918 г. по служебным делам в США и там оставшийся. Узнав о прибытии туда русских ученых, Д. Н. Бородин решил ознакомить их со своей идеей организовать «трансплантацию американских культурных и диких видов растений в Россию», составив и передав через третьих лиц записку с таким предложением. Вскоре в кабинете одного из профессоров Колумбийского университета он неожиданно столкнулся с Н. И. Вавиловым, который сказал буквально следующее: «Записку получил. Слово трансплантация нужно заменить словом интродукция. Идея правильная. Подробности вечером». «Вечером 20 сентября, – как пишет Д. Н. Бородин, – профессором Н. И. Вавиловым, командированным в Соединенные Штаты Сельскохозяйственным комитетом, был заключен письменный договор об организации мной интродукции культурных и диких растений из Нового Света в Россию». Таким образом, из этого ясно, что инициатива Бородина была сразу безоговорочно поддержана Вавиловым, который сыграл решающую роль в организации Нью-Йоркского Бюро прикладной ботаники.

Надо отметить, что интродукционная деятельность Нью-Йоркского Бюро во главе с Бородиным, его активное сотрудничество с Отделом прикладной ботаники и селекции, возглавляемым Н. И. Вавиловым, было поначалу очень плодотворным. Из США стало поступать большое количество затребованных образцов и огромное число научной и агрономической литературы, нашедшей применение не только в вавиловском учреждении, но и других исследовательских и образовательных заведениях страны. Вместе с тем, с самого начала их совместного проекта возникло определенное непонимание Бородиным того, что хотел в то время от него Вавилов. На первых порах вопрос об объемах посылаемых образцов в основном обострялся Бородиным, которому казалось нерентабельным посылать граммы семян вместо тонн и бушелей. Он совершенно не учитывал той бедственной обстановки, в которой находилась тогда российская наука,

да и страна в целом. Выделяемые на нее средства были крайне урезанными. Об этом Вавилов постоянно писал и напоминал Бородину. К тому же ему для научных целей поначалу и не нужны были тонны, для него было важно, прежде всего, видовое и сортовое разнообразие присылаемого материала. В дальнейшем, когда разрослась и укрепилась сеть опытных станций Института, эти образцы были в должной мере разосланы, размножены и изучены в ходе вавиловской глобальной программы географических посевов. Институт обрел возможность сам посылать русский семенной материал за границу, в том числе в Америку, налаживая нормальный интродукционный обмен. Но это случилось позже, в 1925 г., когда Институт по-настоящему встал на ноги. Именно тогда Вавилов пишет: «Начинаем разбираться в мировой географии сортов. Ваши заветы о работе с пудами не забываем, и, думаю, через пару лет, если Вы пожалуете к нам, то кое-что будет сделано и в этом отношении». А пока, в начале 20-х годов, на которые выпала организация Нью-Йоркского Бюро, в России было не до науки, надо было выживать, спасать голодающих, и хлебное зерно пудами шло из-за границы в основном по линии благотворительных организаций, в том числе американских (АРА, Джойнт и др.). В организации этой помощи была немалая заслуга лично Н. И. Вавилова, налажившего очень важные контакты с официальными и частными лицами во время своего визита в США в 1921 г.

Надо отдавать себе отчет, что упорное стремление Бородина обеспечить всю Россию американским семенным материалом было не только в то время нереальным, но и неперспективным. У Вавилова был совсем другой взгляд на эту проблему. Америка для него была не панацеей, хотя и очень важным материком, очагом происхождения многих ценных культурных растений. В то время это было «окно в мир» для русских опытных сельскохозяйственных учреждений. Именно так он рассматривал Нью-Йоркское Бюро. Вместе с тем, в поле его зрения, научных ботанических и агрономических интересов уже тогда был весь земной шар. Именно на это он ориентирует Бородина, надеясь на его прямые контакты и связи с известными американскими ботаниками, интродукторами, основательно к тому времени «обшарившими» уже немало мест на нашей планете. Именно в известной ограниченности географических точек интродуцируемого материала – источник возникшей неудовлетворенности Вавилова работой Бородина. Если тот не доволен ограниченностью веса и объемов высылаемых образцов, то Вавилов не удовлетворен недостаточным их количеством и разнообразием форм, известным ограничением мест их происхождения. Это нашло отражение в ряде писем 1923 г.: «О заданиях могу сказать следующее, и не обижайтесь за откровенность: лично меня Нью-Йоркское Бюро перестало удовлетворять, ибо того, что нам решительно нужно для работы, оно не выполняет, Америка у нас представлена сравнительно хорошо и весь интерес наш в настоящее время в Старом Свете...». Вскоре начинает налаживаться экспедиционная деятельность сотрудников вавиловского института во главе с его директором в разные регионы мира, в том числе в Америку, и роль бородинского учреждения становится не столь необходимой. Само оно в первоначальном его виде просуществовало не более трех лет, с октября 1921 г. до мая 1924 г. Далее оно было преобразовано в Сельскохозяйственное Бюро при Наркомземе РСФСР и просуществовало до апреля 1927 г. Таким образом, за эти почти шесть лет, половину срока Бородин не был уже в непосредственном подчинении у Вавилова, хотя продолжал весьма активно с ним переписываться, делился своими проблемами, просил его поддержки.

В связи с этим встает также вопрос о характере личных отношений между Вавиловым и Бородиным, проявляемом в данной переписке, и соответственно представляющем из нее человеческом образе того и другого. А именно на этом пытается делать акцент Пыженков в своем маниакальном стремлении «развенчания» великого ученого и замечательного человека. Бородин за время своего недолгого заведования Нью-Йоркским, а затем Сельскохозяйственным Бюро, успел нажить себе немало врагов как в США, так и России. Его неуживчивость, стремление к неограниченной самостоятельности в работе и склонность к коммерческой деятельности сказались, в конечном счете, на

весьма коротком сроке и горьком итоге карьеры на этих постах. Инициатива преобразования институтского учреждения в министерское принадлежала ему, хотя Н. И. Вавилов не раз предостерегал его от этого шага и переключения работы Бюро на слишком большой и не совсем ясно очерченный круг обязанностей при довольно ограниченных правах. Но именно на расширение своих прав особенно рассчитывал Бородин, став представителем Наркомзема в Америке. Тут он сильно ошибся, о чем его предупреждал Вавилов, терпеливо разъясняя, что коммерция и сельскохозяйственная наука, включая прикладную ботанику, сферы разные: «Лично у меня большие сомнения о том, что трудно совместить коммерческие задания с заданиями опытных учреждений». Что из этого вышло, видно уже из переписки 1924 г. На этом посту он продержался лишь полгода, как это и предвидел Вавилов, зная неумные устремления Бородина хозяйничать, как ему представлялось нужным, совсем не считаясь, насколько это приемлемо для его наркомземовских хозяев и начальников в Москве. Несмотря на это, Вавилов защищал его, как только мог, и даже на какое-то время добился его восстановления на работе. С ним у Бородина была долгая письменная связь, продолжавшаяся до 1933 г., несмотря на то, что он рассорился почти со всеми своими партнерами и начальниками. Он писал: «Ведь Вы уже знаете, что я со всеми скребусь, кроме Вас, от Вас же могу выслушать самые сильные эпитеты...». Стиль писем обоих очень свободный, раскованный, а со стороны Бородина даже рискованный. Они общаются на равных, и должный пиетет, а иногда и этикет Бородин не соблюдает. Не поэтому ли в одном из писем Вавилова есть строки: «Вообще Ваши запросы очень грубы, и на Ваши письма мне иногда не хочется отвечать, да и не только мне одному». Со стороны же Вавилова переписка выглядит всегда и во всем очень корректной, откровенной и уважительной.

При некоторых стратегических и тактических расхождениях во взглядах на цели и задачи их совместной интродукционной работы Бородина вряд ли можно считать убежденным противником Вавилова. Скорее наоборот, его приверженцем, несмотря ни на что, отдающим должное его колоссальной человеческой энергии, огромным энциклопедическим знаниям и интеллекту. Если говорить об этой стороне деятельности, то у Н. И. Вавилова были действительно принципиальные противники, но не столько внешние, сколько внутренние. Среди них, как это ни странно, особенно рьяную антивавилловскую позицию занимали заведующие отделом интродукции ВИР А. К. Коль, а после него Г. Н. Шлыков. Называть их научными критиками, оппонентами Н. И. Вавилова вряд ли стоит, так как такое определение предполагает элементарное уважение и человеческую порядочность в отношении объекта или субъекта критики. Оба эти «критика» заслужили весьма одиозную известность в ВИРе, сыграв не лучшую роль в истории института, судьбе его организатора и первого директора. Одиозными они являются не потому, что не соглашались с интродукционной политикой своего директора, а потому, что привносили в отношения с ним политику совершенно иного рода, которая в итоге и сгубила Н. И. Вавилова, сделав из него государственного преступника. Достаточно привести лишь выдержку из статьи Коля в газете «Экономическая жизнь» от 29 января 1931 г. под названием «Прикладная ботаника или Ленинское обновление земли?». Он писал: «Под прикрытием имени Ленина окрепло и завоевывает гегемонию в нашей с.-х. науке учреждение, насквозь реакционное, не только не имеющее никакого отношения к мыслям и намерениям Ленина, но им классово чуждое и враждебное. Речь идет об Институте растениеводства с.-х. академии им. Ленина». Если это не публичный политический донос, тогда что это? Материалы этой статьи присутствовали в следственном деле Вавилова. Но даже если отвлечься от политики и личностных характеристик этих «борцов и доносителей» и обратиться к сути расхождений по вопросу интродукции, то и здесь конечная научная и моральная правота Н. И. Вавилова очевидна. Стратегически он был гораздо дальновидней своих «тактических» противников, считавших, что надо заниматься не природным генофондом, а готовым селекционным материалом, интродуцируя лишь зарубежные сорта. Если это и срабатывало, то лишь в конъюнктурном, но не в перспективном плане. Любые сорта требуют эколого-

географического испытания, на это необходимо время, и не факт, что многие из них окажутся пригодными к конкретным природным условиям. В этом отношении правильность вавиловской интродукционной стратегии наиболее показательна на такой южно-американской культуре, как картофель. Бородин посылал немало готовых сортов, но ни один из них так и не прижился в России. И лишь после экспедиций С. М. Букасова и С. В. Юзепчука в 1925–1927 гг. в Центральную и Южную Америку, а потом и самого Н. И. Вавилова в 1930 и 1932 гг., началась настоящая селекционная революция в картофелеводстве. Вовлечение местных диких и примитивных видов картофеля в гибридизацию с культурным дало совершенно новый и очень эффективный стимул для выведения высоко продуктивных и устойчивых к внешним неблагоприятным факторам среды отечественных сортов, и в американских нужда полностью отпала. Сейчас практически все сорта картофеля имеют межвидовую природу. Вавиловский интродукционный подход к этой столь важной сельскохозяйственной культуре полностью себя оправдал и по достоинству оценен как у нас в стране, так и за рубежом.

Пожалуй, наиболее ясное отражение позиция Н. И. Вавилова по этому вопросу нашла в его ответе на «беспримерную по развязности» статью Г. Н. Шлыкова «Формальная генетика и последовательный дарвинизм», опубликованную в журнале «Советские субтропики» за 1938 г., в которой тот заявил, что вавиловская теория центров происхождения культурных растений «потерпела грандиозное фиаско». Вавилов, в частности, пишет: «Направляя наши поиски, мы совершенно определенно учитывали, что вряд ли найдем готовые сорта, совершенно пригодные для широкого введения у нас в культуру. Уже само расположение древних очагов в южных широтах, а часто и в горных районах с коротким световым днем создает особые условия, отличные от наших. Поэтому вся поисковая работа заключалась в том, что мы собирали «строительный материал» – виды и сорта с необходимыми определенными отдельными свойствами, которые должны быть использованы советской селекцией путем гибридизации. Если кому-либо нужен исходный материал для селекции, для введения в культуру того или иного вида, то отойти от концепции географических центров развития родов и видов он не может, так как география видов, сортового и видового разнообразия действительно существует, и она есть основной факт эволюции». Исходя из этого, он заключает, что «заявление Г. Н. Шлыкова о «грандиозном фиаско» нашей теории и поисковой работы Института растениеводства – ложь». Не меньшей ложью Шлыкова было обвинение Вавилова в «антимичуринстве». Известно, какую важную роль сыграл Николай Иванович в помощи работе и пропаганде взглядов И. В. Мичурина на селекцию плодовых культур, где гибридизация играла ведущую роль. «Продолжая его дело, – пишет Вавилов, – мы широко развернули в Институте растениеводства работы по гибридизации, по преодолению бесплодия гибридов и др.».

Тем не менее, у давних противников и оппонентов Н. И. Вавилова по вопросу его интродукционной политики время от времени появляются сторонники и в наше время. Так позицию Пыженкова, полностью солидарную со взглядами Коля и Шлыкова, недавно поддержал А. В. Журавель в своей публикации «После драки» (послеюбилейные заметки) в юбилейном, кстати, вавиловском сборнике Известий ТСХА (2012). Позиционируя себя как «заинтересованного дилетанта», чей взгляд может быть полезен, он, к сожалению, дальше дилетантских рассуждений на эту тему не продвинулся. Чего стоит его попытка связать и сроднить их взгляды с воззрением Бородина на интродукцию. Он даже причисляет этих противников, можно сказать ненавистников Вавилова, к «бородинцам». Ничего более далекого от истины не придумаешь. Бородин никогда противником Вавилова не был, наоборот, их связывали на рабочем этапе их сотрудничества вполне дружественные отношения, несмотря на определенные расхождения по ряду вопросов, в том числе и по части интродукции как количества, так и качества интродуцируемых образцов. Отношение же «подзащитных» Пыженкова, а теперь и Журавеля к Вавилову сильно выходило за рамки чисто научной полемики и принимало явно обвинительный, политический характер. Обо всем этом достаточно документальных и литературных

сведений. Из последних можно сослаться на очень развернутую и содержательную статью Э. И. Колчинского в юбилейном номере Вавиловского журнала генетики и селекции (2012).

Подводя итог интродукционной деятельности Н. И. Вавилова, нельзя не отдать ему должное в создании одного из первых и крупнейших в мире хранилищ мирового генофонда растительных ресурсов. У него были предшественники, в том числе на американском континенте. Поездка Вавилова в США и страны Западной Европы в 1921–1922 гг. во многом предопределила дальнейший вектор работ в этом направлении. Вместе с тем Вавилов не только перенял принципы и масштабы интродукции у тех же американцев, но и в значительной степени их развил как в теоретическом, так и в практическом плане. Серьезным научным обоснованием интродукционной деятельности послужило его учение о центрах происхождения культурных растений, их обычной приуроченности к горным районам земного шара. После этого поиск и нахождение ценного для селекции материала принял более осмысленный и целенаправленный характер. Весь дальнейший ход экспедиционной деятельности Вавилова и его сотрудников во многом подтвердил это. Картофель лишь один из наиболее убедительных и ярких примеров тому. Он показал большую селекционную ценность местных, индейских, примитивных сортов. Доказал, что дикорастущие виды это не только сорняки в природе, балласт и мусор для отдела интродукции и коллекционных хранилищ, как считали противники Вавилова в ВИРе, но и бесценный генетический материал. Современные генбанки, имеющиеся теперь во многих цивилизованных странах мира, среди которых ВИР не утратил своего ведущего положения, являются мощным подтверждением правоты Н. И. Вавилова как великого ученого не только своего времени. Его научные идеи и теории, ботанические и географические экспедиции были и поныне остаются образцом служения науке, стране, своему народу и всему человечеству.

Литература

- Вавилов Н. И.* Происхождение и география культурных растений. Л.: Наука, 1987. 440 с.
- Журавель А. В.* После драки (послеюбилейные заметки) // Известия ТСХА. 2012. Вып. 4. С. 164–174.
- Колчинский Э. И.* «Культурная революция» в СССР в 1929–1932 гг. и первые атаки на школу Н.И. Вавилова // Вавиловский журнал генетики селекции. 2012. Т. 16. № 3. С. 502–539.
- Николай Иванович Вавилов: Научное наследие в письмах: Международная переписка: В 6 т. М.: Наука, 1994. Т. I: 1921–1927. 556 с.*
- Пыженков В. И.* Н. И. Вавилов и Нью-Йоркское отделение Бюро прикладной ботаники (ВИР). СПб., 2007. 56 с.
- Пыженков В. И.* Н. И. Вавилов, его «Центры происхождения культурных растений» и ИНТРОДУКЦИЯ. СПб., 2008. 62 с.
- Трускинов Э. В.* Н. И. Вавилов. Драма жизни и смерти (литературно-публицистический очерк). СПб.: ВИР, 2006. 47 с.
- Трускинов Э. В.* Тени прошлого и настоящего – современные попытки дискредитации научного и гражданского наследия академика Н. И. Вавилова. СПб.: ВИР, 2007. 32 с.
- Трускинов Э. В.* Русское сельскохозяйственное представительство в Америке. СПб.: ВИР, 2012. 92 с.

ТЕОРИЯ ПРОИСХОЖДЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ: ИСТОРИЯ ПРОБЛЕМЫ И СОВРЕМЕННЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ

УДК 633. 71: 631. 52

ОСОБЕННОСТИ ФОРМООБРАЗОВАТЕЛЬНОГО ПРОЦЕССА КУЛЬТУРЫ ТАБАКА

К. И. Иваницкий, А. Ф. Бучинский, Ю. Ф. Сарычев

Всероссийский научно-исследовательский институт табака, махорки и табачных изделий Россельхозакадемии, Краснодар, Россия, e-mail: vniitti1@mail.kuban.ru

Резюме

Методами математической таксономии установлены крупные таксономические группы–макрогруппы табака. Проанализированы этапы, условия и выделены зоны формирования макрогрупп (эндемов) табака, построена гипотетическая схема филогенеза в первичных центрах культуры. Показана агроэкологическая направленность формообразовательного процесса табака во вторичных центрах культуры. Требования табачной отрасли к сырью явились основным вектором отбора в механизме внутривидовой дифференциации табака.

Ключевые слова: табак, математическая таксономия, сортотипы, макрогруппы табака, филогенез, формообразовательный процесс.

PECULIARITIES OF TOBACCO MORPHOGENESIS

K. I. Ivanitskii, A. F. Buchinskii, Y. F. Sarychev

All-Russian Research Institute of tobacco,
makhorka and tobacco products, Krasnodar,
Russia, e-mail: vniitti1@mail.kuban.ru

Summary

Large taxonomic groups of tobacco are determined by mathematic methods. Stages, conditions are analyzed and zones of formation tobacco macro groups are specified. Potential scheme of phylogenesis in primary centers of tobacco growing is built.

Agroecological direction of morphogenesis in secondary centers of tobacco growing is presented. Industrial demands towards tobacco quality cause intraspecific selection process of this plant.

Key words: tobacco, taxonomy, sorts, tobacco macro groups, phylogenesis, morphogenesis.

Для повышения эффективности и ускорения селекционного процесса любая селекционная программа требует наличия разнообразного исходного материала и его целенаправленного использования.

В настоящее время проблема исходного материала стала особенно актуальной в связи с необходимостью значительного увеличения адаптивного потенциала создаваемых сортов табака.

Сложность и объем поставленных перед селекцией задач требует дальнейшего развития, применения теории и методов, направленных на познание и научно обоснованное использование внутривидового потенциала табака.

Прогресс современной селекции табака обусловлен привлечением генетических ресурсов коллекционного генофонда, который включает более 4,5 тыс. сортообразцов из 60 стран мира.

Одним из требований к современным сортам является высокий уровень адаптации к условиям возделывания.

Важными источниками генетической адаптации являются экотипы, получившие это свойство в процессе длительной эволюции в первичных и вторичных центрах культуры. Многочисленные данные указывают на то, что табак культивировался на Американском континенте в течение длительного времени, и его ареал включал современные территории Мексики, Центральной Америки, Антильских островов и большей части Южно-Американского континента.

В основу нашего сообщения положены идеи и принципы агроэкологической дифференциации, разработанные Н. И. Вавиловым, которые сводятся к следующему: разнообразие требований, предъявляемых человеком к культурным растениям, определяет и направление их формообразовательного процесса.

Познание закономерностей внутривидовой дифференциации табака заключается в изучении возникновения первых форм и превращении их в существующее внутривидовое разнообразие.

Формообразовательный процесс табака имеет свою сложную предысторию, историю и включает три качественно отличных периода (рис. 1).

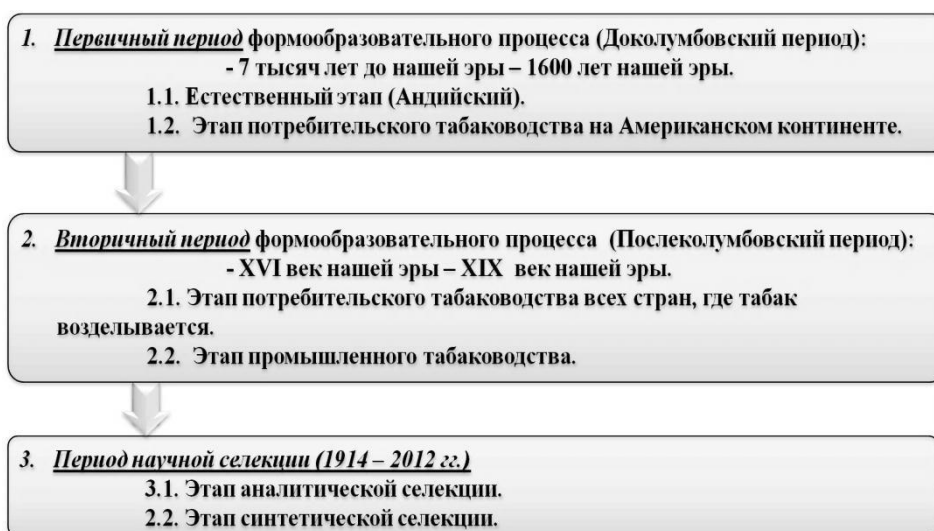


Рис. 1. Этапы формообразовательного процесса у табака

1. Внутривидовая дифференциация табака в первичных центрах культуры

1.1. Древние макрогруппы табака

Длительный период культивирования табака индейцами, обширный ареал его возделывания, разнообразие почвенно-климатических условий и способов возделывания многочисленных форм *N. tabacum* на Американском континенте привели к образованию экотипов с широким адаптационным потенциалом.

Затем, после 300-летнего культивирования во вторичных центрах (Северная Америка, Европа, Азия, Африка), образовались вторично адаптированные формы табака, которые А. Ф. Бучинский (1941) сгруппировал в агроэкотипы и агрокогруппы.

Однако если принять, что адаптация табака выражается в комплексе признаков, сформированных в первичных центрах культуры за период 1-2 тыс. лет (Setchell, 1912; Wissler, 1922; Goodspeed, 1954; Rouse, Cruхent, 1963), и которые, естественно, не смогли существенно измениться за 100-300 лет культуры во вторичных центрах, нам

представилось возможным на имеющемся генофонде мировой коллекции табака методами математической таксономии установить крупные таксономические группы – макрогруппы.

Изучена мировая коллекция табака методом математической (численной) таксономии (Sneath, Sokal, 1962; Сокэл, 1966), включающая следующие сортотипы: Басма (Греция), Дюбек (Крым), Американ (Крым), Герцеговина (Югославия), Просочан (Греция), Самсун (Кавказ), Трапезонд (Кавказ), Тык-Кулак (Кавказ), Вирджиния (США), Мариланд (США), Берлей (США), Бразиль Бахия (Бразилия), Керти (Венгрия, Румыния), Коррентино (Аргентина), Сальтено (Аргентина), Биди (Индия), Дарума (Япония), Суйфу (Япония), Гавана Вуэльта Абахо (Куба), Гавана Сидлиф (США), Моловата (Молдавия), Суматра (Индонезия), Варатик (Молдавия), Амбалема (Колумбия), Атропурпура (Перу), Хинензис (Коллекция Скафати).

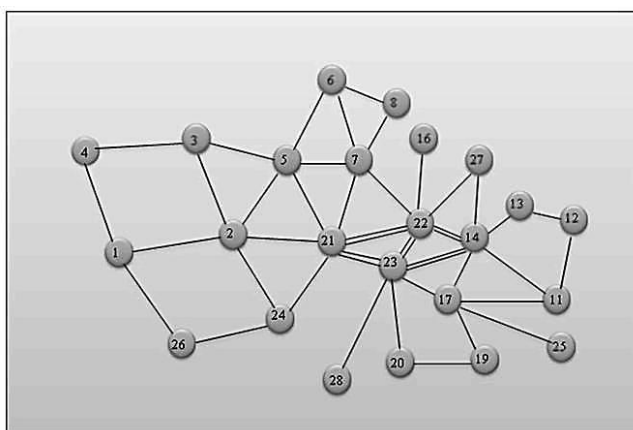


Рис. 2. Дендрограмма сопряженности сортотипов *N. tabacum* по минимальным значениям D_2

На представленной дендрограмме (рис. 2) все существующие сортотипы сведены в три макрогруппы, которые названы: микрофила, мезофила, макрофила.

1. В группу микрофила выделились сортотипы табака: Басма (1). Дюбек (2), Американ (3), Варатик (24), Моловата (26), Просочан (5), Самсун (6), Трапезонд (7), Тык-Кулак (8).

2. Мезофила: Бразил-Бахия (14), Гавана-Абахо (21), Гавана-Сидлиф (22), Суматра (23).

3. Макрофила: Вирджиния (11), Мариланд (12), Берлей (13). Статистическая достоверность группировки определялась по критерию Стьюдента.

Все эти группы различаются при высших значениях достоверности, т. е. *N. tabacum* имеет три макрогруппы – макрофила, мезофила, микрофила.

На основании изучения литературных данных (Mason, 1885; Comes, 1899; Hasselbring, 1912; Garner, 1951; Goodspeed, 1954 и др.) нами проанализированы этапы и условия формирования макрогрупп табака. На рисунке 3 представлены гипотетические зоны, в которых могли сформироваться макрогруппы *N. tabacum*.

Рассмотрим каждую из макрогрупп отдельно.

Макрофила. В группу макрофила вошли сортообразцы сортотипов Виргиния (№ 13), Мериланд (№ 14), Берлей (№ 15), приспособленные к произрастанию в условиях влажных субтропиков. Особенностью табаков этой группы является крупнолистность, позднеспелость, медленный темп роста, требовательность к влаге. Эти свойства сложились преимущественно в районах переменного-влажных лесов восточных предгорий Анд, прилегающих к бассейну реки Амазонки. Таким образом, можно считать, что группа макрофила явилась родоначальником современных сортотипов американского подвида.

Микрофила. В группу микрофила вошли сортообразцы табака сортотипов Басма (№ 1), Дюбек (№ 4), Американ (№ 3), Варатик (№ 6), Моловата (№ 5), Просочан (№ 7), Самсун (№ 6), Трапезонд (№ 9), Тык-Кулак (№ 10). Для растений этой группы характерны: скороспелый тип развития, быстрый темп роста, мелколистность, засухоустойчивость.

Такой комплекс признаков мог сформироваться в условиях, лимитирующих рост и развитие растений, в аридных зонах с малым количеством осадков и бедными почвами.

Это преимущественно высокогорные плато Анд, Бразильское и Гвианское нагорье, Кордильеры Мексики, аридные зоны Тихоокеанского побережья Южной Америки.

Среди местных сортов Венесуэлы, Перу, Боливии, Бразилии найдены формы (Comes, 1899; Garner, 1951), фенотипически схожие с сортами Восточного подвида, это дает основание утверждать, что источником современных восточных табаков является древняя группа микрофила.

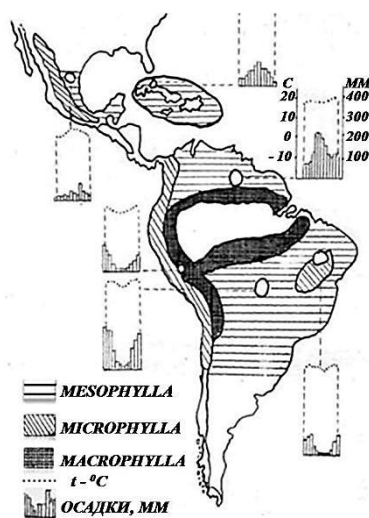


Рис. 3. Гипотетические зоны формирования древних макрогрупп табака

Мезофила. Наиболее типичными представителями группы мезофила следует считать сорта и формы современных сортотипов Гавана Вуэльта Абахо (№ 23), Суматра (№ 25), Бразиль-Байя (№ 16).

Популяции этой группы характеризуются скоро-среднеспелым типом развития, энергичным темпом роста в первые фазы развития, среднелистностью, засухоустойчивостью. Эта группа признаков могла сложиться в субэкваториальном поясе Южной Америки, тропическом поясе Центральной Америки в зонах с различными циклами сухого и влажного периодов. В настоящее время преимущественно сохранился тип мезофила, типичные представители которого возделываются в странах Латинской Америки.

Главное, что отличает одну макрогруппу от другой, это степень адаптации к условиям произрастания. Отпечаток, который накладывает экологическая адаптация в условиях примитивной культуры, выражается в комплексе признаков, главным из которых является продолжительность вегетационного периода и связанная с этим общая продуктивность растения.

Эти группы могли сформироваться в различных условиях: 1) жестко лимитирующих продолжительность вегетационного периода (засушливые высокогорные районы), 2) не лимитирующих продолжительность вегетационного периода (постоянно влажные – границы бассейна Амазонки, каньоны предгорий Анд и др.), 3) частично лимитирующих продолжительность вегетационного периода (засушливые периоды зимой или летом).

1.2. Этапы филогенеза табака

Проанализировав этапы и условия формирования эндемиков в доколумбовскую эпоху, нами построена гипотетическая схема филогенеза табака.

В качестве относительной хронологии этапов филогенеза табака взяты общепринятые (Rouse, Cruxent, 1963) археологические периоды: палеоандийский, мезоандийский, неоандийский, андоиспанский или современный (рис. 4).

Филогенез *N. tabacum* разделяется на четыре этапа: андийский (палеоандийский), мезоандийский, неоандийский, современный (рис. 4).

Рассмотрим каждый этап отдельно.

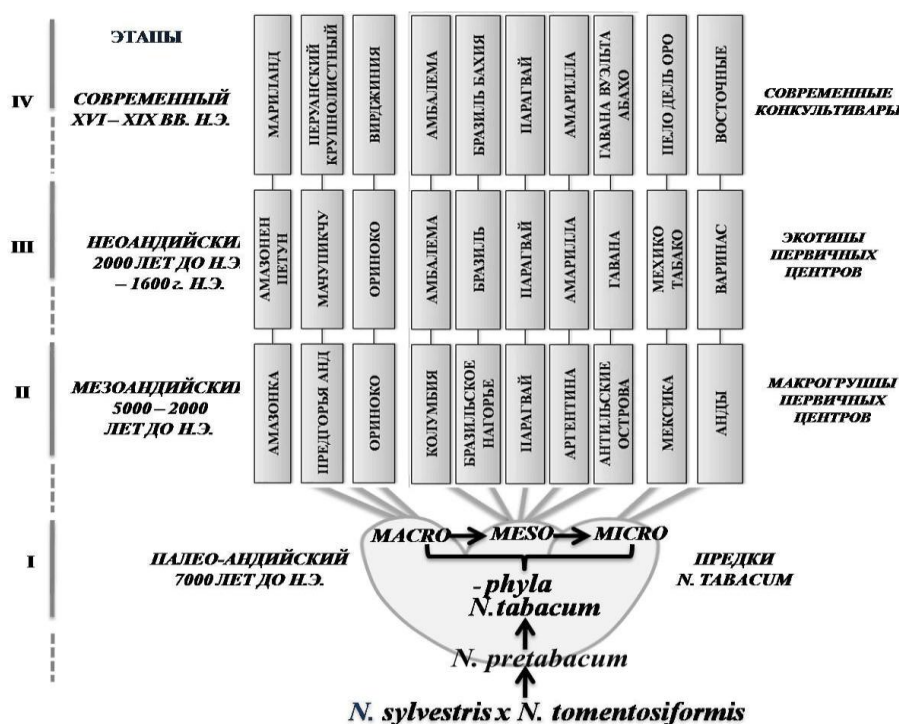


Рис. 4. Первичный этап филогенеза *N. tabacum*

1.2.1. Палеоандийский этап. Происхождение *N. tabacum*

Это период становления *N. tabacum* как ботанического вида табака. *N. tabacum* является амфиплоидом между видом *N. sylvestris* и одним из видов секции *Tomentosae*. Тщательные исследования (Gertstel, Mann, 1964) позволяют предполагать, что предком *N. tabacum* является вид *N. tomentosiformis* из секции *Tomentosae*.

По фитогеографическим данным (Goodspeed, 1954) о распространении прародителей *N. tabacum* – видов *N. sylvestris* и *N. tomentosiformis* можно заключить, что центром происхождения *N. tabacum* (как первоначального межвидового гибрида) является ограниченный район в предгорной области Анд (на современных территориях Боливии и Перу), в месте пересечения ареалов видов *N. sylvestris* и *N. tomentosiformis* (рис. 5).

Однако то, что гибридизация произошла в этот период или ранее, можно обосновать следующим образом. О древности употребления видов *Nicotiana* говорят археологические данные, мифы и обряды древних индейцев, свидетельства первооткрывателей Америки. Согласно литературным данным (Goodspeed, 1954 и др.), около 5–4 тыс. лет до н. э. индейцы в Центральных Андах употребляли преимущественно вид *N. tabacum* (рис. 6).

Н. И. Вавилов (1935) считает центром происхождения *N. tabacum* перувиано-экваториально-боливианский центр – высокогорные области Анд. Генетический центр происхождения *N. tabacum* находится вблизи от центров древних цивилизаций чибча и

инков, поэтому возможно объединить генцентр первоначальных предков и центр его окультуривания, употребив термин Вавилова – центр происхождения. При этом ареал центра происхождения должен быть расширен в пределах, включив города Мачу-Пикчу, Тиахуанако, Куско, Кахамарка, которые являются центрами древних цивилизаций. Трудно отдать предпочтение в окультуривании табака хотя бы одному из них.

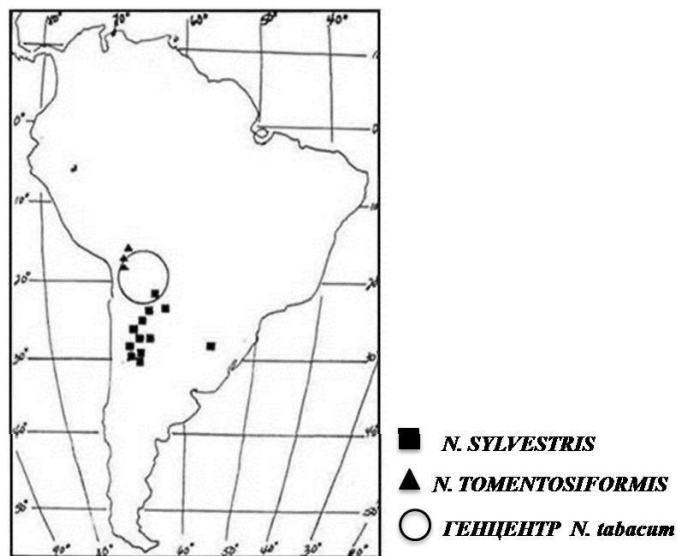


Рис. 5. Центр происхождения *N. tabacum*



Рис. 6. Главнейшие индейские культуры Южной и Центральной Америки

Таким образом, в этот период *N. tabacum* существовал в природе как ботанический вид.

1.2.2. Мезоамериканский этап (5–2 тыс. лет до н. э.)

Это период окультуривания *N. tabacum* и его распространения по Американскому континенту. Характеризуется окультуриванием, распространением табака и образованием макрогрупп. Окультуривание растений (Willey, 1960) на Американском континенте началось около 5 тыс. лет до н. э. В период 3–2 тыс. лет до н. э. происходит обмен культивируемыми растениями между мезоамериканскими и южноамериканскими цивилизациями (Willey, 1960; Rouse, Crucent, 1963).

По палеонтологическим данным начало культивирования кукурузы в Мексике относится к 5–6 тысячелетиям до н. э. (Mangelsdorf, Smith, 1949; Barghoom, Wolf, Clisby, 1954), а в Южной Америке к 3–2 тысячелетиям до н. э. (Braidwood, 1958; MacNeish, Stockton, 1962), т. е. интродукция кукурузы в Южной Америке произошла примерно за 3 тыс. лет до н. э.



Рис. 7. Гипотетические пути распространения табака и субареалы культивирования

1-8 – Основные зоны культивирования, С – Центр происхождения табака, 4 – Чибча, 4А – Бассейн реки Амазонки, 6 – Патагония, 2 – Андийская, 4Б – Восточная Бразилия, 7 – Арауканов, 3 – Антильская, 5 – Чакеня, 8 – Мезоамерика

Логически предположить, что в этот период контактов между цивилизациями происходит интродукция *N. tabacum* в Центральную Америку и Мексику, т. е. по пути, обратному кукурузе: Центральные Анды – Западная Венесуэла – Центральная Америка – Мексика. В этот же период происходит распространение табака по всему Южно-Американскому континенту. Основываясь на этнических и археологических данных (Rouse, Crucent, 1963), уровнях развития отдельных триб индейцев (Schmider, 1965), особенностях употребления табака на Американском континенте (Mason, 1885), можно предположить следующие гипотетические пути распространения *N. tabacum* из центра происхождения (рис. 7):

Центр (предгорья плато и Центральных Анд) – Северные Анды – Западная Венесуэла,

Центр – бассейн Амазонки – Восточная Венесуэла,
Венесуэла – Антильские острова,

Восточная Венесуэла – Гвиана,
Центр – Юг бассейна Амазонки – Бразильское плато,
Центр – долина Маморе – Бразильское нагорье,
Центр – долины рек Парагвай, Уругвай, Парана,
Центр – Чили.

Судя по археологическим находкам трубок для курения (Wissler, 1922), за 1000 лет до н. э. *N. tabacum* был распространен по всему Южно-Американскому континенту.

1.2.3. Неоандийский этап (1000 лет до н. э. – 1500 лет до н. э.) формирования экотипов и макрогрупп *N. tabacum*.

Этот период характеризуется расцветом цивилизаций и интенсивным земледелием у ацтеков, майя, чибча, кечуа, инков и др. Табак является одним из многих культивируемых индейцами растений. Именно в этот период сформировались древние экотипы *N. tabacum*. Витервакс (Weatherwax, 1954) указывает для кукурузы три основных центра культивирования: Мексиканская равнина – Юкатан, Гватемала, Перу. Для табака, который более широко возделывался на Американском континенте, можно выделить субареалы культивирования по принципу деления на древние культурные области:

1) Чибча, 2) Анды, 3) Антильские острова, 4) бассейн Амазонки, 5) горная зона Восточной Бразилии, 6) Чакенья, 7) Араукан, 8) Мексика, 9) Центральная Америка.

Каждая из этих зон имеет свои этнические особенности, климат, уровень развития триб, способы возделывания и употребления табака. В этих зонах формировались экотипы с высокой степенью адаптации к местным условиям. Для данного исследования важно, что в каждой зоне табак культивировался более 1000 лет – срок достаточный для формирования экотипов (макрогрупп) табака.

Главное, что отличает экотипы, это степень адаптации к условиям произрастания. Отпечаток, который накладывает экологическая адаптация в условиях примитивной культуры, выражается в комплексе признаков, главным из которых является продолжительность вегетационного периода и связанная с этим общая продуктивность растения.

Следовательно, эти группы могли сформироваться в различных условиях:

1) жестко лимитирующих продолжительность вегетационного периода (засушливые высокогорные районы), 2) не лимитирующих продолжительность вегетационного периода (постоянно влажные – границы бассейна Амазонки, каньоны предгорий Анд и др.), 3) частично лимитирующих продолжительность вегетационного периода (засушливые периоды зимой или летом).

Таким образом, наметился общий фон размещения внутривидового разнообразия табака по Американскому континенту, а вегетационный период и величина листа стали одним из основных экологических признаков дифференциации этого многообразия.

Факторы, обуславливающие течение эволюционного процесса в первичных центрах культуры у табака, складывались как в природных условиях, так и при воздействии человека. Еще до того, как научные учреждения Старого света обратились к табаку как к объекту селекции, были созданы весьма совершенные экотипы табака, отличающиеся разнообразием длины вегетационного периода, заметно выраженной устойчивостью к экстремальным условиям.

Возделывание табака в первичных центрах культуры характеризовалось следующими особенностями: замкнутостью ареалов возделывания в пределах Американского континента, отсутствием государственного регулирования возделывания табака и промышленных посадок, местное потребление, отсутствие экспортно-импортных операций.

Современные формы *N. tabacum* несут на себе печать длительной адаптации и отбора в первичных центрах, что проявляется в сохранившемся комплексе признаков древних выделенных макрогрупп.

Поэтому исторический аспект филогенеза табака в первичных центрах должен быть исходным при изучении внутривидовой дифференциации табака во вторичных центрах культуры.

2. Вторичный этап формообразовательного процесса

В 1492 году в Европе произошло важное событие – Колумб открыл Америку. Впервые листья табака были подарены Колумбу на острове Сан-Сальвадор во время его встречи с индейцами.

С открытием Америки наступил качественно новый этап эволюции табака для Старого Света.

Европа узнала о табаке благодаря испанским и португальским конкистадорам – первым открывателям курения и возделывания табака.

К 1531 году, меньше чем через 40 лет после открытия Америки, испанцы и португальцы начали выращивать табак для коммерческих целей.

История становления табаководства в Американских колониях началась в 1614 году, когда один из лидеров колонистов Джон Рольф вывез семена табака, а его жена, дочь вождя племени Поухатан, передала ему секреты возделывания и обработки табака.

На заре распространения табакокурения отмечались достаточно жесткие запретительные меры. Так, английский пионер-табачник сэр Рэйли был заточен в Тауэр и впоследствии казнен. В Англии, в конце 16 века, курильщиков обезглавливали. По приказу Папы Римского в 1612 г. в Италии пять монахов были заживо замурованы в стену, будучи уличенными в курении. Однако достаточно жесткие запретительные меры со стороны церкви и государства не препятствовали распространению курения в Старом Свете.

Уже в 17 веке во всей Европе начался табачный бум, который привел к неслыханному расцвету колоний по производству табака.

В этой связи можно отметить, что Колумб открыл для Европы не столько Америку, сколько табак, не золото индейцев превратило Вестиндию в Америку, а молниеносное развитие табачных плантаций.

Гонение на курильщиков в России прекратилось в 1697 году при Петре 1, который фактически легализовал оборот табака в России.

По мере распространения культуры табака в новые почвенно-климатические районы Старого Света свойства табака значительно изменялись.

Первоначально табак выращивали в самых разнообразных экологических условиях, используя случайные семена американских эколого-географических типов, без направленного отбора. Это способствовало возникновению многочисленных наследственных изменений, ведущих к все более увеличивающемуся внутривидовому многообразию табака. Этот период, так называемого потребительского табаководства, длился не долго.

Как только правительственные и торговые классы стали понимать, что табак является предметом широкого потребления и выгодным в торговле, на курение снимался запрет, а на табак вводилась монополия, табак становился исключительно товарной продукцией.

Широко развивается селекция табака, в основе которой лежит строго направленный отбор, диктуемый табачной промышленностью (схема).

Возникает и развивается табачная промышленность, которая создает для себя сырьевую базу по производству необходимых для нее типов табачного сырья (папиросного, сигарного, ароматического, вкусового, скелетного).

Производство каждого типа табачного сырья стало возможным только в определенных агроэкологических условиях. В силу этого обособляются отдельные

эколого-географические районы по производству необходимых для промышленности типов табачного сырья.

Все это привело к коренному изменению формообразовательного процесса табака и формированию в обособленных экологических районах типичных популяций, обуславливающих производство требуемого табачного сырья.

Эти популяции одновременно являются экологическими и производственными типами, то есть согласно разработанным Н. И. Вавиловым принципам агроэкологической классификации культурных растений – агроэкотипами.



Этапы селекционных работ

Агроэкологический принцип лег в основу первой внутривидовой классификации табака, разработанной А. Ф. Бучинским (1941).

Таким образом, требования табачной отрасли к сырью явились основным вектором отбора в механизме внутривидовой эволюции, приводящим к формированию существующих сортотипов табака. Эволюция табака шла по пути дифференциации вида на систему генетически соподчиненных сортотипов.

Нами была поставлена цель определить и изучить генетические (таксономические) связи между современными сортотипами (таксонами) табака в системе вида методом математической таксономии (Смирнов, 1966, 1969).

Полученная фенограмма позволяет наглядно представить, при каком уровне таксономического (генетического) сходства формируются различные группы сортотипов табака. При рассмотрении полученной фенограммы на все более высоком уровне сходства наблюдается ее расчленение на большее число групп сортотипов. Наибольшим сходством обладают сортотипы под номером 1, 4 (Дюбек и Басма), коэффициент сходства $t_{1.4} = 0,61$.

На уровне сходства $t_{20.27} = 0,55$ сортотип Биди и группа сортов Атропурпуреа наиболее близки друг к другу по комплексу морфобиологических и хозяйственно-полезных признаков. Сортотип Американ (№ 3) объединяется с группой сортотипов Басма и Дюбек (№ 1, 4) при коэффициенте таксономического отношения 0,4, а затем при уровне 0,2 добавляется сортотип Герцеговина (№ 2). Далее наибольшим сходством ($t_{5.6} = 0,28$) обладают сортотипы Моловата и Варатик (№ 5, № 6), которые объединяются с этими сортотипами, образуя группу № 1–6 (Басма, Дюбек, Американ, Герцеговина, Моловата, Варатик), при коэффициенте сходства – 0,18.

Представляется интересным проанализировать отдельно выделившуюся группу черешково-листных сортотипов № 7–10 (Трапезонд, Тык-Кулак, Самсун, Просочан).

Относительно высокой степенью близости характеризуются сортоотипы Трапезонд и Тык-Кулак (коэффициент сходства $t_{9.10} = 0,25$). Затем на уровне сходства 0,2 добавляется сортоотип Самсун (№ 8) и при $t = 0,17$ сортоотип Просочан (№ 7). После этого группы, состоящие из сортоотипов № 1–6 (Басма, Дюбек, Американ, Герцеговина, Моловата, Варатик), объединяются с группой сортоотипов № 7–10, при коэффициенте сходства – 0,075. Следующая группа представлена сортоотипами Южного подвида – Бразиль-Байя, Сальтено, Керти, Коррентино и сортоотипом Гавана Сидлиф (Островной подвида). Между этими подвидами существует тесная связь за исключением сортоотипа Керти, который добавляется на наиболее низком уровне и занимает промежуточное положение.

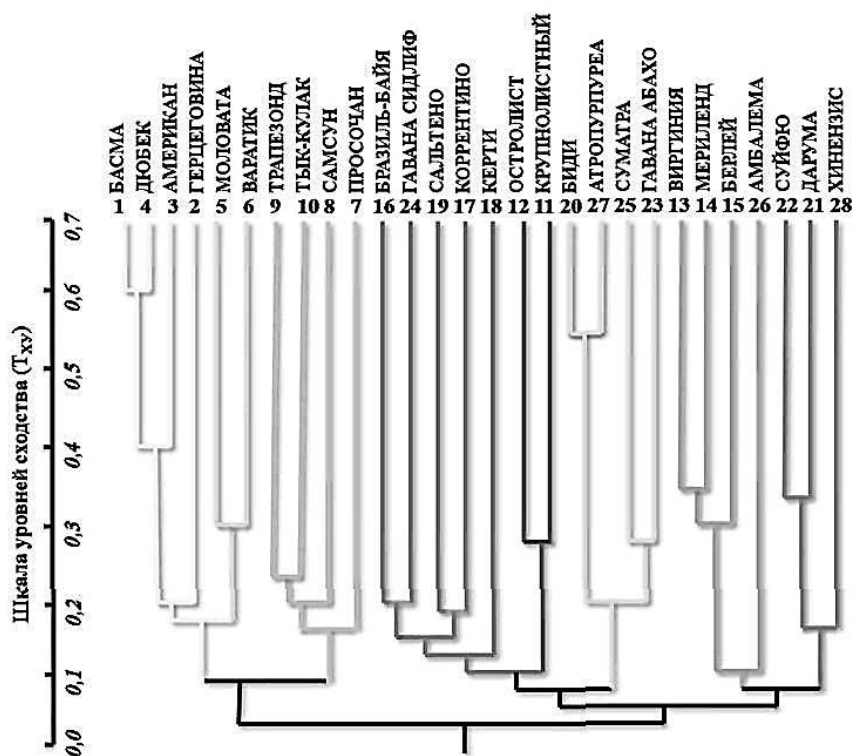


Рис. 8. Фенограмма генетического сходства сортоотипов табака

Таким образом, полученные результаты показывают, что хотя сорта Керти и имеют генетическую связь со стародавними формами бразильского типа, однако в процессе формирования сортоотипа во вторичных центрах культуры они приобрели четко выраженные морфобиологические различия по сравнению с исходными бразильскими формами. В результате морфобиологического изучения и таксономического анализа сортов табака сортоотипа Остролист (№ 12) выделена самостоятельная группа Крупнолистных (№ 11) сортов (коэффициент таксономического отношения $t_{11.12} = 0,28$), которая создана методами межвидовой гибридизации отечественным селекционером М. Ф. Терновским. Эти биологически новые формы были включены в сортоотип Остролист.

Однако эти сорта отличаются четкой дифференциацией по комплексу морфобиологических признаков и свойств от традиционных сортов типа Остролист, так как получены с участием диких видов рода Никоциана.

Отдельной группой представлены сортоотипы: Биди (Азиатского подвида) и Суматра, Гавана Вуэльта Абахо (Островного подвида).

Анализ фенограммы (рис. 8) свидетельствует о высокой степени близости сортоотипа Биди с сортами и формами группы Атропурпура ($t_{20.27} = 0,55$) и сортоотипов Гавана Вуэльта Абахо – Суматра (таксономическое отношение которых $t_{23.25} = 0,29$)

Островного подвида. Довольно высокое значение коэффициента сходства свидетельствует о тесной таксономической связи.

Следует отметить, что сортотип Биди не имеет высокого сходства ни с одним из изучаемых сортотипов, в том числе и своего подвида, за исключением Суматра и Гавана Вуэльта Абахо Островного подвида, с которыми он объединяется на уровне 0,14, так как сорта этого сортотипа являются продуктом гибридизации двух разновидностей *var. lancifolia* и *var. chinensis*. Ограниченный ареал возделывания, небольшое разнообразие сортов, примитивный отбор в условиях непромышленного использования способствовали сохранению признаков первоначальных разновидностей: узколистности, малолистности, скороспелости. Все это привело к таксономической обособленности этого сортотипа.

На уровне $t_{xy} = 0,1$ находим, что группа сортотипов № 16–19 (Бразиль-Байя, Сальтено, Коррентино, Керти) Южного подвида и № 24, 11, 12 (Гавана Сидлиф, Остролист, Крупнолистный) объединяется с группой сортотипов № 20, 23, 25, 27 (Биди, Атропурпуреа, Суматра, Гавана Вуэльта Абахо) Островного и Азиатского подвида.

Оценка таксономической близости сортотипов Американского подвида (Виргиния – № 13, Мериленд – № 14, Берлей – № 15) показала высокую близость между сортотипами Виргиния (№ 13) и Мериленд (№ 14), коэффициент таксономического отношения которых $t_{3.14} = 0,35$. На уровне таксономического сходства к этой группе добавляется сортотип Берлей (средний коэффициент таксономического сходства равен 0,28).

Далее можно видеть, что довольно обособленная группа сортообразцов и форм Амбалема объединяется на довольно низком уровне сходства 0,12 с сортотипами Виргиния, Мериленд, Берлей.

Самостоятельную группу представляют сортотипы Суйфю (№ 20) и Дарума (№ 19) Азиатского подвида, которые тесно связаны между собой на уровне $t_{10.20} = 0,35$. К этим сортотипам на среднем уровне 0,18 присоединяется группа сортообразцов Хинензис.

При среднем уровне сходства 0,1 группа сортотипов – Суйфю (№ 22), Дарума (№ 21) Азиатского подвида, Хинензис (№ 28) и Виргиния (№ 13), Мериленд (№ 14), Берлей (№ 15) Американского подвида Амбалема объединяются в отдельную иерархическую структуру. Таким образом, методы математической таксономии позволили количественно оценить меры связи между современными таксонами табака, представить структуру вида в целом, тем самым, создать методологическую основу для дальнейшего изучения формообразовательного процесса в современных условиях возделывания.

В заключение можно отметить, что характерной особенностью второго периода формообразовательного процесса табака является его агроэкологическая направленность. Современные требования табачной промышленности и сельскохозяйственного производства в условиях интенсивной селекции отразились на отдельных признаках древних форм табака, как в отношении адаптации к новым условиям среды, так и измененных форм технологии их возделывания.

Литература

- Бучинский А. Ф. Агроэкологическая дифференциация вида *N. tabacum* // Труды Краснодарского ин-та виноделия и виноградарства. 1941. Вып. 3. (25). С 3–19.
- Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции // Теоретич. основы селекции растений. М.-Л.: Сельхозгиз, 1935. Т. 1. С. 26–62.
- Смирнов Е. С. О выражении таксономического сходства // Журнал общей биологии. 1966. Т. 27. № 2. С. 191–195.
- Смирнов Е. С. Таксономический анализ. М.: Издат. МГУ, 1969. 186 с.
- Сокэл Р. Р. Нумерическая таксономия: методы и современное развитие // Журн. общ. биологии. 1966. Т. 29. № 3. С. 297–315.
- Barghoorn E. S., Wolf M. K., Clisby K. H. Fossil maize from the valley of Mexico // Bot. Museum Leaflets Harvard Univ. 1954. V. 16. P. 217–250.
- Braidwood R. Y. Near East prehistory // Sci. 1958. V. 127. P. 1419–1430.

- Comes O.* Monographie du genre *Nicotiana* comprenant le classement botanique des tabacs industriels. Naples, 1899. P. 1–214.
- Garner W. W.* The production of Tobacco // US Dep. Agr. New York. 1951. P. 27–43.
- Gertzel D. U., Mann T. J.* Segregation in new allopolyploids in *Nicotiana* // Crop. Sci. 1964. V. 4. P. 387–388.
- Goodspeed T. H.* The genus *Nicotiana*. Waltham Mass. USA, 1954. P. 10–56.
- Hasselbring H.* Types of Cuban tobacco // Bot. Gaz. 1912. № 53. P. 113–126.
- Mac Meish, Richard Stockton.* Second annual report of the tehuacar archeological botanical project. Andover. Mass. USA, 1962. P. 4–20.
- Mangelsdorf P. C., Smith C. E.* New archaeological evidence on evolution in maize // Bot. Museum Leaflets of Harvard Univ, 1949. № 13. P. 213–247.
- Mason J. A.* Use of tobacco in Mexico and South America. Chicago, 1885. 187 p.
- Rouse I., Cruxent J. M.* Venezuelan archaeology. Yale Univ. Press. Haven – London, 1963. 284 p.
- Setchell W. A.* Studies in *Nicotiana* // Univ. of Calif. Publ in Botany, 1912. № 1. V. 5. P.201–232.
- Schmider O.* Geografia de America Latina. Imp. La Havana: Ed. R. Inst. del Libro, 1965. 427 p.
- Sneath P. H., Sokal R. R.* Numerical taxonomy // Nature. 1962. V. 193. 4818. P. 855–860.
- Weatherwax P.* Indian Corn in old America. The Macmillan Co. N.Y., 1954. P. 4–20.
- Wissler C.* The American Indian. N. Y., 1922. 216 p.
- Willey G. R.* New World Prehistory // Sci. 1960. № 1. P. 73–86.

**ФИЛОГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВВЕДЕНИЯ В СЕЛЬСКОЕ ХОЗЯЙСТВО
ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ
ОБРАЗЦОВ КОЛЛЕКЦИЙ, ГЕРБАРНЫХ ОБРАЗЦОВ
И АРХЕОЛОГИЧЕСКОГО РАСТИТЕЛЬНОГО МАТЕРИАЛА**

Диана Л. Листер, Харриет В. Хант and Мартин К. Джонс

Макдональдский институт археологических исследований, Кембриджский университет,
Великобритания, e-mail: hvh22@cam.ac.uk

Резюме

В статье представлено изучение коллекций мировых генбанков, коллекции ВИР, местных и староместных образцов сортов зерновых культур с помощью ДНК маркеров и филогеографического анализа. На базе анализа построена схема доместикации и введения в сельское хозяйство зерновых культур Евразии, указывается большая роль коллекции ВИР для решения вопросов филогении.

Ключевые слова: доместикация, филогеографический анализ, ДНК маркеры, генбанк, коллекция ВИР.

**CROP PHYLOGEOGRAPHIC STUDIES OF THE SPREAD OF AGRICULTURE
UTILIZING GERMPLASM, HERBARIUM
SPECIMENS AND ARCHAEOLOGICAL PLANT MATERIAL**

Diane L. Lister, Harriet V. Hunt and Martin K. Jones

McDonald Institute for Archaeological Research, University of Cambridge, Downing Street, Cambridge
CB2 3ER, United Kingdom e-mail: hvh22@cam.ac.uk

Summary

The article presents the study of local accessions and landraces of cereal crops from the world's genebanks and the VIR collection by DNA markers and phylogeographic analysis. A scheme developed on the basis of such studies features domestication of Eurasian cereal crops and their introduction into agricultural practice. A significant role of the VIR collection in solving phylogenetic problems is shown.

Key words: domestication, phylogeographic analysis, DNA markers, genebank, VIR collection.

The world wide distribution of our major crop plants today is mostly a result of crop breeding programmes and modern trade networks. However, current crop distributions also have roots deep in prehistory. A topic of great interest to archaeologists and botanists alike is where and when our major crop species were domesticated, how and when they were adopted by early farmers, and how and by what routes these crops spread from their centres of domestication. This paper aims to show how the genetic analysis of the crops themselves, including those held in the VIR collection, are can help us answer some of these questions.

Nicolai Vavilov was a visionary botanist who had great foresight in collecting crop 'landraces' and their wild relatives from throughout the world, realising their importance as reservoirs of genetic diversity. Vavilov's world-wide collections of cultivated plants laid the foundation for the future improvement of crop plants and formed the basis of one of the largest and oldest seed banks in the world today. Vavilov's collections also formed the basis for his theories on the origin of cultivated plants, namely that centres where crop diversity is greatest are where those particular crops were domesticated.

In recent years a novel use of crop landraces and wild crop ancestors has become an increasingly prolific area of study. The premise is that crop landraces may retain an ancient genetic signature that reflects the domestication history of the crop and its route of spread

outwards from its centre of domestication. Studying genetic diversity through space in these landraces, and wild ancestors in their proximity, is increasing our understanding of crop domestication and the spread of agriculture, and the acquisition of various traits involved in environmental adaptation and the role of human selection in current distribution of phenotypic variants within crop species. In this review paper we aim to show how studies of crop landraces, and, additionally, herbarium and archaeological specimens, have helped us understand the above questions. We shall do this by presenting our research in three case studies.

What sorts of evidence do we have for the spread of agriculture?

Once agriculture became established at its point of origin, it subsequently spread to neighbouring regions, and eventually across continents. The arrival of agriculture in new regions can be evidenced by the appearance of artifacts such as grinding stones and ploughs at archaeological sites. Flotation of archaeological sediments allows the recovery of plant macrofossils such as seeds or rachis fragments. Morphological analysis of these plant remains can determine whether the seeds are from wild or domesticated plants, and can often identify the species or even subspecies of the plant. Plant microfossils such as pollen grains, phytoliths and starch grains can also signal the arrival of particular crops in an area. Another method that is commonly used in studies of the spread of agriculture is stable isotope analysis of human and animal bones. This method can reveal information on shifts in diet that can signal changes in subsistence patterns, for example, from hunter-gathering to farming particular crops, and from eating broomcorn millet (*Panicum miliaceum*), which is a C4 plant, to eating wheat and barley, which are C3 plants (e.g. Liu et al., 2012). The development of accelerator mass spectrometry (AMS) radiocarbon dating has meant that only a small amount of material is needed for dating, and thus archaeological seeds themselves can be dated, giving an accurate date for the appearance of particular crops at a locality. Finally, another source of data is crop phylogeographic studies, the study of genetic diversity in space and time, which is the focus of this paper and is discussed below.

Plant genetic resources useful for phylogeographic studies

i. Crop landraces

The most plentiful sources of material for phylogeographic studies are living crop landraces. These are mostly found in germplasm collections, such as the one at the VIR, and a smaller number are found growing in situ. Firstly, we need to understand what a landrace is and show how their unique genetic diversity can help us understand crop movements in prehistory.

The precise definition of a landrace is a matter of some debate in the research community. However for the purposes of this study, landraces can be defined as cultivated plants whose seed-corn is habitually acquired, either from the previous harvest or from the kin network, rather than from a commercial market. Landraces have possibly been cultivated in the same locality for many hundreds or even thousands of years, since the initial establishment of agriculture in that region. Landraces would have been maintained by continual regeneration of seed by local farmers and are well adapted to local environmental conditions. It is consequently often the case that crop landraces can contain an ancient genetic signature that may reflect the earliest crop movements during prehistory. By contrast, commercially acquired cultivars typically have diverse genetic input from geographically dispersed source populations, and are generally regenerated remote from the growing environment. Commercially acquired cultivars are therefore not suitable for crop phylogeographic studies aimed at investigating prehistoric movements of crop species, since they reflect changes in agricultural practices and crop diversity occurring during the 20th and 21st centuries (Jones et al., 2008, Lister et al., 2009).

Our previous work has shown that in Western Europe, landrace distribution is very patchy, and most landraces today in germplasm collections come from mountainous regions (e.g.

many of Vavilov's collection trips were to mountainous regions such as the Pamirs and the Caucasus). This partly reflects the high levels of genetic diversity found in mountainous habitats, which is of considerable interest to plant collectors, and hence more collections were made. It is also the case, however, that landraces were more likely to persist in mountainous regions where mechanized agriculture and modern cultivars were unlikely to reach. In addition, the patchy distribution of landraces reflects the failure to collect landraces were before their demise, perhaps because their importance was not recognised (Jones et al., 2008). In some areas of the world landraces persist today; these are also in general hilly and remote regions where traditional agricultural practices are still use. This in situ conservation of landraces is seen as being an important addition to ex situ conservation in germplasm banks.

For phylogeographic studies seeking to determine the routes of spread of particular domesticate, well-provenanced landrace material is sought wherever possible. For finer degrees of resolution of migration routes, ideally collection data will have recorded precise latitude and longitude, or at least the names of the nearest town or village, to the site of collection, as well as the date of collection. Information about other parameters such as altitude would be desirable as well. Unfortunately, many extant landraces used in recent phylogeographic studies of the spread of agriculture are constrained by lack of locational information, with just the original country of origin (or at best province) recorded. This may reflect lack of information recorded at the time of collection, or loss of records at a later date.

Examples of crop phylogeographic studies using landraces and their wild ancestors include a study of barley by Saisho & Purugganan (2007), which showed an east-west split in Old World barley landraces where European and North African barleys were most likely derived from barley domesticated in the Fertile Crescent region and more easterly barleys were likely to have originated from barley domesticated in a second location, more easterly location. The study by Oliveira et al. (2012) of tetraploid wheat landraces in the in the Mediterranean Basin suggests a dynamic history of introduction and extinction of different genotypes in the region during history and prehistory. Molina et al. (2011) demonstrate a single origin of Asian domesticated rice at approximately 8,200 to 13,500 years ago, which is consistent with known archaeobotanical data that suggests rice was first cultivated at around this time in the Yangtze Valley of China.

ii. Historic material

While the abovementioned studies reveal a considerable amount of knowledge to our understanding of the domestication and spread of crop species, we argue that solely using extant landraces have limitations for two main reasons: Firstly, in many regions landraces were not collected prior to their replacement by commercial varieties (early 20th century onwards). The disappearance of landraces from these areas (e.g., Central Europe) was at a time when their inherent value was not realised, and therefore many geographic regions are not represented in germplasm bank collections. Landraces may no longer be present in certain areas because of changes in land use or different environmental conditions, or because they were never collected in the first place because of inaccessibility or political instability. Secondly, inferring the respective contributions of different cultural episodes in the past to patterns observed in contemporary landrace phylogeography is not a straightforward matter. The inclusion of historic plant material is able to address both of these limitations of since such specimens can fill in gaps where modern landraces are not found and can indicate historical patterns of agriculture prior to the most recent crop movements and scientific plant breeding. In Jones et al. (2008) and Lister et al. (2009) we have demonstrated that herbarium specimens are able to fill in some of the geographical gaps in extant European barley landraces, and can also give a degree of time depth.

Historic plant material includes historical seed collections, brought together for example, agricultural fairs, and more commonly, herbarium specimens, which are held worldwide in natural history museums, botanical gardens and agricultural research institutes, such as the VIR. From the 17th century onwards, herbarium collections were created for the purposes of plant

taxonomy, which was mostly based on comparisons of morphological features. In some areas of botanical research the emphasis has shifted from classical taxonomy to molecular approaches. As a consequence, some herbaria and other natural history collections have fallen out of use and in some cases have disappeared altogether. However, in the past 20 years or so herbaria have been recognised as a valuable source of genetic material in biodiversity and phylogeographic studies. This novel use has leant new impetus to the conservation of many collections (Lister et al., 2010).

Studies of crop phylogeography of historical material include the domestication gene *NAM-B1* in a 19th century historical wheat collection which affects both nutritional quality and grain yield but with opposite effects. The ancestral allele was present in some of the historic accessions, suggesting that fixation of the mutated allele occurred during modern crop improvement rather than during domestication as was originally thought (Asplund et al., 2010; Hagenblad et al., 2012). Ames & Spooner (2008) report a study that clarifies the origins of the potato in Europe using historical herbarium material. Their analysis of a plastid DNA marker showed that the Andean potato predominated in the 1700's, but the Chilean potato was introduced into Europe as early as 1811.

DNA extracted from historical material is normally treated as ancient DNA (aDNA) as care must be taken for the material not to be contaminated with DNA from modern plant material or by PCR amplicons generated during genetic analysis of plant material. This type of DNA is also fragmented, and suitable genetic markers must be chosen as a result.

iii. Archaeological material

Another source of plant material for crop phylogeographic studies is archaeobotanical material. This is material recovered from archaeological sites, can consist of seeds, grains, stems and even whole inflorescences, and can be found in different states of preservation: charred, waterlogged, dessicated or mineralized, depending on the geography or the context excavated. Along with radiocarbon dating, genetic analysis of archaeological material can most accurately give us a unique insight into the actual genetic composition of prehistoric crop varieties.

Dessicated archaeobotanical material remains the best preservation state for ancient plant DNA studies. Unfortunately, this type of material is rare, and is usually only found in regions of the world with extreme aridity, such as the Nubian Desert in Egypt (e.g. barley, Palmer et al., 2009), or maize from South America (Freitas et al., 2003) or material stored in dry caves or silos (e.g. wheat from the Canary Islands, Oliveira et al., 2012). The most common type of preservation of archaeobotanical material is charring. This may be the result of cooking fires, accidental fires, or long-term exposure to lower levels of heat. At first glance, charred remains do not seem to be favourable for DNA survival. Very low success rates of DNA extraction and amplification have been reported with charred wheat remains (Brown et al., 1994; Schlumbaum et al., 1998). However, these publications support DNA survival in a few cases, possibly because of exposure to low fire temperatures. Some successful studies of charred material have been reported, e.g. wheat in an Iron Age hill fort in the UK (Allaby et al., 1994). Recently, the advent of next generation DNA sequencing (NGS) techniques have enabled the recovery of even fragmentary genetic data to be gained from charred material, and this opens up the possibility of many more studies in the future. Recent publications include genetic studies of charred grains of naked wheat from several archaeological sites in Spain (Fernández et al., 2013), and a mixed sample of barley, einkorn, emmer and broomcorn millet, taken from a 3300-year-old assemblage of charred cereal grains from Assiros Toumba, Greece (Bunning et al., 2012).

As noted above with historic material, care must be taken to ensure that genetic information obtained from archaeological material is from the ancient material itself and not from contaminating modern DNA or amplicons. Rigorous sets of criteria are used in aDNA research (e.g. Wandeler et al., 2007). Markers suitable for degraded and low quantities of DNA must be used.

Case studies of crop phylogeographic analysis of crops

i. Broomcorn millet - dispersal and phenotypic selection can be analysed using extant landraces

The VIR germplasm collection of common millet (*Panicum miliaceum* – also called proso or broomcorn millet) is an invaluable resource for researching the domestication and spread of this crop in prehistory. Common millet was one of the earliest crops to be domesticated: the earliest archaeological sites with millet grain remains are in northern China, and date to at least 8,000 BP (Lu et al., 2009; Zhao, 2011). It is extremely likely that common millet was domesticated in China, possibly from the weedy form *P. miliaceum* subsp. *rudiversum*, or from a now-extinct relative (Zohary et al., 2012). In the middle Neolithic and subsequent periods, common millet became one of two staple cereals (the other being foxtail millet, *Setaria italica*) in the farming communities of northern China (Liu et al., 2012)

Common millet was also grown in eastern and central Europe at least as early as the Bronze Age. There is some evidence, in particular from grain impressions in pottery assigned to the Tripol'ye culture from Ukrainian sites, that it may have been present as early as the Neolithic in this region (Motuzaitė-Matuzevičiūtė et al., 2009). These reports have led to speculation that common millet was domesticated independently in western Asia or eastern Europe (Jones, 2004). The alternative scenario is that this species spread westward with early agricultural societies in the 5th and 4th millennia BP, perhaps along routes that were the precursor to the historic Silk Road trading routes, or further to the north through the steppe or forest-steppe zones of central/northern Asia (Jones et al., 2011). Certainly by the late Bronze Age and Iron Age, evidence from the dense archaeobotanical record suggests that common millet was widely cultivated in Europe, complementing other cereals including wheat and barley. Its importance as a cultivar remained widespread during the mediaeval period, before declining (Zohary et al., 2012). Today, it is considered a minor crop, but consumption remains significant in China, Russia and Central Asia, and its cultivation is increasing in North America. Its early globalization and potential today relate to its exceptional ecological hardiness and short generation time: it is well-adapted to the semi-arid environments that typify Central Asia, with the lowest water requirement of any cereal, is tolerant of poor soils, and can go from sowing to harvest in as little as 2-3 months (Baltensperger, 2002).

Analysis of genetic variation in common millet is challenging for two reasons: the relatively low global economic importance of the crop means that there has been little investment in developing molecular tools, and despite showing high phenotypic diversity, it appears that the level of molecular variation is very low (Hunt et al., 2011; Warwick, 1987). (Cho et al., 2010) developed a set of 25 microsatellite loci (also called short sequence repeats or SSRs). SSRs are typically found in the non-coding portions of the genome and are therefore presumed to evolve neutrally, they consist of (usually) di-, tri-, or tetranucleotide DNA sequence motifs repeated many times in tandem. They evolve rapidly by the gain or loss of repeat units, caused by errors in DNA replication, resulting in alleles of different lengths.

We used 16 of the loci developed by (Cho et al., 2010) to investigate the geographic structuring of genetic diversity in landraces of *P. miliaceum* sourced from across its ancient distribution in Eurasia. The VIR collection of *P. miliaceum* germplasm is one of the most important in the world, with around 9000 accessions. We initially analysed 98 landraces, of which 72 came from the VIR collection. The data show that there is a strong East-West genetic split in the *P. miliaceum* genepool, with the boundary between the two genetic groups lying approximately in northwestern China. Each of these two major groups is substructured: the western group divides into two genepools and the eastern group into four (Fig 1). There are several notable features about the geographic distribution of the genepools. First, virtually all the genetic diversity is present within China, and it is plausible that the two genepools in the western part of the range represent two waves of westward spread from China. Second, there is a distinctive genetic identity to a northerly group of samples, in Siberia and Mongolia. Third, the

accessions from Japan are genetically homogeneous and differentiated from those in mainland Asia (Hunt et al., 2011).

Genetic groupings identified by this method likely represent some combination of demographic processes, such as past population expansions, and ecotypes that are adapted to local environmental conditions. Almost nothing is known about the genetic basis of environmental adaptation in common millet. However, genotypic differences can be analysed for one phenotypic trait that has been under strong selection by humans, namely grain starch quality. As in many other cereals, a high proportion of East Asian varieties are characterised by glutinous or waxy starch, from which amylose is absent and which shows different physico-chemical properties on cooking. We have recently characterised the mutant alleles at the *GBSSI* locus in *P. miliaceum*, which determines the waxy starch phenotype (Hunt et al., 2010).

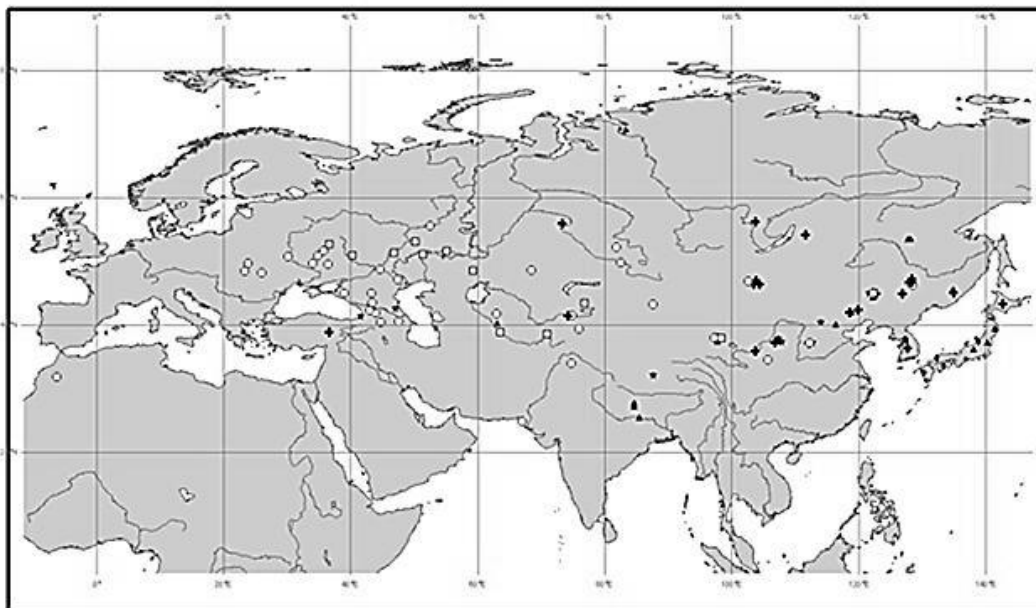


Fig 1. Genetic groups in *P. miliaceum* identified by Bayesian analysis of SSR alleles

Two major genetic groups (white and black symbols) were identified among 98 landrace samples. These subdivided into two and four groups respectively (shown as different symbols). The different groups have distinct geographic distributions. Redrawn from Hunt et al. (2011).

Because *P. miliaceum* is a tetraploid species, the waxy phenotype requires the possession of mutant alleles at each of two homeologous loci. Analysis of the geographic distribution of *GBSSI* alleles in 168 plants from landrace samples shows that the mutant allele at the major determinant *GBSSI* locus is restricted to eastern China, Korea and Japan, while the mutant alleles at the other *GBSSI* locus are widely distributed (Fig 2). There is strong association between the *GBSSI* alleles and the genetic groupings inferred from the SSR analyses, indicating that selection on this locus has been important in shaping the overall genetic structure of common millet. It is likely that waxy mutations arose in particular genetic groups and were then exchanged among them by limited interbreeding, driven by selection for the waxy phenotype in east Asia and the non-waxy phenotype in the west (Hunt et al., 2013).

ii. Barley – historic plant material gives time depth to studies of modern landraces

Barley (*Hordeum vulgare*) is among a group of plants, including emmer and einkorn wheat that were domesticated around 10,500 years ago in southwest Asia. Today barley is the fourth most important cereal crop in the world behind wheat, rice and maize. Cultivated barley was domesticated from wild barley (*H. vulgare* ssp. *spontaneum*), which is of the two-rowed

form with a brittle rachis. Barley was one of the principal crops to subsequently spread from southwest Asia into Europe, Africa and Asia.

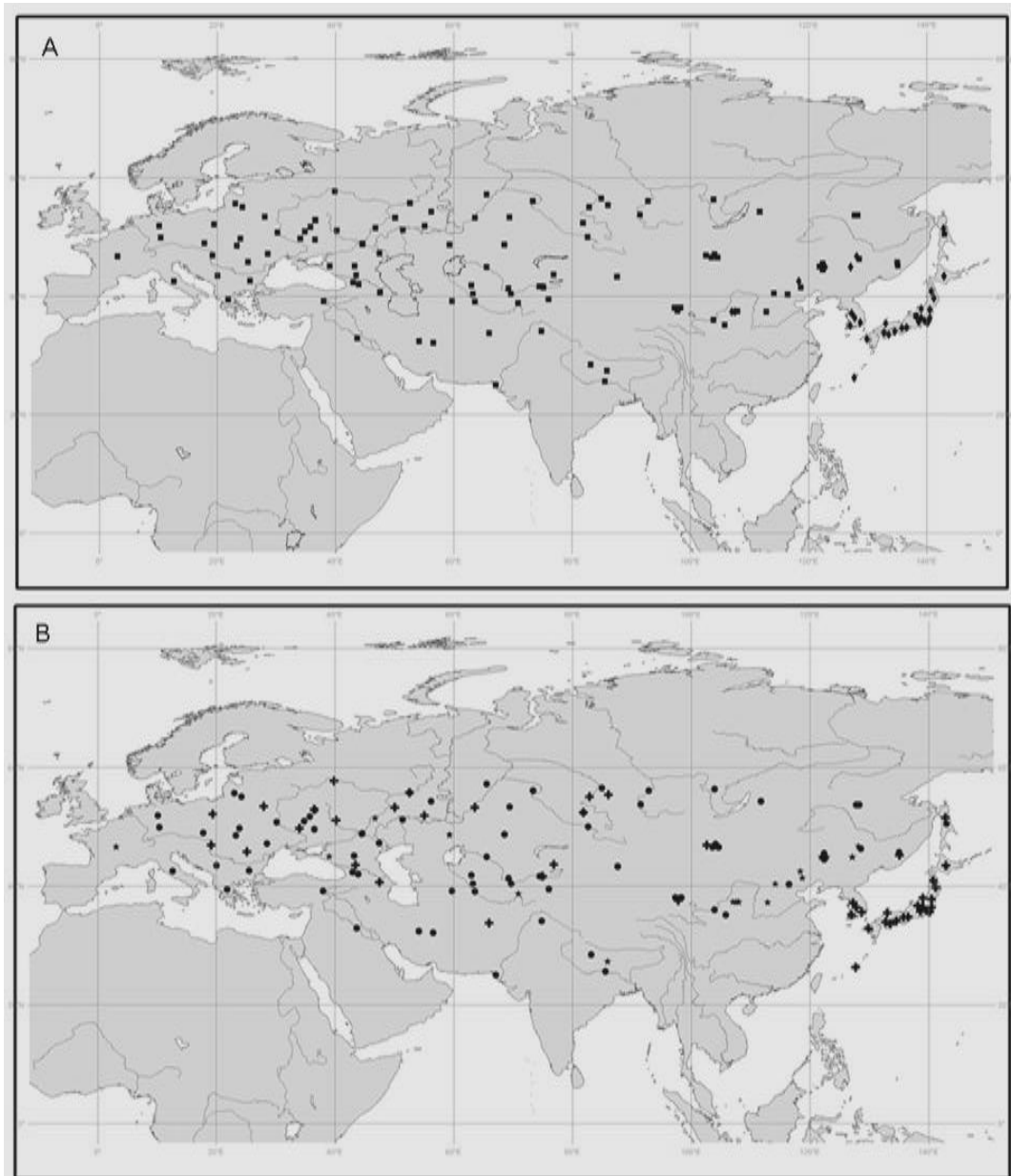


Fig 2. Distribution of alleles at the *GBSSI* locus in 168 landrace samples of *P. miliaceum*:

A. *GBSSI-S* homeologue. ■ wild-type (non-waxy) allele, ◆ mutant (waxy) allele.

B. *GBSSI-L* homeologue. ● wild-type (non-waxy) allele, ★ and ✚ - independent mutant (waxy) alleles

Plants must have waxy alleles at both homeologous loci to show the waxy phenotype. These phenotypes are restricted to eastern China, Korea, and Japan. Redrawn from Hunt et al. (2013).

Domesticated forms of barley arrived in the Balkans around 6000 BC and over the next 2 to 3000 years spread throughout Europe by two principal routes, one following the loess soils of the Danube and Rhine river valleys through central Europe and into the north European plain, and the second taking a route along the Mediterranean coast through Italy and Iberia to northwest Europe (e.g. Bogucki, 1996). Barley cultivation spread rapidly through the Balkans but appears to have slowed down in certain parts of Europe such as the in the Great Hungarian Plain and the Alpine region. One theory for these delays is the slow assimilation of agricultural practices by existing hunter-gatherer populations in environments rich in wild resources, and another theory

is based on the time taken for crops to adapt to novel climatic conditions, such as changes in the hours of daylight during different seasons. Crop genetic studies have shed light on the latter of these theories.

In the parts of southwest Asia where wheat and barley was domesticated, the growing season is terminated by summer aridity. The crops need to flower quickly while moisture is still available. Moving north and west away from southwest Asia, the climate grows more continental, with summer rather than winter rainfall. These different conditions would have had a profound effect on the crops and would have required alterations in various pathways, switching on and off genes responsible for transitions between lifecycle stages such as germination and flowering. Those same day-length triggers, necessary in a Mediterranean climate became less favourable, it was more advantageous for flowering not to be triggered by increasing daylength, enabling an extended period of vegetative growth and flowering later in the growing season (Cockram et al., 2007, Jones et al., 2008).

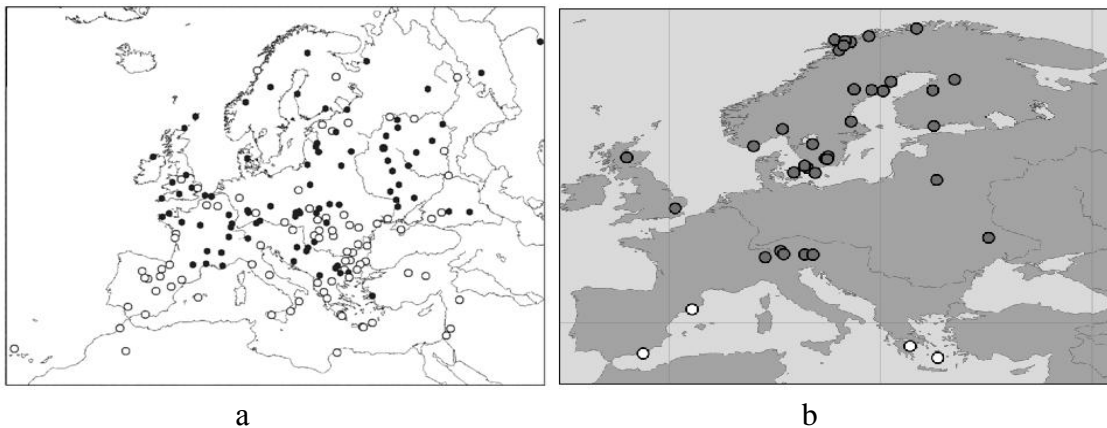


Fig 3 (a). *Ppd-H1* alleles in extant European barley landraces (from Jones et al., 2008), (b). *Ppd-H1* alleles in historic barley accessions (from Lister et al., 2009)

Both sets of results were generated using PCR and Sanger sequencing a region of the *Ppd-H1* gene. White circles represent the wild-type *Ppd-H1* alleles, where barleys flower in response to long days, and grey circles represent barleys with the mutant *ppd-H1* alleles, which are insensitive to long days.



Fig 4. Part of a historic seed collection from the Herbarium of the University of Tromsø, Norway, dated to 1869

Barley from this collection formed an important part of the research on the *Ppd-H1* gene in historic barley (Lister et al., 2009).

In order to study flowering time and its affect on the spread of barley cultivation through Europe, variants of a photoperiod response gene, *Ppd-H1*, were analysed in both modern barley landraces and historic barley material, the latter mostly dating from the 19th century. A mutant form of the photoperiod response gene, *Ppd-H1*, causes barley to be non-responsive to long days, while the wild-type responsive form allows plants to flower in response to long days. This change in the functionality of the *Ppd-H1* gene appears to be caused by a single nucleotide polymorphism (SNP), as described by (Turner et al., 2005) and (Jones et al., 2008). Jones et al. (2008) mapped the extant *Ppd-H1* alleles according to the geographical coordinates of their accession origin, and demonstrated a latitudinal cline in *Ppd-H1* alleles in modern barley landraces, with a higher proportion of the wild type *Ppd-H1* allele in southern latitudes, and the proportion of the mutant *ppd-H1* allele increasing in northern latitudes (Fig 1a). Southern barleys are triggered to flower early, an advantage in a hot and dry summer, and northern barleys lacking that trigger, an advantage in longer and moister temperate growing seasons. The same mutation was mapped in historic barley material from herbarium and historic seed collections (Fig 1b, Lister et al., 2009), revealing an even clearer latitudinal partitioning than the extant landrace data, with no overlap in the geographic ranges of the different alleles.

The difference in the clarity of the patterns seen in extant landrace and historic barleys may reflect a blurring of biogeographical boundaries at some point between the 19th and the early 20th century, when the majority of the extant landraces were collected. The period from which our historic specimens date is the same in which the rapid expansion of railway networks transformed the agrarian landscape of Europe in a fundamental way, as the potential to move crops and livestock significantly increased. Thus, the mixing of *Ppd-H1* alleles in Scandinavia after 1900 may have been influenced by the construction of a rail link between Germany and Sweden in 1909. Our results thus demonstrate that the genetic landscape of our crop species can be significantly altered by recent socio-cultural events, and underlines the importance of gathering data from historic material, in order to extend our knowledge of genetic variation in space, and also in time (Lister et al., 2009).

Typing of mutations such as single nucleotide polymorphisms (SNPs) in non-viable plant material, either through traditional PCR and sequencing methods or new high-throughput SNP-assay techniques, allows light to be shed on the morphological and developmental traits that crops possessed while they were still alive. This enables the determination of phenotypes that are otherwise unobservable in the plant materials studied, in particular traits involved in environmental adaptation, e.g. flowering time. We have recently demonstrated that the SNP genotyping assay KASP™ (LGC Genomics) reliably and accurately works with DNA from historic material, giving the same results as with Sanger sequencing (Lister et al., in press).

iii. Wheat – ancient DNA identifies the earliest wheat in China

Several different species within the genus *Triticum* were brought into cultivation during prehistory. At around 10,000 y BP domesticated forms of emmer (tetraploid AABB, *T. turgidum* subsp. *dicoccum*) and einkorn wheat (diploid AA, *T. monococcum*), both possessing a tough rachis, appear in the Fertile Crescent in Southwest Asia. Hexaploid bread wheat (AABBDD, *T. aestivum*) evolved under cultivation from a hybridization event between a tetraploid domesticated wheat and a diploid wild grass, *Aegilops tauschii*, appearing in southwest Asia by the 7th mill BC (Zohary & Hopf, 2000). During subsequent millennia, domesticated wheat spread into Europe, Africa and Asia. Various species of wheat have been prominent in the Eurasian archaeobotanical record throughout prehistory. For the past two thousand years hexaploid bread wheat has grown to be one of the principal food plants consumed by man. The spread of wheat though Europe has been well studied, but by comparison, the eastward spread of wheat cultivation into East and South Asia is poorly understood. Increasing use of flotation methods in archaeological excavation is revealing dates for wheat in north China as early as the 3rd and 2nd millennia BC (e.g. Donghuishan, Li & Mo, 2004, Xishanping, Li et al., 2007).

The arid northwestern province of China, Xinjiang, has long been a major crossroads of contact between the West and the East, later becoming part of the ‘Silk Routes’, and may have played a significant role in the history of the eastward spread of wheat and other Southwest Asian domesticates. Large amounts of remarkably preserved dessicated wheat have been recovered from the Bronze Age Xiaohe cemetery, located in the Taklamakan Desert in Xinjiang. The exceptionally dry conditions have led to the natural mummification of the human bodies and the excellent preservation of cereal grains, including free-threshing wheat (Fig 5) and broomcorn millet (*Panicum miliaceum*), found contained within the coffins (CRAIXAR, 2004). Wheat grains from the cemetery were radiocarbon dated by direct accelerator mass spectrometry (AMS) to approximately 3760 to 3540 years BP. Naked wheats, which include durum wheat (*T. turgidum* subsp. *durum* L., tetraploid, AABB) and bread wheat (*T. aestivum* L., hexaploid, AABBDD), when recovered from archaeological sites are difficult to reliably distinguish from one another without associated chaff remains (Sallares et al., 1995). Ancient DNA (aDNA) analysis of the Xiaohe wheat has provided us with an invaluable opportunity to reveal the ploidy level of the wheat.

The ribosomal DNA markers internal transcribed spacer region 1 and 2 (ITS1 and ITS2) and intergenic spacer region (IGS) have sufficient intraspecific diversity in wheat to enable identification of species and subspecies with the *Triticum* genus. The ploidy level of free threshing wheat can be determined by a PCR-based system using primers that span the IGS region of rDNA, in which the D genome locus has a 71 bp insertion that is absent from the corresponding A and B loci (Sallares et al., 1995). This marker can enable the detection of the D genome, which is present in hexaploid bread wheat but not in tetraploid wheats. The markers are also suitable for ancient DNA analysis in that the rDNA is present in multiple copies in the plant genome and the region amplified in this study is short (around 200 bp) which is suitable for the fragmented nature of aDNA. All three markers were successfully amplified from wheat grain aDNA extracts and the resulting PCR products were sequenced. Our results indicated that the Xiaohe wheat shows most sequence similarity to hexaploid bread wheat (*T. aestivum*), including the characteristic 71 bp insertion into the D genome IGS sequence. The implementation of rigorous control procedures, including replication of DNA extraction and amplification in an independent laboratory, indicated that these results were genuine, and were not a result of contamination by existing amplicons or modern wheat DNA (Li et al., 2011). The results presented in this paper constitute the first definitive evidence for hexaploid prehistoric wheat grains in China.



Fig 5. Some of the dessicated hexaploid wheat grains from the Xiaohe cemetery site, Xinjiang, China, showing remarkable preservation, including intact epidermal hairs (Li et al., 2011)

The fast evolving field of next generation sequencing (NGS) technologies is radically changing the amount of data we can obtain from archaeological plant specimens. NGS technologies have the potential to recover genetic information from even much degraded archaeological material, and also open up the possibility of investigating whole plant genomes. Such analyses will help us to understand the genetic makeup of ancient crops in the context of the environment in which they are excavated, which will help us better understand the environmental challenges facing tomorrow's agriculture.

Conclusion

In this review paper we have discussed how the phylogeographic analysis of extant crop landraces, historic material and archaeological specimens can help us understand the domestication of crop plants and the subsequent spread of agriculture. The VIR germplasm and herbarium collections are playing an important part in this research, as are other similar collections throughout the world. This novel use of these important genetic resources adds a new impetus to their conservation. Nicolai Vavilov would no doubt approve of these relatively new and unforeseen uses of the collections he made in the early 20th century, for this research is very much an extension of his theories of the centres of origin of cultivated plants.

Литература

- Allaby, R. G., M. K. Jones, and T. A. Brown.* DNA Is Charred Wheat Grains from the Iron-Age Hillfort at Danebury, England // *Antiquity*. 1994. № 68. P. 126–132.
- Ames, Mercedes, and David M. Spooner.* DNA from herbarium specimens settles a controversy about origins of the European potato // *American Journal of Botany*. 2008. V. 95. P. 252–257.
- Asplund, Linnea, Jenny Hagenblad, and Matti W. Leino.* Re-evaluating the history of the wheat domestication gene NAM-B1 using historical plant material // *Journal of Archaeological Science*. 2010. V. 37. P. 2303–2307.
- Baltensperger, D. D.* Progress with proso, pearl and other millets // In *Trends in New Crops and New Uses* / Edited by J. Janick and A. Whipkey. Alexandria, VA: ASHS Press, 2002. P. 100–103.
- Bogucki, P.* The spread of early farming in Europe // *American Scientist*. 1996. V. 84. P. 242–253.
- Brown, T. A., R. G. Allaby, K. A. Brown, K. Odonoghue, and R. Sallares.* DNA in Wheat Seeds from European Archaeological Sites // *Experientia*. 1994. V. 50. P. 571–575.
- Bunning, Sandra L., Glynis Jones, and Terence A. Brown.* Next generation sequencing of DNA in 3300-year-old charred cereal grains // *Journal of Archaeological Science*. 2012. V. 39. P. 2780–2784.
- CRAIXAR (The Cultural Relics and Archaeological Institute of Xinjiang Autonomous Regions).* The Excavation Report of Xiaohe Cemetery. RCCFAJU. In *Frontier Archaeology*, Beijing: Science Press, 2004.
- Cho, Y-I., J-W. Chung, G-A. Lee, K-H. Ma, A. Dixit, J-G. Gwag, and Y-J. Park.* Development and characterization of twenty-five new polymorphic microsatellite markers in proso millet (*Panicum miliaceum* L.) // *Genes and Genomics*. 2010. V. 32. P. 267–273.
- Cockram, J., H. Jones, F. J. Leigh, D. O'Sullivan, W. Powell, D. A. Laurie, and A. J. Greenland.* Control of flowering time in temperate cereals: genes, domestication, and sustainable productivity // *Journal of Experimental Botany*. 2007. V. 58. P. 1231–1244.
- Fernández, E., S. Thaw, T. A. Brown, E. Arroyo-Pardo, R. Buxó, M. D. Serret, and J. L. Araus.* DNA analysis in charred grains of naked wheat from several archaeological sites in Spain // *Journal of Archaeological Science*. 2013. V. 40. P. 659–670.
- Freitas, Fabio Oliveira, Gerhard Bendel, Robin G. Allaby, and Terence A. Brown.* DNA from primitive maize landraces and archaeological remains: implications for the domestication of maize and its expansion into South America // *Journal of Archaeological Science*. 2003. V. 30. P. 901–908.
- Hagenblad, Jenny, Linnea Asplund, Francois Balfourier, Catherine Ravel, and Matti W. Leino.* Strong presence of the high grain protein content allele of NAM-B1 in Fennoscandian wheat // *Theoretical and Applied Genetics*. 2012. V. 125. P. 1677–1686.

- Hunt, H. V., M. G. Campana, M. C. Lawes, Y-J. Park, M. A. Bower, C. J. Howe, and M. K. Jones. Genetic diversity and phylogeography of broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) across Eurasia // *Molecular Ecology*. 2011. V. 20. P. 4756–4771.
- Hunt, H. V., K. Denyer, L. C. Packman, M. K. Jones, and C. J. Howe. Molecular basis of the waxy phenotype in broomcorn millet (*Panicum miliaceum* L.) // *Molecular Biology and Evolution*. 2010. V. 27. P. 1478–1494.
- Hunt, H. V., H. M. Moots, R. A. Graybosch, H. Jones, M. Parker, O. Romanova, M. K. Jones, C. J. Howe, and K. Trafford. Waxy-phenotype evolution in the allotetraploid cereal broomcorn millet: mutations at the GBSSI locus in their functional and phylogenetic context // *Molecular Biology and Evolution*. 2013. V. 30. P. 109–122.
- Jones, H., F. J. Leigh, I. Mackay, M. A. Bower, L. M. J. Smith, M. P. Charles, G. Jones, M. K. Jones, T. A. Brown, and W. Powell. Population-based resequencing reveals that the flowering time adaptation of cultivated barley originated east of the fertile crescent // *Molecular Biology and Evolution*. 2008. V. 25. P. 2211–2219.
- Jones, Huw, Diane L. Lister, Mim A. Bower, Fiona J. Leigh, Lydia M. Smith, and Martin K. Jones. Approaches and constraints of using existing landrace and extant plant material to understand agricultural spread in prehistory // *Plant Genetic Resources*. 2008. V. 66. P. 1–15.
- Jones, M. K. Between fertile crescents: minor grain crops and agricultural origins. In *Traces of ancestry: studies in honour of Colin Renfrew* / edited by M. K. Jones. Cambridge Oxbow Books, 2004.
- Jones, M. K., H. V. Hunt, E. Lightfoot, D. L. Lister, Xinyi Liu, and G. Motuzaitė-Matuzevičiute. Food globalization in prehistory // *World Archaeology*. 2011. V. 43. P. 665–675.
- Li, Chunxiang, Diane L. Lister, Hongjie Li, Yue Xu, Yinqiu Cui, Mim A. Bower, Martin K. Jones, and Hui Zhou. Ancient DNA analysis of desiccated wheat grains excavated from a Bronze Age cemetery in Xinjiang // *Journal of Archaeological Science*. 2011. V. 38. P. 115–119.
- Li, S., and D. Mo. *Kaogu yu Wenwu* (Archaeology and Cultural Relics). 2004. V. 146. P. 51–60.
- Li, X. Q., J. Dodson, X. Y. Zhou, H. Zhang, and R. Masutomoto. Early cultivated wheat and broadening of agriculture in Neolithic China // *Holocene*. 2007. V. 17. P. 555–560.
- Lister, D. L., H. Jones, M. K. Jones, D. M. O'Sullivan, and J. Cockram. *in press*. Analysis of DNA polymorphism in ancient barley herbarium material: validation of the KASP SNP genotyping platform. *Taxon*.
- Lister, Diane L., Mim A. Bower, and Martin K. Jones. Herbarium specimens expand the geographical and temporal range of germplasm data in phylogeographic studies // *Taxon*. 2010. V. 59. P. 1321–1323.
- Lister, Diane L., Susan Thaw, Mim A. Bower, Huw Jones, Michael P. Charles, Glynis Jones, Lydia M. J. Smith, Christopher J. Howe, Terence A. Brown, and Martin K. Jones. Latitudinal variation in a photoperiod response gene in European barley: insight into the dynamics of agricultural spread from 'historic' specimens // *Journal of Archaeological Science*. 2009. V. 36. P. 1092–1098.
- Liu, X., M. K. Jones, Z. Zhao, G. Liu, and T. C. O'Connell. The earliest evidence of millet as a staple crop: New light on neolithic foodways in North China // *J. Phys. Anthropol.* 2012. V. 149. 283–290.
- Lu, Houyuan, Jianping Zhang, Kam-Biu Liu, Naiqin Wu, Yumei Li, Kunshu Zhou, Maolin Ye, Tianyu Zhang, Haijiang Zhang, Xiaoyan Yang, Licheng Shen, Deke Xu, and Quan Li. Earliest domestication of common millet (*Panicum miliaceum*) in East Asia extended to 10,000 years ago // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2009. V. 106. P. 7367–7372.
- Molina, J., M. Sikora, N. Garud, J. M. Flowers, S. Rubinstein, A. Reynolds, P. Huang, S. Jackson, B. A. Schaal, C. D. Bustamante, A. R. Boyko, and M. D. Purugganan. 2011. Molecular evidence for a single evolutionary origin of domesticated rice // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. V. 108. P. 8351–8356.
- Motuzaitė-Matuzevičiute, G., H. V. Hunt, and M. K. Jones. Multiple sources for Neolithic European agriculture: Geographical origins of early domesticates in Moldova and Ukraine. In *The East European Plain on the Eve of Agriculture.*, edited by P. M. Dolukhanov. Oxford: British Archaeological Reports. Archaeopress, 2009.
- Oliveira, H. R., M. G. Campana, H. Jones, H. V. Hunt, F. Leigh, D. I. Redhouse, D. L. Lister, and M. K. Jones. Tetraploid wheat landraces in the Mediterranean basin: taxonomy, evolution and genetic diversity // *PLoS One*. 2012. 7:e37063.

- Oliveira, Hugo R., Peter Civián, Jacob Morales, Amelia Rodríguez-Rodríguez, Diane L. Lister, and Martin K. Jones.* Ancient DNA in archaeological wheat grains: preservation conditions and the study of pre-Hispanic agriculture on the island of Gran Canaria (Spain) // *Journal of Archaeological Science*. 2012. V. 39. P. 828–835.
- Palmer, Sarah A., Jonathan D. Moore, Alan J. Clapham, Pamela Rose, and Robin G. Allaby.* Archaeogenetic Evidence of Ancient Nubian Barley Evolution from Six to Two-Row Indicates Local Adaptation // *Plos One*. 2009. 4 (7).
- Saisho, D., and M. D. Purugganan.* Molecular phylogeography of domesticated barley traces expansion of agriculture in the Old World // *Genetics*. 2007. V. 177. P. 1765-1776.
- Sallares, R., R. G. Allaby, and T. A. Brown.* Pcr-Based Identification of Wheat Genomes // *Molecular Ecology*. 1995. V. 4. P. 509–514.
- Schlumbaum, A., S. Jacomet, and J. M. Neuhaus.* Coexistence of tetraploid and hexaploid naked wheat in a neolithic lake dwelling of Central Europe: Evidence from morphology and ancient DNA // *Journal of Archaeological Science*. 1998. V. 25. P. 1111–1118.
- Turner, A., J. Beales, S. Faure, R. P. Dunford, and D. A. Laurie.* The pseudo-response regulator Ppd-H1 provides adaptation to photoperiod in barley // *Science*. 2005. V. 310. P. 1031–1034.
- Wandeler, P., P. E. A. Hoeck, and L. F. Keller.* Back to the future: museum specimens in population genetics // *Trends in Ecology & Evolution*. 2007. V. 22. P. 634–642.
- Warwick, S. I.* Isozyme variation in proso millet // *Journal of Heredity*. 1987. V. 78. P. 210–212.
- Zhao, Z.* New Archaeobotanic Data for the Study of the Origins of Agriculture in China // *Current Anthropology*. 2011. V. 52. P. 295–306.
- Zohary, D., and M. Hopf.* *Domestication of Plants in the Old World*, 3rd edition. Oxford: Oxford University Press, 2000.
- Zohary, D., M. Hopf, and E. Weiss.* *Domestication of Plants in the Old World*. 4th edition. Oxford: Oxford University Press, 2012.

ЭВОЛЮЦИЯ ГЕНА ВЕРНАЛИЗАЦИИ *FRIGIDA* У *BRASSICA*

О. А. Фаина

Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии
Россельхозакадемии, Москва, Россия, e-mail: fadinaokcaha@gmail.com

Резюме

В регуляции перехода арабидопсиса к цветению под влиянием пониженных температур участвуют гены *FLOWERING LOCUS C (FLC)* и *FRIGIDA (FRI)*, и взаимодействие сильных и слабых аллелей этих генов во многих случаях объясняет полиморфизм растений по времени зацветания. Культурные виды *Brassica* включают яровые и озимые, однолетние и двулетние жизненные формы, сильно различающиеся по времени зацветания, однако, несмотря на огромное экономическое значение этих видов, строение и функции гомологов гена *FRI* у них недостаточно исследованы. В отличие от арабидопсиса, в геномах А и С *Brassica* ген *FRI* представлен двумя локусами – *FRIa* и *FRIb*, локализованными на разных хромосомах. Последовательности *FRI* из диплоидных видов *B. rapa* и *B. oleracea* сохраняются в субгеномах А и С тетраплоидных видов *B. carinata*, *B. juncea* и *B. napus* (96–99% сходства). Последовательности *FRI*, выделенные из *B. nigra* (геном В), сильно отличаются от *FRI* из *B. rapa* и *B. oleracea* и ближе к *FRIa*, чем к *FRIb*.

При филогенетическом анализе консервативного центрального участка *FRIa*, соответствующего домену *FRIGIDA*, отчетливо различаются последовательности, принадлежащие к линиям *Brassica* А/С и В, и два кластера Brassicaceae, соответствующих линиям I (включая трибу Camelinae) и II (включая трибу Brassiceae). Обсуждаются гипотезы, связывающие появление двух локусов *FRI* с видообразованием в роде *Brassica*.

Ключевые слова: *Brassica*, *FRIGIDA*, переход к цветению, филогенетический анализ.

EVOLUTION OF THE VERNALIZATION GENE *FRIGIDA* IN *BRASSICA*

O. A. Fadina

All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology, Moscow, Russia,
e-mail: fadinaokcaha@gmail.com

Summary

Genes *FLOWERING LOCUS C (FLC)* and *FRIGIDA (FRI)* participate in the vernalization pathway of floral transition in *Arabidopsis*, and the interaction of strong and weak alleles of these genes explain in many cases plant variation in time to flower. Cultivated *Brassica* species comprise spring and winter annual and biennial life forms, which are manifestly diverse in time to flower, and yet the structure and functions of *FRI* homologues have not been sufficiently explored in these economically important crops. In contrast to *Arabidopsis*, *FRI* in *Brassica* genomes A and C is represented by two loci, *FRIa* and *FRIb*, located on different chromosomes. *FRI* sequences from diploid species *B. rapa* and *B. oleracea* are retained in subgenomes A and C of tetraploid species *B. carinata*, *B. juncea* and *B. napus* (96-99% identity). *FRI* sequences isolated from *B. nigra* (genome B) dramatically differ from *FRI* in *B. rapa* and *B. oleracea* and resemble *FRIa* rather than *FRIb*. The phylogenetic analysis of the conserved central region of *FRIa* corresponding to the Frigida domain has discerned, quite distinctly, the sequences belonging to *Brassica* lines A/C and B and discriminated between two Brassicaceae clusters corresponding to the lineages I (comprising the tribe Camelinae) and II (comprising the tribe Brassiceae). Hypotheses under discussion relate the evolution of two *FRI* loci to speciation in the genus *Brassica*.

Key words: *Brassica*, *FRIGIDA*, floral transition, phylogenetic analysis.

Введение

Важным событием в эволюции семейства Brassicaceae стала дивергенция 20–30 млн. лет назад двух линий (lineages): линии I, включающей трибу Camelinae, куда входит арабидопсис (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.), и линии II, которая включает трибу Brassiceae (Cheung et al., 2009; Couvreur et al., 2010; Franzke et al., 2011). Вслед за выделением рода *Brassica* в нем разделились линии A/C и B (Warwick and Sauder, 2005), это событие предшествовало дивергенции геномов A (*Brassica rapa* L.) и C (*Brassica oleracea* L.), которая произошла 2,5–4,2 млн. лет тому назад (Cheung et al., 2009).

Генетические исследования эволюции механизмов, контролирующих развитие (evo-devo), уделяют первостепенное внимание генам, регулирующим переход к цветению как важнейшее событие в жизни растений. В умеренных широтах важную роль в этом переходе играет продолжительное воздействие низкими положительными температурами (вернализация, или яровизация). Гены, контролирующие переход к цветению под влиянием вернализации, хорошо изучены на модельных растениях – арабидопсисе и пшенице (Greenup et al., 2009). В случае арабидопсиса переход к цветению при вернализации контролируется комплексом генов, среди которых центральное положение занимает *FLOWERING LOCUS C (FLC)*. Экспрессия *FLC* делает невозможным переход к цветению. Эпигенетические изменения в структуре хроматина *FLC* в процессе вернализации приводят к снижению экспрессии этого гена, *FLC* остается в таком состоянии во время митотического деления клеток и только на стадии эмбрионального развития возвращается в свое прежнее состояние (Amasino, 2010). С помощью механизма ко-транскрипции ген *FRIGIDA (FRI)* усиливает вызванную *FLC* репрессию перехода к цветению (Geraldo et al., 2009; Choi et al., 2011). Взаимодействие сильных и слабых аллелей *FLC* и *FRI* во многих случаях объясняет полиморфизм растений арабидопсиса по времени зацветания (Johanson et al., 2001; Le Corre et al., 2002; Shindo et al., 2005; Strange et al., 2011).

Культурные виды *Brassica* L. включают яровые и озимые, однолетние и двулетние жизненные формы, сильно различающиеся по времени зацветания, однако, несмотря на их огромное экономическое значение, строение и функции гомологов гена *FRI* у этих видов исследованы недостаточно. В отличие от арабидопсиса, в геномах A и C *Brassica* ген *FRI* представлен двумя локусами – *FRIa* и *FRIb*, локализованными на разных хромосомах. Последовательности *FRI* из диплоидных видов *B. rapa* (геном A) и *B. oleracea* L. (геном C) сохраняются в субгеномах A и C тетраплоида *Brassica napus* L. (Wang et al., 2011; Irwin et al., 2012; Fadina et al., 2013).

В геномах A и C *Brassica* все последовательности гена *FRI* содержат консервативный участок, соответствующий в белке FRIGIDA центральному домену Frigida длиной 286–308 аминокислотных остатков (а.о.), характерному для суперсемейства белков FRIGIDA и FRIGIDA-LIKE (Risk et al., 2010). Ранее мы показали (Fadina et al., 2013), что присутствие специфичной 37-аминокислотной последовательности в N-концевой части продуктов трансляции генов *FRIa* и *FRIb* позволяет отнести их к классу I FRIGIDA, а не к FRIGIDA-LIKE. Белок FRIGIDA *A. thaliana* содержит coiled-coil домены в двух положениях, в N- и C-концевых областях. В N-концевой области coiled-coil домен расположен между 50 и 100 а. о., а в C-концевой области – между 405 и 450 а. о. В случае *Brassica* биспиральная структура наблюдается на N-концевой части белка только у FRIGIDAa *B. oleracea* и предсказывается с меньшей вероятностью (0,76), чем у белка-прототипа из *A. thaliana* (0,90). На C-концевом участке белка образование coiled-coil домена у всех белковых последовательностей FRIGIDAa и FRIGIDAб предсказано с высокой вероятностью (0,90). При сравнительном анализе аминокислотных последовательностей мы обнаружили характерные восьми-аминокислотные повторы: три повтора MEEARSIS у FRIGIDAa и два повтора MEGEARSIS и MQGEARSIS у FRIGIDAб, которые сходны с единственным повтором MEEKARSLS у FRIGIDA *A. thaliana*. Эти

повторы перекрываются с консервативным и coiled-coil доменами в С-концевом участке белка.

Оба локуса *FRI* экспрессируются (Wang et al., 2011; Irwin et al., 2012; Fadina et al., 2013), однако более определенные доказательства связи этого гена с переходом растений к цветению получены только для локуса *FRIa*: в случае *B. napus* показана связь *FRIa* с *QTL* для времени перехода к цветению (Wang et al., 2011), а в случае *B. oleracea* ген *FRIa* комплементировал неактивный ген *fri* у мутантов *A. thaliana* (Irwin et al., 2012). Функция локуса *FRIb* пока неизвестна.

В этом сообщении мы дополнили ранее опубликованные данные новыми сведениями о строении гена *FRI* у диплоида *Brassica nigra* (L.) W. D.J.Koch (геном ВВ) и тетраплоидов *Brassica carinata* A. Braun (геном ВС) и *Brassica juncea* (L.) Czern. (геном АС). Сопоставление последовательностей в геномах А – С у шести видов *Brassica* позволило оценить на более широком генетическом материале полиморфизм гена *FRI* в линии А/С и сделать некоторые предположения относительно дивергенции гена *FRI* при расхождении линий *Brassica* А/С и В.

Материалы и методы

Семена были получены из коллекций Centre for Genetic Resources (CGN), Вагенинген, Нидерланды. Семена проращивали на влажной фильтровальной бумаге два дня и затем высаживали в почву. Растения выращивали при комнатной температуре и влажности при постоянном освещении под лампами OSRAM Circolux EL (24W). Геномную ДНК выделяли из молодых листьев с помощью набора AxyPrep™ Multisource Genomic DNA Miniprep Kit (Axygen Biosciences, США). Концентрацию выделенной ДНК измеряли при 260 нм на NanoPhotometer P 300 (IMPLEN, Германия).

Гомологичные последовательности *FRI* были извлечены из баз данных EST, GSS и SRA Генбанка (Benson et al., 2013) и базы данных BRAD (Cheng et al., 2011) с использованием программы BLASTN (Altschul et al., 1990). Для множественного выравнивания нуклеотидных и аминокислотных последовательностей использовали программу ClustalW2 (Chenna et al., 2003). Подбор праймеров для полимеразной цепной реакции (ПЦР) проводили вручную на основании множественного выравнивания последовательностей. Подобранные таким образом праймеры (рис. 1 и табл. 1) оптимизировали с помощью программы Oligonucleotide Properties Calculator (Kibbe, 2003) по следующим параметрам: температура отжига, GC состав, возможное образование шпилек и димеров. Оптимизированные праймеры были проверены на возможность неспецифического отжига с помощью программы BLAST. Все праймеры синтезированы компанией «Синтол», Москва.

ПЦР проводили в амплификаторе DNA Engine PTC 200 (Bio-Rad, США). Реакционная смесь объемом 10 мкл содержала: 10x PCR буфер, 2 mM MgCl₂, 100 нг геномной ДНК, 0,2 mM dNTP, 1 mM прямого and 1 mM обратного праймеров, и 1 U Taq-ДНК полимеразы (Fermentas, Германия) или 2,5 U Pfu-полимеразы (Fermentas). ПЦР проводили используя следующую программу: 1 цикл 30 сек при 94°C, 30 циклов 30 сек при 61°C (температура отжига в соответствии с расчетной для подобранной пары праймеров), 3 мин 30 сек при 72°C, один цикл 15 мин при 72°C. Разделение продуктов амплификации проводили с использованием гель-электрофореза в 0,8% агарозном геле. Агарозу смешивали с 1x TAE буфером (40 mM Tris acetate, 1 mM EDTA, 0,8 г агарозы на 100 мл 1x TAE буфера) с добавлением бромида этидия (0,1 мкг/л). Разделение фрагментов ДНК проводили при напряжении электрического поля 6-7 В/см. Результаты электрофореза фиксировали в ультрафиолете (длина волны 312 нм) с помощью цифровой системы геле-документации Biotest (Биоком, Москва).

Очищенные фрагменты ДНК клонировали с помощью набора PCR Cloning Kit InsTAclone™ (Fermentas) с использованием вектора pTZ57R/T. Трансформацию клеток лабораторного штамма *E. coli* JM109 производили с использованием набора TransformAid

(Fermentas). Трансформированные клетки высевали на селективную среду с ампициллином, X-gal и IPTG для проведения бело-голубой селекции трансформантов. Для выделения плазмидной ДНК использовали набор АхуPrep Plasmid Miniprep Kit (Ахуgen Biosciences) согласно протоколу фирмы-производителя. Клонированные фрагменты ДНК секвенировали на автоматическом анализаторе ABI 3130 (Applied Biosystems, США), и хроматограммы нуклеотидных последовательностей были визуально изучены с использованием Chromas Lite 2.0 (Technelysium, Австралия).

Последовательности гомологов *FRI* были собраны с помощью алгоритмов Martinez и Needleman-Wunsch в пакете SEQMAN (Swindell and Plasterer, 1997). Для филогенетического анализа мы использовали алгоритм Maximum Likelihood в пакете MEGA5 (Tamura et al., 2011). Для определения экзон-интронной структуры мы использовали алгоритм FGENSH (Softberry, Mount Kisco, США) и сравнение с последовательностями транскрипта. Аминокислотные последовательности были транслированы с использованием программы ExPASy Translate tool (Gasteiger et al., 2005). Для распознавания характерных доменов белка FRIGIDA мы использовали базу данных Pfam. version 24.0 (Punta et al., 2012) с соответствующей программой поиска, а для предсказания биспиральных структур – программу COILS (Lupas et al., 1991).

Результаты и обсуждение

Для выделения и структурного анализа последовательностей гомологов *FRI* в геномах *Brassica* мы использовали метод генов-кандидатов. В качестве гена-прототипа мы выбрали функциональный ген *FRI* из *A. thaliana* поздноцветущего экотипа H51 (NCBI GenBank accession number AF228499).

Мы продолжили изучение последовательностей *FRI* в субгеномах А и С у тетраплоидных видов *B. carinata* (геном BC) и *B. juncea* (геном AB). С помощью системы праймеров (см. табл. 1, рис. 1) мы клонировали из этих видов нуклеотидные последовательности *FRIa*: для амплификации *FRIa* из субгенома А использовали пару праймеров BraFRIaF и BraFRIaR, а для субгенома С – BolFRIaF и BolFRIaR.

Таблица 1. Система праймеров для амплификации гена *FRI* из геномов *Brassica*

Локус	Последовательности прямого (F) и обратного (R) праймеров	Темп. отжига, °С	Размер ампликона, пары нуклеотидов (п. н.)
<i>BjuA.FRIa</i>	BraFRIaF 5' ATCCCAATGGCCGTC CG 3'	62	~ 2500
	BraFRIaR 5' AAGCTTTCTGCTTGTTAAGCCC 3'		
<i>BcaC.FRIa</i>	BolFRIaF 5' ATCCCAATGGCCGTC CG 3'		
	BolFRIaR 5'GATCCTAAGCTTTGTGTTTATTAATAA3'		
<i>Bras.FRI*</i>	BrFRI688F 5' GGCTGCTGTTGCGTGGAAGAA 3'	58	~ 900
	BrFRI2114R 5' TCCTGTGATTGGACAAAGCCAAGT 3'		

* фрагмент гена *FRI*, который соответствует почти всему домену Frigida и большей части С-концевой области.

Сравнительный анализ клонированных последовательностей показал, что они на 96-99% сходны с последовательностями *FRIa* из соответствующих геномов *B. rapa*, *B. oleracea* и *B. napus* (табл. 2). Последовательность *BcaC.FRI.a* более всего похожа на последовательность *BolC.FRI.a* A12DH (JN989363) (99%), а последовательность *BjuA.FRI.a* на 99% сходна с *BraA.FRI.a* Chifu (JN015481). Таким образом, последовательности гена *FRIa* геномов А и С сохраняются в практически неизменном виде в субгеномах А и С у *B. carinata* и *B. juncea* точно так же, как и у *B. napus*.

Таблица 2. Сравнительный анализ полноразмерных последовательностей *FRI* в геномах и субгеномах А и С видов *Brassica*

Локусы <i>FRIa</i> и <i>FRIb</i> в диплоид- ных видах <i>Brassica</i>	Локус <i>FRIa</i>				Локус <i>FRIb</i>	
	Субгеном А		Субгеном С		Субгеном А	Субгеном С
	<i>BnaA.FRI.a</i> (JN936850)	<i>BjuA.FRI.a</i>	<i>BnaC.FRI.a</i> (JN936853)	<i>BcaC.FRI.a</i>	<i>BnaA.FRI.b</i> (JN936851)	<i>BnaC.FRI.b</i> (JN936852)
<i>BraA.FRI.a</i> (JN015481)	98	99	88	88	75	78
<i>BraA.FRI.a</i> (JN882592)	98	99	87	89	75	78
<i>BolC.FRI.a</i> (JN191450)	89	88	97	99	68	70
<i>BolC.FRI.a</i> (JN989363)	89	88	96	99	77	78
<i>BolC.FRI.a</i> (JN882594)	89	89	99	96	75	78
<i>BolC.FRI.a</i> (JN191392)	89	89	99	99	77	78
<i>BolC.FRI.a</i> (JN191393)	89	89	96	96	77	78
<i>BraA.FRI.b</i> (JN015482)	80	80	80	79	98	94
<i>BraA.FRI.b</i> (JN882593)	80	80	80	79	99	94
<i>BolC.FRI.b</i> (JN882595)	79	79	78	79	90	99
<i>BolC.FRI.b</i> (JN191449)	79	79	78	79	90	99

Для изучения гена *FRI* у *B. nigra* (геном ВВ) было необходимо разработать новую систему праймеров, специфичных для В генома. Из-за отсутствия в базах данных последовательностей *FRI* *B. nigra* мы не смогли подобрать праймеры на полноразмерную последовательность этого гена. Множественное выравнивание известных последовательностей *FRI* у Brassicaceae позволило выявить наиболее консервативные участки, которые могли сохраниться у *B. nigra* в ходе эволюции. На основании таких участков, которые присутствуют во всех последовательностях *FRI*, изолированных из Brassicaceae, была разработана и оптимизирована система праймеров, которые фланкируют фрагмент гена *FRI* длиной около 900 п.н. Этот фрагмент включает почти весь домен Frigida и большую часть С-концевой области (см. рис. 1). Эти праймеры являются

только ген-специфичными и не позволяют различать геном- и локус-специфичные формы гена.

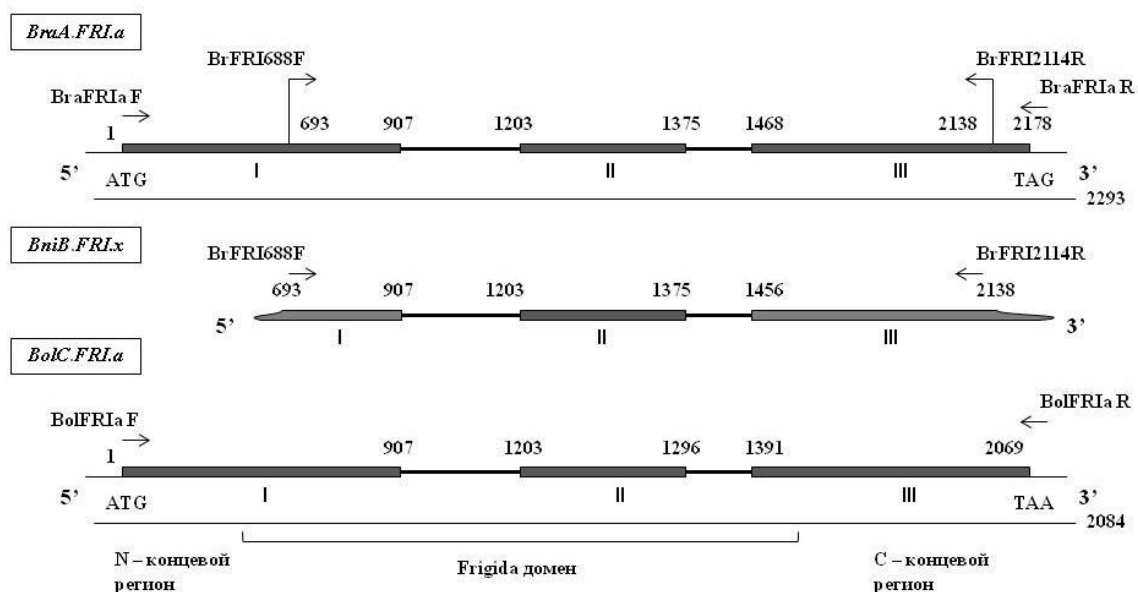


Рис. 1. Схема расположения праймеров для амплификации *FRIa* из А и С геномов и области, содержащей *Frigida* домен:

1–2178 и 2069 – положение старт и стоп-кодонов, соответственно у *BraA.FRI.a* и *BolC.FRI.a*. Интроны обозначены сплошной черной линией. Черными прямоугольниками обозначены экзоны. I, II и III. Стрелками показано положение праймеров. *BraFRIaF* и *BraFRIaR* – праймеры для амплификации *FRIa* из субгенома А *B. juncea*, *BolFRIaF* и *BolFRIaR* – праймеры для амплификации *FRIa* из субгенома С *B. carinata*, 693 и 2138 – положение праймеров *BrFRI688F* и *BrFRI2114R* для амплификации фрагмента гена *FRI* из *B. nigra*. Горизонтальной скобкой обозначено положение центрального консервативного домена *Frigida*. Цифрами обозначены границы интронов и экзонов по отношению к *BraA.FRI.a* Chifu (JN015481)

С этими праймерами мы клонировали фрагмент гена *FRI* из *B. nigra*. Сравнение этого фрагмента с известными последовательностями *FRI* видов *Brassica*, *A. thaliana* и *Raphanus sativus* L. (табл. 3) показало, что последовательность *FRI* из *B. nigra* (*BniB.FRI.x*) сильно отличается от *FRI* из геномов А и С *Brassica* (50% сходства) и скорее напоминает *FRI R. sativus* (66%). Из-за консервативности фрагмента *FRI B. nigra* сложно определить его принадлежность к определенному локусу.

Экзон-интронная структура полученной нуклеотидной последовательности *BniB.FRI.x* была определена путем соотнесения ее с экзонами и интронами *FRIa B. rapa* и *B. oleracea*. Полученный фрагмент полностью включает в себя второй экзон, оба интрона и части второго и третьего экзонов. Область первого интрона несет множество локус- и геном-специфичных, мононуклеотидных и полинуклеотидных замен, примечательно, что мы находим такие полиморфизмы в генах *Ath.FRI* и *FRI.b*, но не в локусе *FRIa*. Область второго экзона наиболее консервативна и содержит восемь однонуклеотидных замен, отличающих *FRI* из генома *Brassica B* от геномов А и С. Второй интрон в этом фрагменте отличается от соответствующих участков *FRI* геномов А и С однонуклеотидными заменами и делециями. Третий экзон содержит множество инсерций и делеций и имеет наибольшее сходство с *R. sativus*. Мы не нашли в *BniB.FRI.x* область мутантного сайта сплайсинга во втором экзоне, описанную ранее в *BraA.FRI.b* (Fadina et al., 2013). По результатам сравнительного анализа нуклеотидных последовательностей *FRI* видов *Brassica* и фрагмента *BniB.FRI.x* можно сделать вывод, что последний значительно отличается от *FRI* геномов А и С.

Таблица 3. Сравнительный анализ последовательностей, соответствующих домену Frigida у Brassicaceae, % сходства нуклеотидных последовательностей

	<i>BniB.FRI.x</i>	<i>Ath.FRI</i>	<i>Rph.FRI</i>	<i>BraA.FRI.a</i>	<i>BraA.FRI.b</i>	<i>BolC.FRI.a</i>	<i>BolC.FRI.b</i>
<i>BniB.FRI.x</i>	100	37	66	51	50	50	48
<i>Ath.FRI</i> (AF228499)		100	77	71	74	73	73
<i>Rph.FRI</i> (FD580449)			100	86	82	87	81
<i>BraA.FRI.a</i> (JN015481)				100	82	87	80
<i>BraA.FRI.b</i> (JN015482)					100	80	93
<i>BolC.FRI.a</i> (JN882594)						100	81
<i>BolC.FRI.b</i> (JN882595)							100

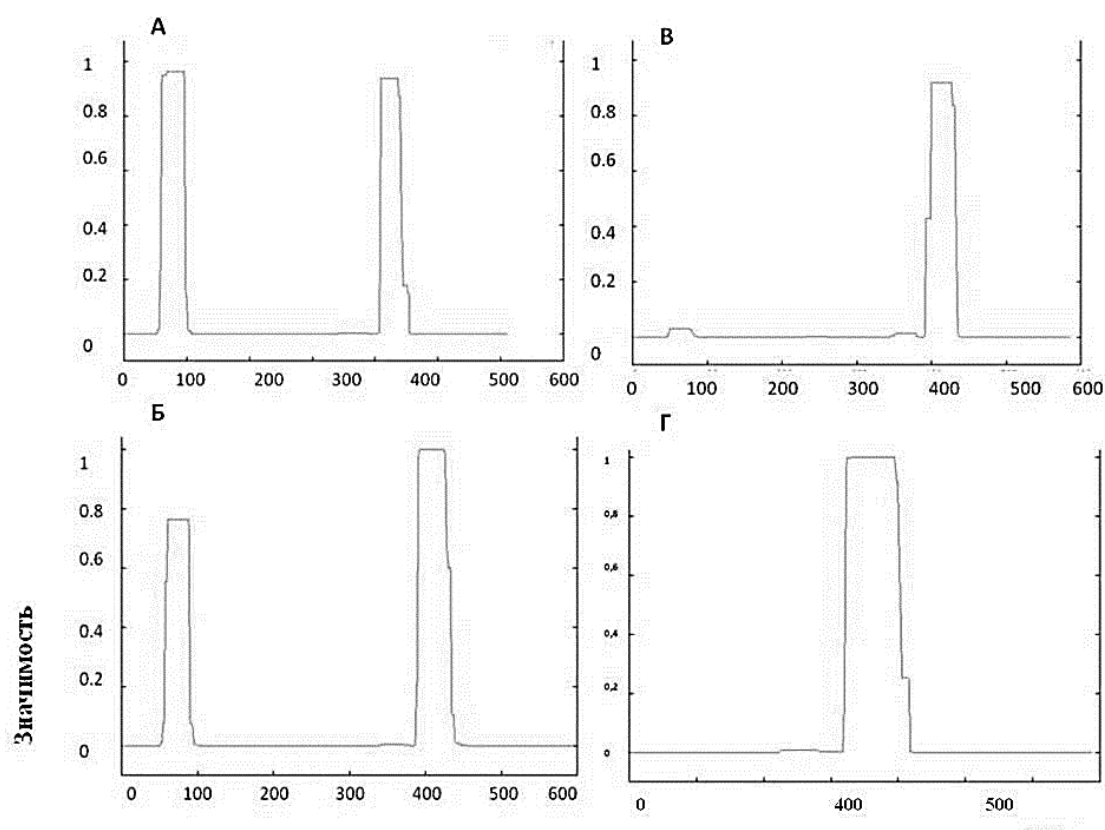


Рис. 2. Предсказание coil-coiled структуры в белках FRIGIDA у *Arabidopsis* и *Brassica*: А – FRIGIDA *A. thaliana* (AAG23414), Б – FRIGIDAб *B. oleracea* (AFC90010, AFC68978), В – белки FRIGIDAа (AEJ81950, AFC68976) и FRIGIDAб (AEJ81951, AFC68977) у *B. rapa* и FRIGIDAб (AFC68979) у *B. oleracea*, Г – фрагмент белка FRIGIDA у *B. nigra*

Длина транскрибируемого фрагмента *BniB.FRI.x* соответствует 344 а. о. Сравнение этой аминокислотной последовательности с уже известными последовательностями FRIGIDA *Brassica* показало, что она ближе к FRIGIDAа (78–79%), чем к FRIGIDAб (73–

77%). Сходство с FRIGIDA *A. thaliana* составило 72%. Множественное выравнивание аминокислотных последовательностей FRIGIDA из *B. nigra* с FRIGIDA-LIKE 1 и FRIGIDA-LIKE 2 *A. thaliana* выявило всего 14–17% сходства и различия в характерных аминокислотных остатках в С-концевом регионе.

Для С-концевого региона белка FRIGIDA из *B. nigra* образование coiled-coil структуры предсказано с вероятностью 1,0 (рис. 2), здесь присутствует один повтор MEEEEARAIIS, который отличается двумя заменами от соответствующего повтора в белке FRIGIDA из *A. thaliana*, тремя заменами – от повтора в FRIGIDAb и одной заменой и инсерцией – от FRIGIDAa. По количеству повторов FRIGIDA *B. nigra* скорее соответствует FRIGIDAb, а по аминокислотному составу – FRIGIDAa.

При филогенетическом анализе этого участка гена *FRI* отчетливо различаются последовательности, принадлежащие к линиям *Brassica* A/C и В и два кластера Brassicaceae, соответствующие линиям I и II (рис. 3). Результаты сравнительного анализа нуклеотидных и аминокислотных последовательностей *FRI* *B. nigra* пока не позволяют отнести клонированный фрагмент к определенному локусу, но с некоторой осторожностью можно предположить, что *FRI* *B. nigra* и *R. sativus* сходны с *FRIa* у линии A/C *Brassica*.

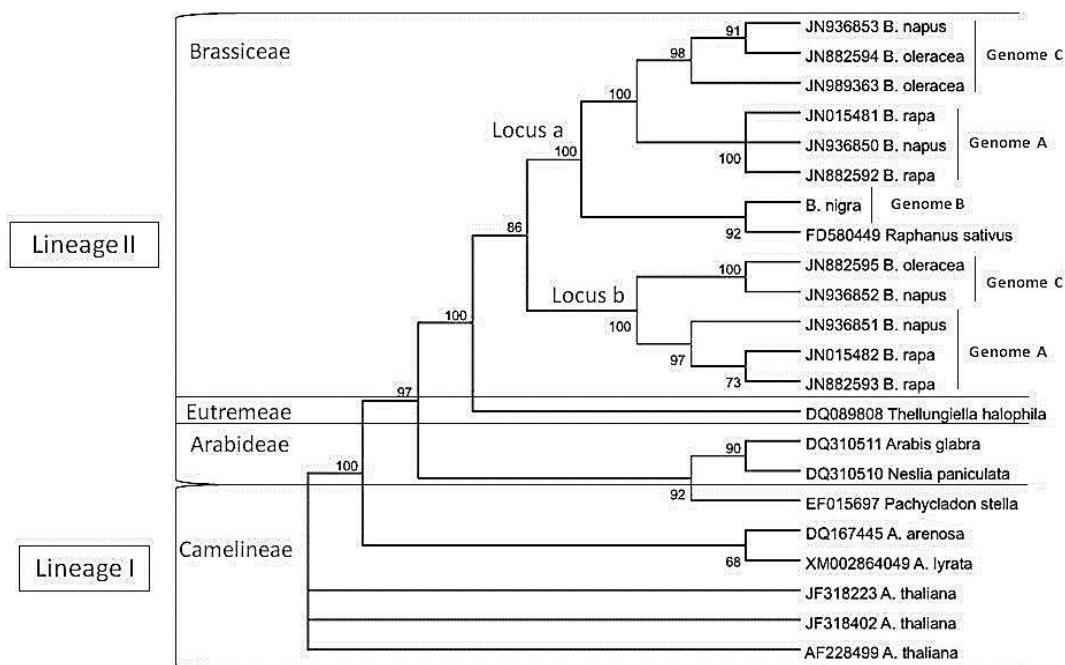


Рис. 3. Дендрограмма гомологов *FRIGIDA* у видов Brassicaceae

Алгоритм Maximum Likelihood, bootstrap рассчитан для 1000 повторов. Дерево укоренено относительно нуклеотидной последовательности *FRIGIDA* из *A. thaliana* H51 (AF228499).

Сравнение всех исследованных последовательностей из геномов А и С (рис. 4) наглядно иллюстрирует наши представления о двух локусах *FRI* в линии *Brassica* A/C и аллельном полиморфизме этих локусов. Последовательность *BniB.FRI.x* соответствует скорее *FRIa*, чем *FRIb*. Нам пока не удалось обнаружить второй локус *FRI* в геноме В *Brassica*. Возможно, в этом отношении геном В *Brassica* сходен с большинством исследованных форм Brassicaceae, где этот ген представлен только одним локусом. Если *B. rapa*, *B. oleracea* и производный тетраплоид *B. napus* являются исключением из общего правила, то можно допустить, что локус *FRIb* возник уже после расхождения линий A/C (the *rapa/oleracea* lineage) и В (the *nigra* lineage), но до дивергенции геномов А и С, у их общего палеополиплоидного предка (Tang et al., 2012).

Если локус *FR1b* действительно участвует в регуляции перехода к цветению, можно предположить, что он сохранился в линии A/C в связи с особенностями фракционирования дублированных генов у *B. rapa* и *B. oleracea*, эволюция которых происходила в более прохладных климатических условиях. В пользу такого предположения говорит избирательное сохранение у *B. rapa* множественных копий *FLC* как ключевого гена перехода к цветению, критичного для адаптации к условиям внешней среды (Tang et al., 2012).

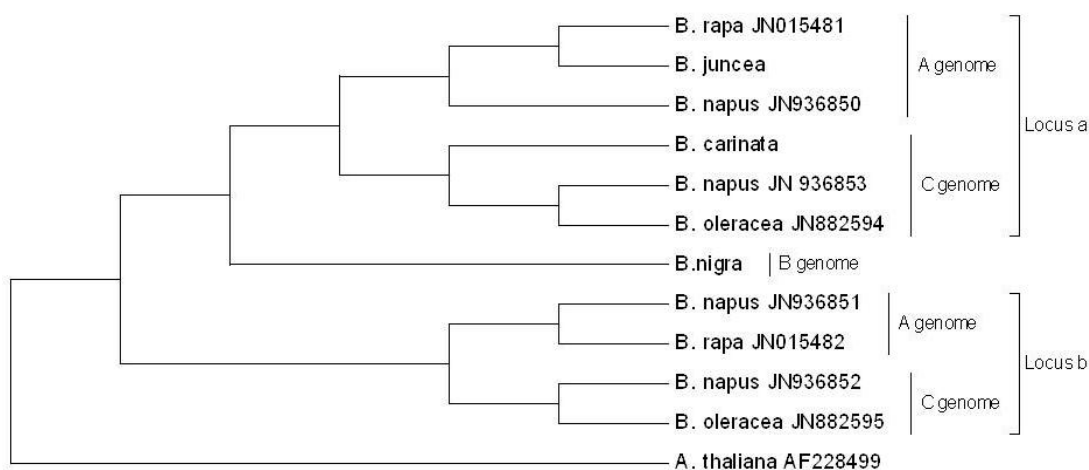


Рис. 4. Дендрограмма гомологов *FRIGIDA* в геномах *Brassica* A и C

Алгоритм Maximum Likelihood. Дерево укоренено относительно нуклеотидной последовательности *FRIGIDA* из *A. thaliana* H51 (AF228499).

Заключение

В отличие от большинства Brassicaceae, у диплоидных видов *B. rapa* и *B. oleracea* (геномы A и C) ген *FRIGIDA* представлен двумя полиморфными локусами *a* и *b*, которые сохраняются в почти неизменном виде в аллополиплоидах *B. carinata*, *B. juncea* и *B. napus* (геномы BC, AB и AC). У *B. nigra* найден только один локус *FRIGIDA*, сходный с локусом *a* в геномах A и C.

Автор благодарит Центр коллективного пользования «ВНИИСБ» за секвенирование нуклеотидных последовательностей гена *FRIGIDA*.

Литература

- Altschul S., Gish W., Miller W., Myers E., Lipman D. Basic local alignment search tool // J. Mol. Biol. 1990. V. 215. P. 403–410.
- Amasino R. Seasonal and Developmental Timing of Flowering // Plant J. 2010. V. 61. P. 1001–1013.
- Cheung F., Trick M., Drou N., Lim Y. P., Park J.-Y., Kwon S.-J., Kim J.-A., Scot, R., Pire, J. C., Paterson A. H., Town C., Bancroft I. Comparative Analysis Between Homoeologous Genome Segments of Brassica napus and Its Progenitor Species Reveals Extensive Sequence-Level Divergence // Plant Cell. 2009. V. 21. P. 1912–1928.
- Benson D. A., Cavanaugh M., Clark K., Karsch-mizrachi I., Lipman D. J., Ostell J., Sayers E. W. GenBank // Nucl. Acids Res. 2013. V. 41. P. 36–42.
- Cheng F., Liu S., Wu J., Fang L., Sun S., Liu B., Li P., Hua W., Wang X. BRAD, the genetics and genomics database for Brassica plants // BMC Plant Biol. 2011. V. 11. P. 136.
- Chenna R., Sugawara H., Koike T., Lopez R., Gibson T. J., Higgins D. G., Thompson J. D. Multiple sequence alignment with the Clustal series of programs // Nucl. Acids Res. 2003. V. 31. P. 3497–3500.

- Choi K., Kim J., Hwang H. J., Kim S., Park C., Kim S. Y., Lee I. The FRIGIDA Complex Activates Transcription of FLC, a Strong Flowering Repressor in Arabidopsis, by Recruiting Chromatin Modification Factors // *Plant Cell*. 2011. V. 23. P. 289–303.
- Couvreur T. L. P., Franzke A., Al-Shehbaz I. A., Bakke F. T., Koch M. A., Mummenhoff K. Molecular Phylogenetics, Temporal Diversification, and Principles of Evolution in the Mustard Family (Brassicaceae) // *Mol. Biol. Evol.* 2010. V. 27. P. 55–71.
- Fadina O. A., Pankin A. A., Khavkin E. E. Molecular Characterization of the Flowering Time Gene FRIGIDA in Brassica Genomes A and C // *Russ. J. Plant Physiol.* 2013. V. 60. P. 279–289.
- Franzke A., Lysak M. A., Al-Shehbaz I. A., Koch M. A., Mummenhoff K. Cabbage Family Affairs: the Evolutionary History of Brassicaceae // *Trends Plant Sci.* 2011. V. 16. P. 108–116.
- Gasteiger E., Hoogland C., Gattiker A., Duvaud S., Wilkins M. R., Appel R. D., Bairoch A. Protein Identification and Analysis Tools on the ExPASy Server // In: Walker J. M. (ed): *The Proteomics Protocols Handbook*, Humana Press. 2005. P. 571–607.
- Geraldo N., Baurle I., Kido, S. K, H, X., Dean C. FRIGIDA Delays Flowering in Arabidopsis via a Co-Transcriptional Mechanism Involving Direct Interaction with the Nuclear Cap Binding Complex // *Plant Physiol.* 2009. V. 150. P. 1611–1618.
- Irwin J. A., Liste C., Soumpourou E., Zhang Y., Howell E. C., Teakle G., Dean C. Functional Alleles of the Flowering Time Regulator FRIGIDA in the Brassica oleracea Genome // *BMC Plant Biol.* 2012. V. 12. P. 21–35.
- Johanson U., Wes, J., Liste, C., Michael, S., Amasin, R., Dea, C. Molecular Analysis of FRIGIDA, a Major Determinant of Natural Variation in Arabidopsis Flowering Time // *Science*. 2000. V. 290. P. 344–347.
- Kibbe W. A. OligoCalc: an online oligonucleotide properties calculator // *Nucl. Acids Res.* 2007. V. 35 (suppl 2). P. 43–46.
- Le Corre V., Roux F., Reboud X. DNA Polymorphism at the FRIGIDA Gene in Arabidopsis thaliana: Extensive Nonsynonymous Variation Is Consistent with Local Selection for Flowering Time // *Mol. Biol. Evol.* 2002. V. 19. P. 1261–1271.
- Lupas A., Van Dyke M., Stock J. Predicting Coiled Coils from Protein Sequences // *Science*. 1991. V. 252. P. 1162–1164.
- Punta M., Coggill P. C., Eberhardt R. Y., Mistry J. The Pfam protein families database // *Nucl. Acids Res.* 2012. V. 40. P. 290–301.
- Risk J. M., Lauri R. E., Macknight R. C., Da, C. L. FRIGIDA and Related Proteins Have a Conserved Central Domain and Family Specific N- and C-Terminal Regions That Are Functionally Important // *Plant Mol. Biol.* 2010. V. 73. P. 493–505.
- Shindo C., Aranzan, M. J., Liste, C., Baxter C., Nicholl, C., Nordborg M., Dea, C. Role of FRIGIDA and FLOWERING LOCUS C in Determining Variation in Flowering Time of Arabidopsis // *Plant Physiol.* 2005 V. 138. P. 1163–1173.
- Strange A., Li P., Liste, C., Anderso, J., Warthman, N., Shindo C., Irwin J., Nordborg M., Dean C. Major-Effect Alleles at Relatively Few Loci Underlie Distinct Vernalization and Flowering Variation in Arabidopsis Accessions // *PLoS ONE*. 2011. V. 6: e19949. P.1–11.
- Swindell S. R., Plasterer T. N. SEQMAN // *Sequence data analysis guidebook*. Springer New York, 1997. P. 75–89.
- Tamura K., Peterson D., N., G., M., S. MEGA5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // *Mol. Biol. Evol.* 2011. V. 28. P. 2731–2739.
- Tang H., Woodhouse, M. R., Cheng F., Schnable J. C., Pedersen B. S., Conan, G., Wang X, Freeling M., Pires J. C. Altered Patterns of Fractionation and Exon Deletions in Brassica rapa Support a Two-Step Model of Paleohexaploidy // *Genetics*, 2012. V. 190. P. 1563–1574.
- Wang N., Qian W., Suppan, I., Wei L., Mao B., Long Y., Meng J., Muelle, A., Jung C. Flowering Time Variation in Oilseed Rape (Brassica napus L.) Is Associated with Allelic Variation in the FRIGIDA Homologue BnaA.FRI.a // *J. Exp. Bot.* 2011. V. 62. P. 5641–5658.
- Warwick S. L., Sauder C. A. Phylogeny of Tribe Brassiceae (Brassicaceae) Based on Chloroplast Restriction Site Polymorphisms and Nuclear Ribosomal Internal Transcribed Spacer and Chloroplast trnL Intron Sequences // *Can. J. Bot.* 2005. V. 83. P. 467–483.

ПРИКЛАДНАЯ БОТАНИКА ОТ Н. И. ВАВИЛОВА ДО НАШИХ ДНЕЙ

УДК 635.655:631.52

ПРИМЕНЕНИЕ ФАКТОРНОГО И ДИСКРИМИНАНТНОГО АНАЛИЗА ДЛЯ ОЦЕНКИ ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА СОИ ПО УРОЖАЙНОСТИ ЗЕЛЕННОЙ МАССЫ И ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ СОРТОВ ПО НАПРАВЛЕНИЯМ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

М. О. Бурляева, Л. Л. Малышев

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

Резюме

По результатам факторного и дискриминантного анализов 92 хозяйственно-биологических признаков 270 образцов сои кормового направления использования выявлен комплекс показателей, позволивший разделить образцы на три группы: сенные, зеленоукосные и силосные. Самыми важными признаками для дифференциации сортов по типам использования являются число листьев и число узлов на растении, тип верхушки, ширина рубчика семени, масса листьев и их размер. Применение факторного анализа позволило обнаружить устойчивую экологически стабильную корреляционную связь между массой растения и числом листьев на растении. Признак числа листьев на растении можно использовать как признак-индикатор при косвенной оценке образцов в селекции на высокую урожайность зеленой массы.

Ключевые слова: соя, изменчивость количественных признаков, урожайность зеленой массы, факторный анализ, дискриминантный анализ.

APPLICATION OF FACTOR AND DISCRIMINANT ANALYSIS FOR EVALUATION OF THE SOURCE MATERIAL OF SOYBEAN FOR GREEN MANURE YIELD AND DIFFERENTIATION OF VARIETIES BY DIRECTION OF UTILIZATION

M. O. Burlyaeva, L. L. Malyshev

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

Summary

According to the results of factor analysis and discriminant 92 agronomical and biological characters of 270 samples of soybean of fodder usage, a set of indicators was established, which divide the sample into three groups: hay, green and silage. The most important characters for differentiation of varieties by utilization types are the number of leaves and number of nodes per plant, the type of top, seed hilum wide, leaf mass and size. Application of factor analysis found a sustainable ecologically stable correlation between the mass of the plants and the number of leaves per plant. Character the number of leaves per plant can be used as an indicator in the indirect evaluation of samples in the breeding of a high yield of green mass.

Key words: soybean, variability of quantitative traits, yield of green mass, factor analysis, linear discriminant analysis.

Введение

В мировом земледелии соя одна из самых распространенных зерновых бобовых культур. Она выделяется ценным химическим составом и универсальностью использования в промышленности и сельском хозяйстве. Огромно значение сои как

кормовой культуры, ее выращивают на зеленый корм, сено, силос и т. д. Зеленая масса сои содержит большое количество белка, каротина, кальция, фосфора, микроэлементов. В отличие от многолетних бобовых трав, у нее длительное время (от цветения до налива бобов) не снижается питательная ценность (Енкен, 1959; Лещенко и др., 1987).

В нашей стране выращивают, в основном, зерновые и зерно-кормовые сорта, так как в отечественном кормопроизводстве не существует четкой дифференциации сортов по группам, связанным с направлением кормового использования. Объясняется это отсутствием новых продуктивных, специализированных, приспособленных к местным условиям кормовых сортов сои. Между тем для скармливания зеленой массы в свежем виде, для силосования и для заготовки сена целесообразно использовать специализированные сорта со свойствами, определяющими их пригодность для каждого из указанных направлений.

Образцы кормовой сои разного направления использования должны соответствовать определенным требованиям. Зеленоукосные сорта должны быть относительно высокорослыми, с негрубой и богатой белком, сахарами, минеральными веществами и витаминами зеленой массой, способными к интенсивному ее наращиванию после скашивания, медленно стареющими листьями. Сорта, используемые на сено и травяную муку, должны отличаться высоким выходом сухих веществ и белка, тонкими, но не полегающими ветвями, высокой ветвистостью, облиственностью, слабой опушенностью, мелкими, хорошо удерживающимися на растении листьями, мелкими бобами и семенами. Силосные сорта также должны обеспечивать высокие сборы зеленой массы и сухих веществ, повышенное содержание белка и сахара, равномерное размещение бобов по ярусам. Стебель силосных сортов может быть толще и грубее, чем у сенных сортов, но должен быть устойчивым к обламыванию и полеганию. Зерновые сорта для кормового использования должны отличаться высоким содержанием белка (44–46%) и незаменимых аминокислот, незначительным количеством антипитательных веществ в семенах (Новак, 1960; Лещенко и др., 1987). Селекционеры давно поняли необходимость создания специализированных кормовых сортов (Лещенко А. К. и др., 1987), однако методологии селекции таких сортов до настоящего времени не существует.

При решении вопросов классификации (группировки) в медицине и биологии одним из наиболее широко используемых методов является дискриминантный анализ. Этот метод позволяет на основе различных характеристик отнести изучаемый объект к одной из нескольких групп некоторым оптимальным образом (Урбах, 1975; Лакин, 1990). Применение данного метода помогает выявить признаки, вносящие наибольший вклад в функцию дискриминации. Кроме того, по построенным для каждой группы функциям классификации можно легко идентифицировать объекты. Поэтому дискриминантный анализ можно использовать и для решения многих проблем, возникающих при скрининге исходного материала и выявлении критериев отбора сортов с нужными параметрами. Построение функций классификации, определяющих каждое направление использования кормовой сои, позволит выделить основные характеристики для оценки образцов и найти нужные для селекции зеленоукосных, силосных и сенных сортов генотипы. Целенаправленное использование в создании специализированных сортов соответствующего исходного материала значительно оптимизирует селекционный процесс. Однако следует заметить, что селекция таких сортов, отвечающих всем требованиям, предъявляемым к ним в связи со спецификой использования, достаточно сложна. С одной стороны, она усложняется множеством селектируемых и биологических свойств сои. С другой стороны, сильной зависимостью наиболее ценных в хозяйственном отношении количественных признаков (продуктивности, урожайности зеленой массы, содержания белка и масла в семенах и вегетативных частях растений) от экологических и климатических условий произрастания, а также от генетических особенностей образцов (Булах, Аристархова, 1971; Корсаков, 1973; Романцова, 2005; Розенцвейг и др., 2007).

Для успешного ведения селекции кормовых сортов необходимо знание закономерностей изменчивости и взаимосвязей хозяйственно-биологических признаков в различных условиях среды, в особенности характеристик, связанных с урожайностью зеленой массы. Выявление признаков, стабильно определяющих накопление вегетативной массы растениями, значительно облегчит работу селекционеров при оценке исходного материала. Одним из распространенных методов для изучения изменчивости структуры связей у большого набора признаков, выяснения их информационной ценности и корректировки первоначального набора признаков является факторный анализ (метод главных компонент) (Лакин, 1990; Ростова, 2000). В настоящее время существует множество работ в биологии, антропологии, медицине, где исследование сложных динамических систем на разных объектах выполнено при помощи этого метода (Ростова, Сальникова, 1985; Самородова-Бианки, Ростова, 1988; Брач, 1989; Анащенко, Ростова, 1991; Паутов, 1996; Ростова, 2002).

Изучение закономерностей изменчивости взаимосвязей морфологических и хозяйственно-ценных признаков у зерновых сортов сои проводилось многими авторами. Подобного рода работ по исследованию кормовых сортов разного направления использования в настоящее время нет. Существует лишь несколько работ по изменчивости морфологических признаков и их связи с урожайностью зеленой массы (Лещенко и др., 1987; Кочегура А. В., 1998; Burlyaeva, Malyshev, 1999).

В связи с необходимостью создания метода для эффективной оценки исходного материала сои по урожайности зеленой массы и для дифференциации сортов по направлениям использования при селекции на корм нами было проведено:

- исследование изменчивости взаимосвязей морфологических, фенологических, биохимических, хозяйственных признаков у образцов кормовой сои;
- выявление варьирования факторной структуры этих признаков в зависимости от погодных условий;
- выделение признаков-индикаторов, связанных с урожайностью зеленой массы, и признаков для первичного отбора сортов, специализированных по сенному, силосному и зеленоукосному направлениям использования.

Материалы и методы

Исследование проводили на 270 образцах сои из мировой коллекции ВИР в соответствии с Международным классификатором СЭВ рода *Glycine* Willd. (Щелко Л. и др., 1990). Полевые опыты осуществляли в течение трех лет на Кубанской опытной станции ВИР. В ходе изучения образцы оценивали по следующим 76 хозяйственно-биологическим признакам: форма куста, характер роста, тип верхушки, завиваемость стебля, устойчивость к полеганию, способность к отрастанию, степень опушения растения, окраска опушения, высота растения, число ветвей первого и второго порядка на растении, масса растения, ветвей, листьев, бобов (в момент укосной спелости), число листьев на растении, угол отхождения ветвей от главного стебля, число узлов на растении, число междоузлий на главном стебле, длина междоузлия главного стебля (5-й продуктивный узел), диаметр стебля, высота прикрепления нижних бобов, длина и ширина примордиального листочка, форма листа, ширина и длина листа (5-й продуктивный узел), мягкость листа, удлиненность листа (отношение длины листа к ширине), длина и ширина среднего листочка (5-й продуктивный узел), окраска, длина и ширина черешка, длина верхушечного листа, окраска листа, длина соцветия и число цветков в соцветии (5-й продуктивный узел), длина и число цветков в верхушечном соцветии, окраска и длина венчика, распределение бобов на растении, число бобов в узле, растрескиваемость бобов, длина, ширина, толщина, окраска и форма боба, число семян в бобе, масса 1000 семян, окраска семян, длина и ширина семени, окраска, длина, ширина рубчика семени, наличие глазка (остатка семяножки) у рубчика, содержание белка, сухого

вещества, клетчатки в зеленой массе, содержание белка, масла, трипсина, химотрипсина в семенах, продолжительность периодов всходы–цветение, цветение, всходы–укосная спелость, всходы–созревание, восприимчивость к *Bacterium glycineum* Coerper, *Soja virus I* Smith, *Septoria glycinis* Hemmi, *Sclerotium bataticola* Taub, *Tetranychus telarius* Linn.

Для решения поставленных задач в изучение были включены результаты наблюдений, полученные в годы, характеризующиеся контрастными метеорологическими условиями (1989, 1992, 1994 гг.). Так в 1989 г. сумма активных температур составила 2888,0°C, количество осадков за вегетационный период – 394,7 мм, причем наименьшее их количество выпало в период цветение–начало налива бобов. В 1992 г. сумма активных температур равнялась 2370,0°C, количество осадков соответствовало 334,3 мм. В эти годы наблюдалось значительное превышение среднегодовой нормы по количеству выпавших за вегетационный период осадков. Погодные условия этих лет способствовали увеличению периода вегетации растений и повышению урожайности зеленой биомассы и семян. В 1994 г. сумма активных температур была 3578°C, количество осадков 177,1 мм. Жаркая и сухая погода этого года не способствовала росту растений, закладке и развитию репродуктивных органов, что в свою очередь отрицательно сказалось на урожае зеленой массы и семян.

Для определения закономерностей изменчивости и коррелированности признаков, корректировки первоначального набора признаков за счет отбрасывания избыточных и второстепенных показателей и выделения признаков, связанных с урожайностью зеленой массы, была проведена статистическая обработка данных, которая включала факторный анализ системы корреляций по методу главных компонент, а также дисперсионный анализ собственных значений главных компонент (факторных нагрузок) в модуле ANOVA/MANOVA (пакет программ Statistica). Для выявления признаков, позволяющих классифицировать исходный материал по направлениям кормового использования, были применены дискриминантный и канонический анализ. Обработка данных проводилась на персональных компьютерах IBM/PC с использованием программы Statistica 7.

Результаты и обсуждение

На начальном этапе исследования был проведен анализ всего полученного набора признаков с целью оценки их относительной информативности. Параметры одного и того же признака за каждый год наблюдений анализировались как отдельные признаки.

Факторный анализ всех характеристик образцов, проведенный по данным, объединенным за три года исследований, показал, что изменчивость изученных признаков связана с десятью главными компонентами (корреляционными плеядами) (табл. 1).

С первым фактором (F1 – 12,6% дисперсии) тесно связаны признаки массы 1000 семян, характера роста, ширины боба, ширины семени и ширины рубчика. Второй фактор (F2 – 9,9% дисперсии) объединял признаки вегетационного периода (периоды от всходов до цветения, от всходов до укосной спелости, от всходов до полного созревания). Третий фактор (F3 – 5,2% дисперсии) включал признаки высоты растения и длины междоузлия главного стебля. С четвертым фактором (F4 – 6,4% дисперсии) были связаны признаки содержания масла и белка в зерне, завиваемости стебля, окраски семян. В пятом факторе (F5 – 5,7% дисперсии) объединились признаки 1992 г. наблюдения: массы растения, ветвей и листьев, числа листьев, узлов и ветвей на растении, диаметра стебля. В шестом факторе (F6 – 5,5% дисперсии) были связаны признаки ширины и длины среднего листочка, коэффициент листа, формы листа, ширины черешка за 1992 и 1994 гг. исследований. Седьмой фактор (F7 – 3,6% дисперсии) объединял признаки размеров верхушечного листа и верхушечного соцветия. В восьмом факторе (F8 – 5,8% дисперсии) в тесной связи находились признаки массы растения, ветвей, листьев, длины и ширины среднего листочка, длины и ширины черешка 1989 г. наблюдения. Девятый фактор (F9 – 3,8% дисперсии) включал признаки массы растения, ветвей, листьев и числа листьев на

растении в 1994 г. В десятом факторе (F10 – 3,0% дисперсии) оказались связаны признаки устойчивости к болезням, наличия антипитательных веществ в зерне, содержания белка в зеленой массе.

Таблица 1. Факторная структура морфометрических, биологических и хозяйственно-ценных признаков кормовой сои (1989, 1992, 1994 гг.)

Фактор	FD%	Ведущие признаки
F1	12,6	Тип роста, разрастание плодов и семян
F2	9,9	Длина фаз вегетационного периода
F3	5,2	Высота растения, длина междоузлия
F4	6,4	Химический состав семян, завиваемость стебля, окраска семян
F5	5,7	Масса растения, листьев, ветвей, число листьев, узлов, ветвей, диаметр стебля в 1992 г.
F6	5,5	Длина и ширина листочка, форма листа, удлиненность листа, ширина черешка (1992, 1994 гг.)
F7	3,6	Длина верхушечного листа и соцветия
F8	5,8	Масса растения, ветвей, листьев, длина, ширина листа и черешка в 1989 г.
F9	3,8	Масса растения, ветвей, листьев, число листьев в 1994 г.
F10	3,0	Окраска опушения, восприимчивость к болезням, наличие антипитательных веществ в зерне, содержание белка в зеленой массе

Компонентный анализ всех образцов и данных изучения хозяйственных признаков за три года выявил 10 основных корреляционных плеяд, отражающих структуру и уровень межсортовых взаимосвязей в различных погодных условиях. Исследованные признаки распределились по плеядам: характера роста, массы и размеров семян, вегетационного периода, высоты растения, биохимического состава зерна, размеров и формы листа, биохимического состава зеленой массы, окраски растения (содержания антоциана в органах), содержания антипитательных веществ в зерне, параметров соцветия и урожайности зеленой массы. Причем признаки, связанные с урожайностью зеленой массы, сильно подверженные влиянию среды, образовали три разных плеяды. В каждой плеяде сгруппировались признаки урожайности только одного года, структура их была одинакова независимо от года и включала признаки массы растения, ветвей, листьев и числа листьев. В плеядах массы и размеров семян, вегетационного периода, высоты растения, биохимического состава семян объединились признаки за три года исследования. Высокие корреляционные связи между признаками внутри этих факторов сохранились независимо от условий выращивания.

Для уточнения результатов факторного анализа, проведенного по всем годам, и выявления закономерностей варьирования взаимосвязей в корреляционных плеядах при изменении погодных условий было проведено исследование данных по каждому году отдельно.

Факторный анализ морфологических и хозяйственно-ценных признаков, изученных в 1989 г., выявил 10 основных факторов (табл. 2). С первым фактором (F1 – 6,5% дисперсии) оказались связаны признаки листа: длина и ширина среднего листочка, ширина листа, ширина черешка. Со вторым фактором (F2 – 4,7% дисперсии) были связаны признаки продолжительности вегетационного периода: всходы–цветение, всходы–укосная спелость, всходы–созревание, процент содержания сухого вещества и белка в зеленой массе. С третьим (F3 – 3,2% дисперсии) – высота растения, длина междоузлия главного стебля и тип верхушки. С четвертым (F4 – 3,4% дисперсии) – масса растения, ветвей, листьев, бобов и число листьев, узлов на растении. С пятым (F5 – 2,1% дисперсии) – окраска черешка, венчика, боба, рубчика семени. С шестым (F6 – 2,2%

дисперсии) – содержание в зерне антипитательных веществ (ТІА, ХІА). С седьмым (F7 – 5,1% дисперсии) – содержание белка и масла в зерне, характер (тип) роста, завиваемость стебля, окраска семян. Восьмой фактор (F8 – 2,8% дисперсии) включал в себя признаки массы 1000 семян. Девятый (F9 – 1,9% дисперсии) был связан с длительностью периода цветения, десятый (F10 – 1,9% дисперсии) – с длиной верхушечного листа и соцветия.

Таблица 2. Факторная структура морфометрических, биологических и хозяйственно-ценных признаков кормовой сои в 1989 г.

Фактор	FD%	Ведущие признаки
F1	6,5	Длина и ширина листочка, число листьев на растении, ширина черешка
F2	4,7	Длина фаз вегетационного периода, содержание сухого вещества и белка в зеленой массе
F3	3,2	Высота растения, длина междоузлия
F4	3,4	Масса растения, ветвей, листьев, бобов, число листьев, узлов
F5	2,1	Окраска черешка, лепестков, боба, рубчика
F6	2,2	Содержание антипитательных веществ в семенах
F7	5,1	Содержание масла, белка в семенах, белка в зеленой массе, характер роста, окраска семян
F8	2,8	Масса 1000 семян
F9	1,9	Длина фазы цветения
F10	1,9	Длина верхушечного соцветия

При анализе данных 1992 г. выделено 10 факторов (табл. 3). С первым фактором (F1 – 7,6% дисперсии) были связаны признаки: характер (тип) роста, завиваемость стебля, масса 1000 семян, размеры семени, рубчика, боба. Со вторым фактором (F2 – 5,4% дисперсии) – признаки: масса растения, ветвей и листьев, число листьев, ветвей и узлов на растении, диаметр стебля. С третьим (F3 – 3,2% дисперсии) – содержание сухого вещества, клетчатки в зеленой массе и признаки вегетационного периода (всходы–цветение, всходы–укосная спелость, всходы–созревание). С четвертым (F4 – 3,3% дисперсии) – высота растения, длина междоузлия главного стебля, содержание белка в зеленой массе. С пятым (F5 – 2,9% дисперсии) – содержание масла и белка в зерне, окраска семян, завиваемость стебля. С шестым (F6 – 2,0% дисперсии) – период продолжительности цветения. С седьмым (F7 – 2,4% дисперсии) – признаки боба и размеров листа. Восьмой фактор (F8 – 2,4% дисперсии) был связан с содержанием белка в зеленой массе. С девятым (F9 – 2,7% дисперсии) – ширина листа, форма листа и коэффициент листа. Десятый фактор (F10 – 1,8% дисперсии) включал в себя признаки окраски венчика, черешка, рубчика семени.

Факторный анализ признаков, изученных в 1994 г., выявил 10 факторов (см. табл. 4). С первым фактором (F1 – 5,1% дисперсии) связаны признаки: характер роста, число ветвей второго порядка, завиваемость стебля, масса 1000 семян, окраска семян. Со вторым (F2 – 4,0% дисперсии) – связаны признаки вегетационного периода (всходы–цветение, всходы–укосная спелость, всходы–созревание) и содержания сухого вещества и белка в зеленой массе. С третьим (F3 – 3,7% дисперсии) – масса растения, ветвей, листьев и число листьев. С четвертым (F4 – 3,0% дисперсии) связаны признаки высоты растения, длины междоузлия главного стебля, типа верхушки, числа узлов. С пятым (F5 – 3,0% дисперсии) – содержание белка и масла в семенах. С шестым (F6 – 3,4% дисперсии) – ширина среднего листочка, коэффициент листа, ширина черешка. С седьмым (F7 – 2,2% дисперсии) – признаки длины соцветия и числа цветков в узле. С восьмым (F8 – 2,6%

дисперсии) – окраска листа и опушения. Девятый фактор (F9 – 1,9% дисперсии) включал признаки окраски венчика и черешка. С десятым (F10 – 3,9% дисперсии) – были связаны размеры семени и боба.

Таблица 3. Факторная структура морфометрических, биологических и хозяйственно-ценных признаков кормовой сои 1992 г.

Фактор	FD%	Ведущие признаки
F1	7,6	Масса 1000 семян, характер роста, завиваемость стебля, длина и ширина боба, семени, рубчика
F2	5,4	Масса растения, ветвей, листьев, число листьев, ветвей и узлов, диаметр стебля
F3	3,2	Длина фаз вегетационного периода, содержание сухого вещества и клетчатки в зеленой массе
F4	3,3	Длина растения и междоузлия, содержание белка в зеленой массе
F5	2,9	Содержание белка и масла в семенах, степень завиваемости, окраска семян
F6	2,0	Длина фазы цветения
F7	2,4	Длина листочка, удлиненность листа, признаки боба
F8	2,4	Содержание белка в зеленой массе
F9	2,7	Длина листочка, примордиальных листьев, форма листа
F10	1,8	Окраска лепестков, черешка, рубчика семени

Таблица 4. Факторная структура морфометрических, биологических и хозяйственно-ценных признаков кормовой сои в 1994 г.

Фактор	FD%	Ведущие признаки
F1	5,1	Характер роста, степень завиваемости, число ветвей, масса 1000 семян, окраска семян
F2	4,0	Содержание белка и сухого вещества в зеленой массе, длина фаз вегетационного периода
F3	3,7	Масса растения, ветвей, листьев, бобов, число листьев
F4	3,0	Длина междоузлия и растения, типа верхушки, число узлов
F5	3,0	Содержание масла и белка в семенах
F6	3,4	Ширина, форма, удлиненность листочка, ширина черешка
F7	2,2	Длина соцветия и число цветков в нем, длина верхушечного листа и соцветия
F8	2,6	Окраска опушения, листьев
F9	1,9	Окраска черешка и венчика
F10	3,9	Ширина и толщина боба, длина семени, ширина семени и рубчика

Факторный анализ данных, проведенный по каждому году в отдельности, установил влияние на структуру и уровень корреляций климатических условий. В более благоприятный для развития сои 1989 год наибольшую роль в изменчивости комплекса признаков имели факторы, связанные с размерами листа и высотой растения, а в засушливый 1994 год эти факторы отличались наименьшей величиной корреляции между этими признаками. Изменение силы связей в значительной степени определялись

изменением размаха их варьирования. В 1989 г. он был максимальным, в 1994 г. – минимальным. Также был обнаружен неустойчивый характер корреляционных связей в плеядах. Но эти колебания не были значительными и не меняли общее направление связей. Признаки сгруппировались в плеяды, состав которых незначительно менялся по годам. Большинство плеяд по своей структуре не отличались от плеяд, полученных в результате факторного анализа, проведенного по всем годам одновременно.

Таким образом, в результате факторного анализа нами была выявлена устойчивая экологически стабильная корреляционная связь между массой растения и количеством листьев на растении. Поэтому признак числа листьев на растении можно рекомендовать для использования как признак-индикатор при косвенной оценке образцов по урожайности зеленой массы.

Следует отметить, что в ходе исследования в факторных плеядах структуры взаимосвязей всех изученных нами хозяйственных и биологических признаков были обнаружены важные для селекции сои корреляционные связи. Так, были выявлены отрицательные корреляционные зависимости между содержанием белка в зеленой массе и продолжительностью вегетационного периода, содержанием сухого вещества, признаками массы растения, числом цветков в кисти, длиной кисти. Кроме того, наблюдалась положительная корреляция между содержанием белка в зеленой массе и размером верхушечного листа, наличием глазка у рубчика семени, числом семян в бобе, небольшими размерами семян. Однако связь между содержанием белка в зеленой массе и зерне была незначительна. Очень сильная отрицательная корреляция отмечалась между содержанием масла и белка в семенах. Положительная корреляция была установлена между содержанием масла в зерне и массой растения, длиной вегетационного периода. У некоторых образцов наблюдалась взаимосвязь содержания белка в вегетативной массе с поражением болезнями. Также в ходе исследования была обнаружена корреляция между содержанием антипитательных веществ (ингибиторов протеиназ) и устойчивостью образцов к *Soja virus*.

При обобщении данных по взаимосвязям признаков у изученных образцов была замечена интересная закономерность. Образцы, развивающие большую вегетативную массу, отличались относительно низким содержанием белка в ней и продолжительным вегетационным периодом. Напротив, скороспелые образцы выделялись относительно высоким содержанием белка в зеленой массе и низкой ее урожайностью.

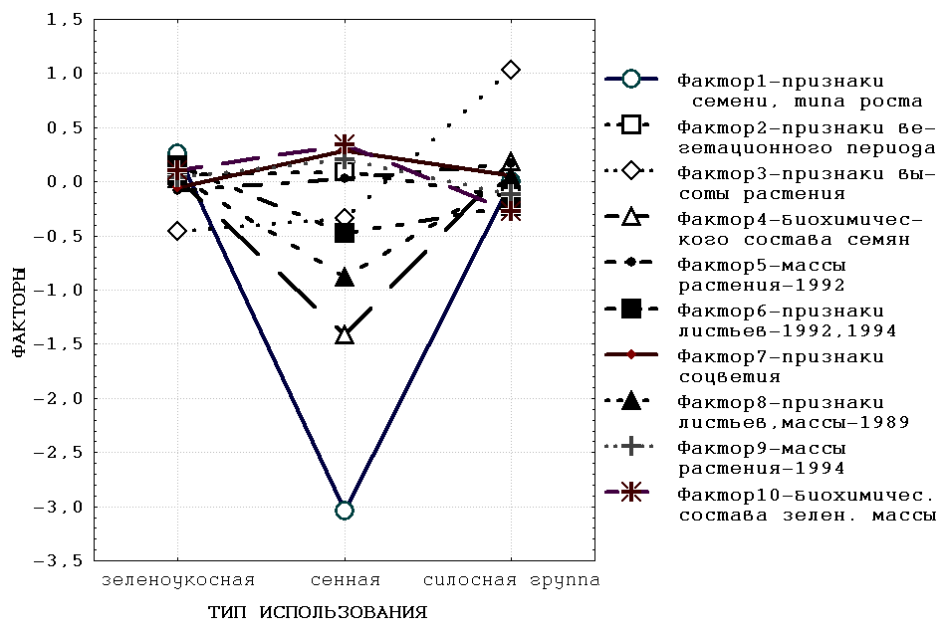


Рис. 1. Средние значения факторных нагрузок по группам использования (данные 1989, 1992, 1994 гг.)

Для выявления признаков наиболее важных при селекции сои различного кормового использования было проведено исследование достоверности различий средних значений факторных нагрузок по группам использования. Анализ проводили по данным всех лет и по каждому году в отдельности (рис. 1–4).

Выявлено, что образцы сенной группы достоверно отличаются от образцов двух других групп по значениям нагрузок по факторам F1 (фактор признаков семени и типа роста растения) и F4 (фактор биохимического состава семян). То есть сорта, возделываемые на сено, отличаются от зеленоукосных и силосных характером роста, мелкими листьями, увеличенным числом семян в бобе, мелкосемянностью, темной окраской семян, высоким содержанием белка в семенах. Образцы из силосной группы достоверно обособляются от других по F3 (фактору высоты растения) и характеризуются большей высотой растения в сравнении с зеленоукосными и санными образцами (см. рис. 1).

Результаты анализа факторных значений, полученные по всем годам одновременно и по каждому году изучения в отдельности, были аналогичны (см. рис. 2–4).

Для выделения признаков, наиболее значимых для классификации образцов по группам (выделенным по типу использования в сельском хозяйстве) был проведен пошаговый дискриминантный анализ с последовательным исключением признаков.

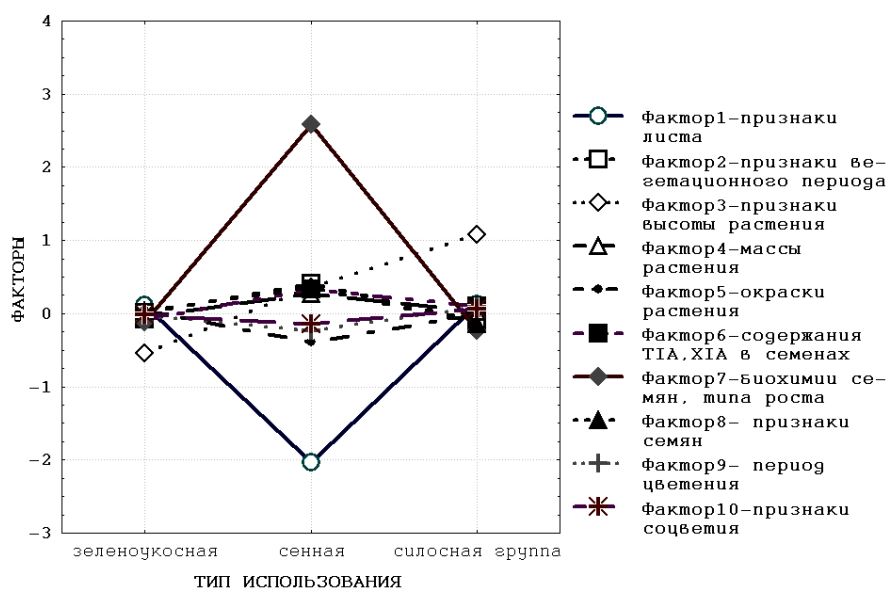


Рис. 2. Средние значения факторных нагрузок по группам использования (данные 1989 г.)

В ходе дискриминантного анализа, проведенного для всех признаков, выделились признаки, имеющие наибольшее значение для разделения групп. Достоверные различия образцов по группам были получены по признакам: характер роста, тип верхушки, высота растения, ширина рубчика, наличие глазка (остатка семяножки) у рубчика семени. Признаки удлиненность листа, ширина листа, длина листа, ширина боба, длина и ширина семени также имели значение, но были неустойчивы по характеру проявления в разные годы исследований. В более влажный 1989 год, когда условия для развития сои были идеальными, существенными оказались различия групп по удлиненности листа и признакам, связанным с размерами листа, а в засушливый 1994 год имели значение признаки семени.

Для выяснения закономерностей межгрупповой вариации признаков был проведен канонический анализ. В результате были выделены 2 основные канонические оси (R1 и R2) – дискриминантные функции.

В 1989 году с R1 были связаны число листьев на растении, степень завиваемости стебля, масса одного листа и одной ветви, число узлов на растении, процентное содержание листьев в зеленой массе, длина листочка, длительность периода всходы – созревание, а с R2 тип верхушки, вес ветвей и листьев, ширина рубчика, длительность фазы цветения, длина междоузлия.

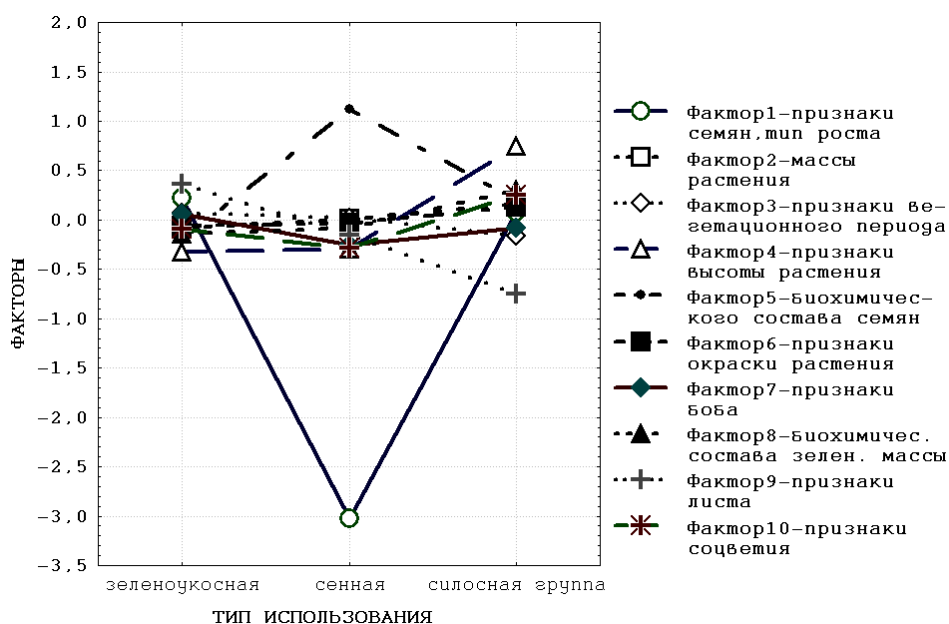


Рис. 3. Средние значения факторных нагрузок по группам использования (данные 1992 г.)

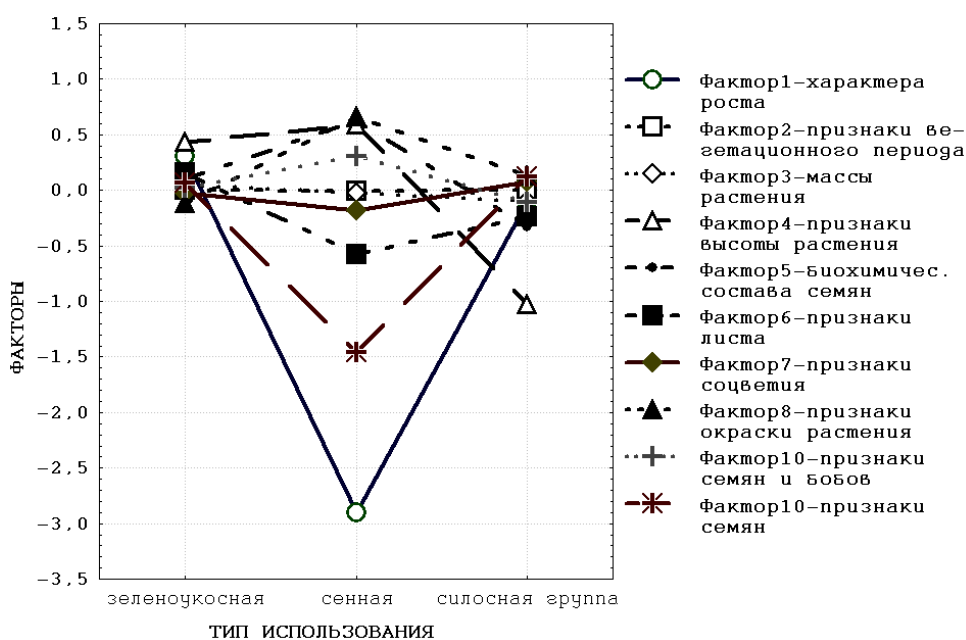


Рис. 4. Средние значения факторных нагрузок по группам использования (данные 1994 г.)

В 1992 г. признаки: степень завиваемости, масса 1000 семян, масса одной ветви, число ветвей второго порядка и число узлов на растении характеризовали R1, тип верхушки, число бобов в узле, число семян в бобе, масса листьев, высота растения, число листьев на растении, ширина листочка определяли R2.

В 1994 г. наиболее значимыми для R1 были число листьев с растения, вес листьев с растения, ширина рубчика, длина черешка, длина семени, величина периода цветения и всходы – укосная спелость, число узлов на растении, вес одного листа, ширина семени, ширина боба, число семян в бобе, а для R2 – тип верхушки растения, длина междоузлия, ширина листочка, высота растения.

Суммируя данные за все годы можно сделать вывод, что самыми важными признаками для разделения сортов по типам использования являются число листьев на растении, число узлов, тип верхушки, ширина рубчика, масса листьев и их размер. На графиках (рис. 5–7) представлено расположение образцов в пространстве канонических осей по группам. Сенные сорта наиболее сильно выделяются среди образцов других направлений использования. Эти образцы отличаются от зеленоукосных и силосных по числу листьев на растении и их массе, размерам листочка и ширине рубчика. Силосные и зеленоукосные сорта образуют не очень четко очерченные группы, в значительной степени перекрывающиеся друг с другом.

Сорта зеленоукосного типа не схожи с силосными по типу верхушки, числу узлов и листьев на растении, степени завиваемости и высоте растения.

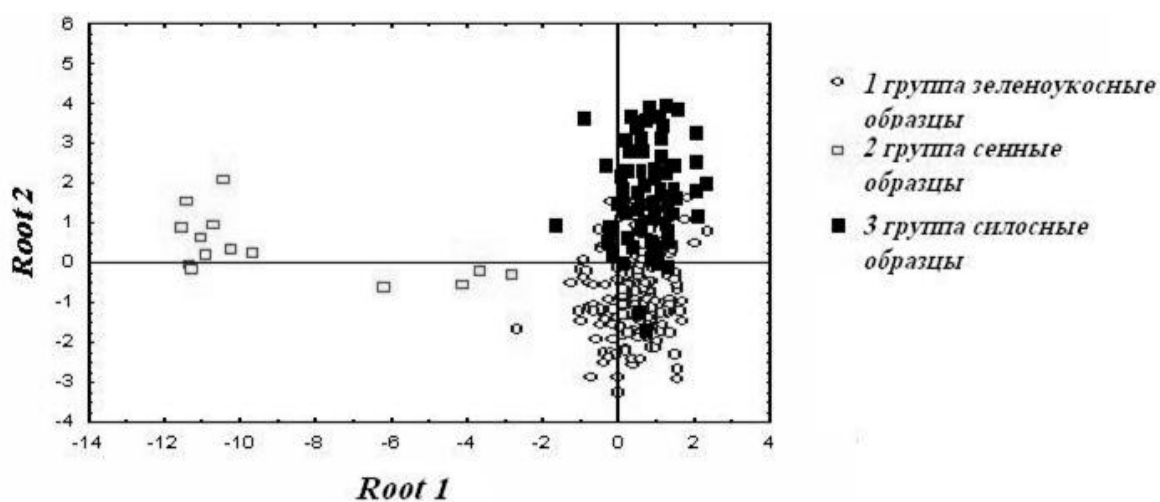


Рис. 5. Расположение образцов в пространстве канонических осей (данные 1989 г.)

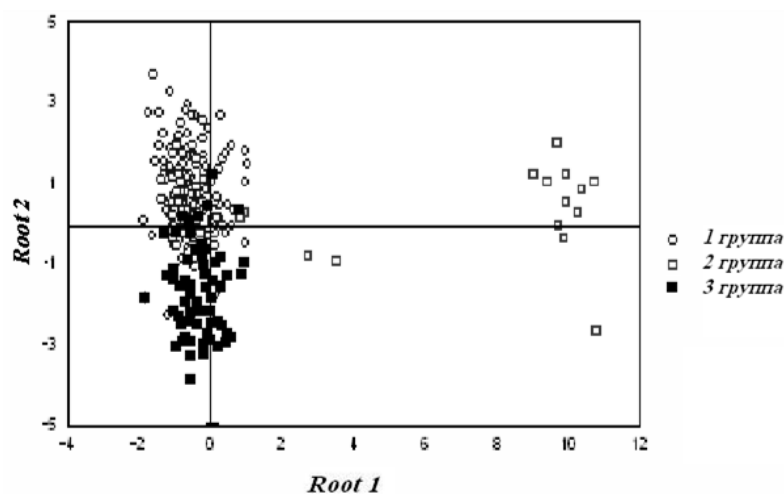


Рис. 6. Расположение образцов в пространстве канонических осей (данные 1992 г.)

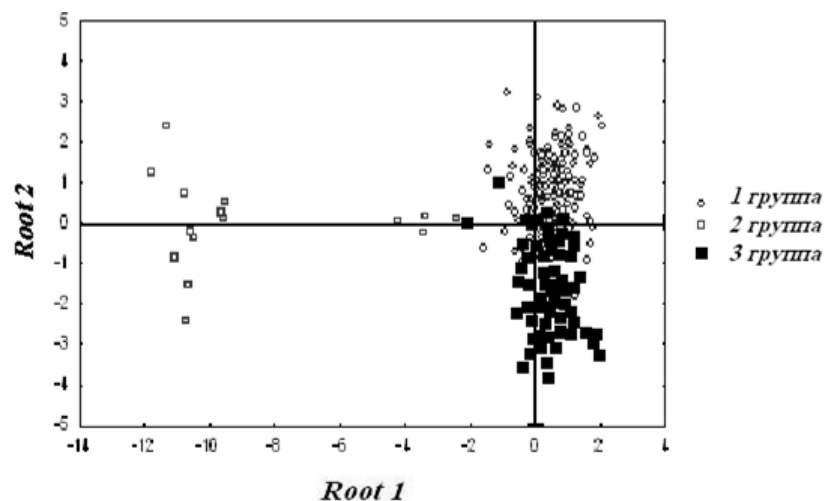


Рис. 7. Расположение образцов в пространстве канонических осей (данные 1994 г.)

Заключение

По результатам исследования 270 образцов сои кормового направления выявлен комплекс показателей особенностей типа роста и структуры вегетативной части растения, позволивший разделить образцы на три группы: сенные, зеленоукосные и силосные.

Наиболее характерными морфологическими признаками, определяющими принадлежность образца к группе использования, являются: тип верхушки, степень завиваемости побега, число листьев и узлов на растении, масса и размеры листа, ширина рубчика семени. Признаками, по которым на начальных этапах отбора можно идентифицировать группу использования образца: для сенных образцов являются большое число листьев на растении (в стадии цветения среднее число $\geq 77,6$ и в фазу налива бобов $\geq 200,0$) и небольшие размеры листа (средняя длина 3,5 – 6,1 см, средняя ширина 4,0–8,0 см), для зеленоукосных образцов – детерминантный тип роста, значительное число узлов на растении (в фазу налива бобов от 39,7 до 124) и крупные листья (средняя длина 11,9–15,0 см, средняя ширина 7,8–11,5 см), для силосных – высота растения ($\geq 85,2$ см в фазу налива бобов), большое число узлов на главном стебле (в фазу налива бобов $\geq 16,8$) и размеры листьев, подобные зеленоукосным образцам (средняя длина 11,7–16 см, средняя ширина 7,6–10,8 см).

При применении факторного анализа была обнаружена устойчивая экологически стабильная корреляционная связь между массой растения и числом листьев на растении. Поэтому признак числа листьев на растении можно использовать как признак-индикатор при косвенной оценке образцов в селекции на высокую урожайность зеленой массы.

Литература

- Анащенко А. В., Ростова Н. С. Корреляционный и факторный анализ морфологических хозяйственных признаков рапса // Сельскохозяйственная биология. 1991. № 4. С. 129–135.
- Брач Н. Б. Корреляционный и факторный анализ некоторых признаков льна-долгунца // Науч.-техн. бюл. ВИР. Л.: ВИР, 1989. Вып. 188. С. 45–46.
- Булах П. П., Аристархова М. Л. О корреляциях между количественными признаками сои // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л.: ВИР, 1971. Вып. 3. С. 212–222.
- Енкен В. Б. Соя. М., 1959. 622 с.
- Корсаков Н. И. Исходный материал для селекции сои // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1973. Т. 51. Вып.1. С. 3–17.
- Кочегура А. В. Селекция сортов сои разных направлений использования: автореф. дисс. ... д-ра с.-х. наук. Краснодар, 1998. 47 с.

- Лакин Г. Ф. Биометрия. М., 1990. 352 с.
- Лещенко А. К., Сичкаръ В. И., Михайлов В. Г., Марьюшкин В. Ф. Соя. Киев, 1987. 256 с.
- Новак А. Соя на Дальнем Востоке. Владивосток, 1960. 304 с.
- Паутов А. А. Основные направления и закономерности преобразования структуры листа в эволюции тополей: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. СПб., 1996. 46 с.
- Розенцвейг В. Е., Голоенко Д. В., Давыденко О. Г. Динамика корреляционных связей и модель сорта сои // Сборник статей 2-й международной конференции по сое «Современные проблемы селекции и технологии возделывания сои» (Россия, Краснодар, 2008). Краснодар, 2008. С. 171–177.
- Романцова И. Е. Степень проявления количественных признаков сои в условиях юго-запада ЦЧЗ и разработка модели нового сорта: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Воронеж, 2005. 25 с.
- Ростова Н. С., Сальникова Л. И. Факторный анализ морфологических и анатомических признаков органов *Sorbus aucuparia*, *S. gorodcovii*, *S. sibirica* (Rosaceae) // Бот. журн. 1985. Т.70, № 11. С. 1516–1523.
- Ростова Н. С. Структура и изменчивость корреляций морфологических признаков цветковых растений: автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. СПб., 2000. 39 с.
- Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб., 2002. 307 с.
- Самородова-Бианки Г. Б., Ростова Н. С. Использование многомерного анализа для выявления взаимосвязей сортов яблони домашней по химическому составу плодов // Бюл. ВИР. 1988. Вып. 180. С. 57–63.
- Урбах В. Ю. Статистический анализ в биологических и медицинских исследованиях. М., 1975. 295 с.
- Щелко Л., Седова Т., Корнейчук В. и др. Международный классификатор СЭВ рода *Glycine* Willd. Л., 1990. 46 с.
- Burlyayeva M. O., Malyshev L. L. The informative characters for the soya beans selection of different fodder usage // Materials of the 22nd Fodder Crops and Amenity Grasses Section Meeting «New Approaches and Techniques in Breeding Sustainable Fodder Crops and Amenity Grasses». St. Petersburg, 1999. P. 62–64.

ВАВИЛОВИЯ, ГОРОХ И ДРУГИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛИ ТРИБЫ FABEAE (FABACEAE): РОДСТВО И СХОДСТВО¹

А. А. Синюшин

Биологический факультет МГУ им. М. В. Ломоносова,
Москва, Россия, e-mail: asinjushin@mail.ru

Резюме

Охарактеризованы два основных подхода к изучению эволюционных процессов: определение родства филогенетическими методами и изучение биологии адаптаций. На примере собственных работ по изучению биологии развития представителей трибы Fabeae (сем. Fabaceae) проанализирована связь между филогенетическим родством и сходством в проявлении некоторых адаптивных признаков. В ряду рассмотренных признаков – морфология и особенности онтогенеза сложного листа, число первых чешуевидных листьев, характер поверхности семенной кожуры.

Ключевые слова: триба Fabeae, морфогенез, эволюция, филогения, микросистематика.

VAVILOVIA, PEA AND OTHER REPRESENTATIVES OF TRIBE FABEAE (FABACEAE): RELATION AND SIMILARITY

A. A. Sinjushin

Biological faculty of M. V. Lomonosov Moscow State University,
Moscow, Russia, e-mail: asinjushin@mail.ru

Summary

Two basic approaches to study of evolutionary processes have been characterized, viz. investigation of relation with means of phylogeny and study of adaptive biology. Some of original results obtained on developmental biology of members of Fabeae tribe (family Fabaceae) were reviewed. Basing on these results, the connection between phylogenetic relation and adaptive similarity was analyzed. The scored features are morphology and ontogenetic features of compound leaves, number of first scale-like leaves, and character of seed coat surface.

Key words: tribe Fabeae, morphogenesis, evolution, phylogeny, microsystematics.

Основной целью большей части биологических исследований является определение характера эволюции – признака, группы, сообщества, адаптации. Генеральное направление биологических исследований было сформулировано Ф. Г. Добжанским в виде хорошо известного афоризма: «Ничто не имеет смысла в биологии, кроме как в свете эволюции» (Dobzhansky, 1973). Один из наиболее распространенных подходов к установлению закономерностей эволюции – определение родственных связей между таксонами разного ранга, т. е. установление филогенетических взаимоотношений. В последние десятилетия основным инструментом такого анализа стала молекулярная филогения – определение степени родства по результатам сравнения структуры ДНК (нуклеотидных последовательностей определенных районов генома или полиморфизма различных молекулярных маркеров).

Ниже мы рассмотрим имеющиеся к настоящему времени результаты использования различных подходов к выявлению филогенетического родства представителей трибы виковых (Fabeae Rchb. = Viciae (Adans.) DC.). В настоящее время в составе этой трибы выделяют 5 родов (Schaeffer et al., 2012, в скобках приведено число видов): *Lathyrus* (150–160), *Vicia* (150–160), *Lens* (~5), *Pisum* (2) и *Vavilovia* (1). По

¹ Работа частично поддержана РФФИ (проект №12-04-01579)

современным представлениям, эта триба принадлежит к самым специализированным группам семейства и входит в так называемую кладу, лишенную обращенного повтора хлоропластного генома (Inverted Repeat-lacking Clade, IRLC) (Wojciechowski et al., 2004). Системе этой трибы посвящено достаточно много работ, в том числе в последние десятилетия. Так, например, значительный интерес вызвал статус рода *Vavilovia* (Sinjushin, Demidenko, 2010). С одной стороны, это связано с тем, что в ее состав входят многие хозяйственно-ценные виды, в том числе древнейшие культуры – горох посевной (*Pisum sativum*), чечевица (*Lens culinaris*), бобы (*Vicia faba*) и др. С другой стороны, представители этой группы, в основном, населяют умеренные широты, т. е. представляют собой доступный для работы материал.

Результатом филогенетической реконструкции вне зависимости от выбранных критериев и метода становится филогенетическое древо – графическое отражение предполагаемого взаимного родства. Достаточно интересно взглянуть на такие деревья, полученные в различных независимых работах. Беглого взгляда достаточно, чтобы убедиться в том, что их топология оказывается различной, и иногда довольно значительно. Например, в статье Рыжовой и др. (2007) получены данные о достаточном отдалении двух видов чины – *L. pratensis* и *L. aphaca*, в то время как в других работах приводятся данные о близости этих видов вплоть до объединения их в одну секцию (Kenicer et al., 2005). Значительно варьирует топология отдельных подгрупп: одни и те же виды в разных реконструкциях оказываются сгруппированы по-разному, например, для видов А, В и С ситуация может выглядеть как ((А-В)-С) или как ((А-С)-В) и т. д. При этом учет даже еще одного вида (скажем, D) приводит к изменению топологии дерева. Значительно различаются результаты обработки разных данных – например, последовательностей разных районов генома.

Даже самая полная и современная система, построенная для 262 (из ~360) видов виковых (Schaefer et al., 2012), также не может считаться исчерпывающей, хотя бы потому, что охватывает не все разнообразие группы. Впрочем, о полноте выявления разнообразия также говорить нельзя, поскольку за последние 25 лет лишь в роде *Lathyrus* было описано 3 новых вида – речь идет именно об обнаружении «хороших» видов, а не о пересмотре статуса уже известных групп (Genc, Sahin, 2008). Все три новых вида населяют Старый Свет, и можно лишь удивляться тому, что они не были описаны ранее. Так или иначе, с открытием каждого нового вида имеющуюся систему надо будет вновь и вновь приводить в соответствие новым данным – устанавливать родственные связи нового растения теми же средствами, которыми были проанализированы уже ранее описанные таксоны.

До настоящего времени нет единого мнения о том, какую последовательность удобнее всего анализировать при работе методами молекулярной филогении, или о том, какой алгоритм предпочтительнее при обработке полученных данных. Таким образом, фактически утрачивает смысл вопрос о том, какая именно из имеющихся (и, несомненно, будущих) филогенетических реконструкций – верная. Если при работе не было допущено явных методических ошибок, то все имеющиеся деревья имеют равную ценность. Выбор наиболее предпочтительной версии, как и в большинстве случаев для систематики, – дело вкуса.

При этом есть еще одно обстоятельство, которое, как кажется, ограничивает применимость этого подхода в изучении эволюционных процессов. Практически любые выводы, которые в рамках подобных исследований удастся сделать – например, подтверждение гибридного происхождения подвида от двух других, установление принадлежности вида к той или иной секции рода, определение принадлежности рода к той или иной трибе – останутся в пределах подвида, вида, секции, рода или трибы. Получаемые результаты локальны, противоречат ранее полученным (а иногда и друг другу), имеют ограниченное время актуальности (достаточно построить новое дерево

иными методами, чтобы создать повод к пересмотру имеющихся представлений) и, выражаясь фигурально, имеют немного значения для вечности.

Альтернативный подход к изучению закономерностей эволюции – это определение биологического смысла адаптаций к тем или иным условиям, факторам среды. При этом возможна ситуация, когда группа родственных таксонов обладает одной и той же особенностью, унаследованной от общего предка, но уже не имеющей биологического смысла (таковы, например, нектарники у различных Fabeae, большая часть которых специализирована к самоопылению и уже не нуждается в привлечении опылителей). Именно поэтому интереснее случаи, когда та или иная структурная (физиологическая, онтогенетическая) особенность встречается у неродственных таксонов. Степень родства можно определять по филогенетическим данным, используя их в таком случае как средство, а не как самоцель. Независимое появление сходных особенностей у неродственных организмов может указывать на их биологический смысл и в конечном итоге – на особенности адаптивных механизмов, возникших в эволюции групп. Например, у бобовых усики встречаются у лиан во всех трех подсемействах и явно возникают независимо. Так, у некоторых *Entada* (подсем. Mimosoideae) и виковых (подсем. Faboideae) в усики преобразована дистальная часть листа, а у *Bauhinia* (подсем. Caesalpinioideae) усики, вероятно, имеют побеговое происхождение.

Ниже приведен краткий обзор собственных работ, посвященных выявлению сходных закономерностей развития у таксонов разной степени родства. Основным объектом рассмотрения являются представители трибы Fabeae.

Регуляция развития листа у бобовых

Горох посевной является одним из традиционных объектов для изучения генетики и биологии развития сложного листа. Напомним, что у более популярных модельных видов в генетике морфогенеза растений – *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Brassicaceae) и *Antirrhinum majus* L. (Plantaginaceae s.l.) – лист простой, и изучение регуляции развития сложного листа на них затруднительно.

В норме у гороха (как и у большинства виковых) лист состоит из пары прилистников, рахиса, листочков (одной или более пар) и усиков (0–2 пары). Рахис также заканчивается усиком. Таково в общем строение листьев, начиная с третьего, первый и второй листья обычно редуцированы, и их особенности рассмотрены ниже.

Детали генетического контроля развития листа у гороха изучены достаточно давно, хотя говорить о полноте картины преждевременно. Буквально каждый год появляются описания новых мутаций, нарушающих развитие листа или его отдельных частей. Более подробная информация о путях регуляции морфогенеза сложного листа приведена в работах ряда авторов (Gourlay et al., 2000; Hofer et al., 2001; Синюшин, Гостимский, 2008 и др.). При этом значительный интерес вызывает формирование листа у различных мутантов (рисунок). Так, мутация в гене *UNIFOLIATA* (*UNI*) приводит к образованию листа, состоящего из единственного конечного листочка. Мутантный аллель того же гена с более «мягким» действием *uni^{tac}* сохраняет общую архитектуру листа, но после развития первой пары усиков неизбежно образуется конечный листочек (фенотип «усиковая акация»). Описанная недавно мутация *tendrilled acacia-A* (*tac^A*) приводит к слиянию конечных структур листа в единую листовую пластинку.

Ген *UNI* является одним из ключевых регуляторов морфогенеза у гороха и детерминирует вообще развитие сложного листа. При нарушении функции этого гена происходит прекращение нарастания оси листа с образованием конечного листочка. У нормальных растений лист развивается до конца, у мутантов происходит прерывание этого процесса на разных этапах. В целом мутация *uni* приводит к упрощению строения листа.

Напротив, мутация *tac^A* не изменяет сложности листа, но нарушает процесс разделения его частей: листочки и усики закладываются в нормальном количестве, но оказываются объединенными в общую многолопастную листовую пластинку. Именно поэтому такой фенотип первоначально получил название «рассеченнолисточковый лист» (Зеленов и др., 2008).

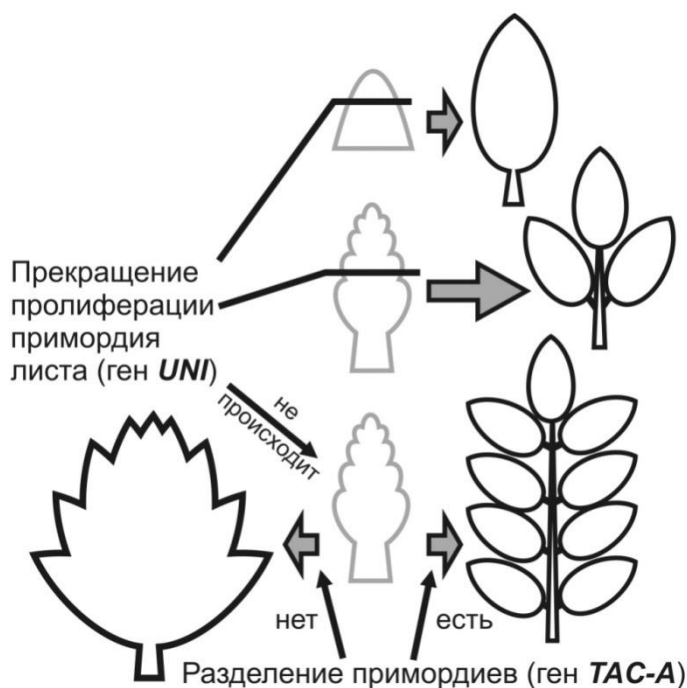


Схема формирования различных типов листа у бобовых за счет активности генов *UNI* и *TAC-A*

Если принять, что в нормальном морфогенезе листа гороха есть функции ограничения сложности путем формирования конечного листочка и разделения/неразделения частей сложного листа, то можно построить логическую схему, которая объясняет практически все разнообразие листьев в семействе бобовых (рис. 1). Так, при образовании конечного листочка на разных стадиях развития сложного листа можно получить соответственно однолисточковый, тройчатый и непарноперистый листья. При неразделении частей сложного листа можно получить вторично-простой лист, вероятно, именно таким путем сформировался своеобразный двулопастной лист у представителей самой древней трибы бобовых – *Cercideae* (например, у *Bauhinia*).

Ряды переходов можно наблюдать не только у мутантов, но и в природе в пределах нормального морфогенеза. Так, ряд от однолисточкового к перистосложному с большим числом пар листочков листу характерен для развития многих бобовых, например, *Astragalus*. Особенности развития первого листа (однолисточковый/тройчатый) предложены как систематический признак у астрагалов при определении их всходов (Васильченко, 1965). Постепенный переход от простого перистораздельного к перистосложному листу обычен для листьев *Gleditsia triacanthos* (Neville, 1970; собств. наблюдения).

Логика подобного обобщения основана на законе гомологических рядов в наследственной изменчивости, сформулированном Н. И. Вавиловым (1935). Для аномальных (в том числе и мутантных) форм изменчивости эта идея была

переформулирована С. В. Мейеном в виде так называемого «правила Кренке» (Meulen, 1973). В значительной степени такой подход лежит в основе активно развивающегося в настоящее время направления – эволюционной биологии развития (evo-devo). Даже если за морфологическим сходством структур (в данном случае листьев) не стоит общность путей генетического контроля их регуляции, то можно говорить как минимум о модусах преобразования некоего базового плана строения (сложного листа), которые рождают все разнообразие реальных листьев в семействе бобовых. Горох посевной в этой связи выступает лишь как модель – растение, у которого спектр мутационной (аномальной) изменчивости значительно перекрывает диапазон изменчивости для семейства в целом, частично воспроизводя формы, которые у отдаленно родственных триб возникают как нормальные. Таким образом, можно моделировать процессы эволюции листа, основываясь в первую очередь на сходстве структур, а не на близости родства групп, у которых эти структуры возникают.

Разнообразие в числе и строении первых листьев у виковых

Описанное выше строение листа за несколькими исключениями характерно для всей трибы виковых, но лишь для листьев срединной формации. Для всей группы характерно подземное прорастание (семядоли остаются под землей), и несколько первых листьев оказываются редуцированными. Так, у гороха первые два листа имеют вид трехзубчатых чешуек (катафиллов). Считается, что боковые лопасти этих видоизмененных листьев соответствуют прилистникам, а срединная часть – листу как таковому. Первый лист у виковых всегда оказывается на выпуклой стороне крючкообразно изогнутого зародыша, второй смещен на 180°, последующие листья расположены двурядно.

Имеются данные о числе и особенностях строения катафиллов у представителей родов *Vicia* (Nozzolillo, 1977), *Pisum*, *Vavilovia*, *Lathyrus* (Sinjushin, Akopian, 2011), а также у близкого рода *Cicer* (Nozzolillo, 1985), относящегося к трибе Cicerceae. Структура первых листьев у перечисленных родов достаточно однообразна, но число сильно варьирует. При этом наблюдается любопытная тенденция: для однолетников в целом характерно небольшое число катафиллов (2), в то время как у многолетних видов число катафиллов больше (3–5). Такая закономерность достаточно стабильно сохраняется у нутов, вик и чин, среди которых есть и однолетние, и многолетние виды.

Биологический смысл такой связи остается не вполне понятным, возможны как минимум два объяснения. Так, можно предположить, что для многолетников характерно более длительное время покоя семян. За время, которое успевают пройти от диссеминации до прорастания, часто накапливается значительный слой опада, через который растение должно прорасти, сохранив апекс побега неповрежденным. Дополнительные катафиллы могли бы служить цели защиты конуса роста. С другой стороны, такая логика кажется применимой лишь для части местообитаний (например, леса или луга), но не для условий, в которых опад накапливается очень медленно или практически не образуется, например, каменистых осыпей, на которых произрастает *Vavilovia* (у проростков вавиловии образуется 3 катафилла).

В качестве альтернативной гипотезы (безусловно, нуждающейся в опытной проверке) можно предположить, что граница между катафиллами и сложными листьями у многолетников совпадает с границей между зимующей и однолетней частями. Тогда логично принять, что эпикотиль и катафиллы остаются в грунте, и из пазух чешуевидных листьев вырастают побеги возобновления в этот же или последующий сезон. Для того чтобы подтвердить или опровергнуть эту гипотезу, требуются наблюдения за онтогенезом растений с разной длительностью жизненного цикла в естественных местообитаниях.

Интересно, что в приведенном примере мы видим связь признака числа катафиллов с длительностью жизненного цикла, а не с положением вида в системе рода. В новейшей

из доступных систем трибы (Schaefer et al., 2012) многие клады на дендрограмме состоят из видов с разной длительностью жизненного цикла. Таким образом, функционально обусловленное сходство вновь оказывается не связанным с родством, по крайней мере, с тем, которое выявляют методы молекулярной филогении.

Характер поверхности семенной кожуры у виковых и его возможное адаптивное значение

Одной из важных особенностей, определяющих специфику функционирования организма растений (по сравнению, например, с животными), является практически полное отсутствие способности к активному передвижению. Расселение растений происходит путем пассивной (ненаправленной) диссеминации и, выражаясь фигурально, любую проблему, возникшую на месте прорастания, растение вынуждено решать, не сходя с места. В этой связи существенное значение приобретает комплекс признаков, связанных с распространением плодов и семян.

У бобовых вообще разнообразие приспособлений к диссеминации очень велико. Среди представителей этого семейства есть и орнихорные виды с ярко окрашенными семенами (*Abrus*), и анемохорные с различными выростами на крылаткообразных плодах (*Pterocarpus*), и гидрохорные с легким эндокарпием (*Entada*) и т. д. Большинству виковых присуща баллистохория: зрелый плод вскрывается двумя швами за счет деформации пергаментного слоя створок, и происходит разбрасывание семян в разные стороны. Очевидно, что для обеспечения такого механизма существует целый ряд приспособлений: особенности анатомического строения перикарпия, характер прикрепления семян к створкам плода, предположительно строение соцветия. В контексте обсуждаемого «синдрома диссеминации» мы проанализировали характер поверхности семенной кожуры у ряда виковых.

Хорошо известно, что поверхность спермодермы у представителей Fabaceae весьма разнообразна (Abou-El-Enain et al., 2007). Наши наблюдения подтвердили, что у большинства представителей преобладает семенная поверхность в виде одноклеточных бугорков, реже встречаются многоклеточные гребни или возвышения. У части представителей (например, *L. aphaca*) семенная кожура практически гладкая. В дополнение к качественному описанию поверхности семян был проведен учет их массы, размеров (диаметра) и формы (среднее значение округлости контура для трех проекций семени, округлость рассчитывали по формуле $R = 4\pi S/P^2$, где S и P – соответственно площадь и периметр контура проекции). Удалось показать, что в целом семена виковых обладают формой, близкой к идеальной сфере, их поверхность скульптурирована. На проанализированном материале было обнаружено несколько интересных исключений. Так, у культивируемых форм (*P. sativum* ssp. *sativum*, *V. faba*) наблюдается сглаживание поверхности семян, что согласуется также с отсутствием вскрывания плодов у этих форм. Напротив, у дикорастущего *P. sativum* ssp. *elatius* бобы вскрываются, семена округлые, с очень крупными поверхностными многоклеточными бугорками. Более или менее гладкая поверхность спермодермы отмечена для форм, у которых семена по форме значительно отличаются от сферической (*L. tingitanus*).

Интерес в этой связи представляет аэродинамика обтекания потоком воздуха сферического тела. На поверхности гладкого шара образуется пограничный слой воздуха. При его отрыве с поверхности тела возникает область завихрений, которые создают торможение. Если же поверхность шара несет неровности, то пограничный слой разрушается, и аэродинамическое сопротивление значительно падает. Торможение полета происходит в существенно меньшей степени. Тем или иным образом скульптурированную поверхность (например, ямчатую) используют в конструкционных целях, например, при производстве мячей для гольфа. Сфера с неровностями определенного размера на поверхности испытывает при полете меньшее сопротивление, чем такая же сфера с

гладкой поверхностью. Для того чтобы поверхностные неровности оказывали влияние на пограничный слой воздуха, размер этих неровностей должен быть сопоставим с толщиной слоя. Расчет этой толщины показал, что у семян с крупными многоклеточными бугорками на поверхности эта величина имеет тот же порядок, что и высота самих бугорков. Для окончательного подтверждения адаптивной ценности такой скульптуры поверхности семян требуется проведение экспериментов, но и имеющиеся данные указывают на возможную принадлежность признаков семенной кожуры к «синдрому диссеминации» у виковых.

Интересно, что такие крупные многоклеточные бугорки на просмотренном материале были отмечены у достаточно отдаленных (в системе трибы, приведенной в работе Шефера с соавторами (Schaefer et al., 2012)) видов: *P. sativum* ssp. *sativum*, *L. annuus*, *L. hirsutus*, *L. nissolia* и *L. belinensis*. Таким образом, мы вновь сталкиваемся с явлением, когда признак, предположительно обладающий адаптивной ценностью, составляет сходство между формами, не имеющими по филогенетическим данным близкого родства.

Резюмируя, можно сделать следующее заключение. Изучение наблюдаемого разнообразия форм жизни преследует одной из своих целей установление путей эволюции, исторического становления этого разнообразия. Филогенетические реконструкции, применяемые для этого, зачастую противоречивы и приносят плохо верифицируемые результаты. Изучение биологии адаптаций к различным факторам среды представляется более плодотворным подходом, направленным на постижение функционального разнообразия живого.

Благодарности

Автор посвящает настоящую работу памяти Сергея Александровича Гостимского (21.05.1939 – 06.11.2012).

В выполнении этапов представленной работы и обсуждении ее основных положений в разное время принимали участие проф. К. В. Краснобаев, проф. В. В. Чуб, проф. Д. Д. Соколов, А. С. Белякова (МГУ им. М. В. Ломоносова), проф. А. Н. Зеленов (ГНУ ВНИИЗБК Россельхозакадемии), д-р биол. наук М. А. Вишнякова, канд. биол. наук М. О. Бурляева (ГНУ ВИР Россельхозакадемии), Dr. M. Ambrose (John Innes Centre, Норвич, Великобритания), Dr. J. A. Akopian (Institute of Botany, Ереван, Армения). Всем перечисленным коллегам автор выражает свою искреннюю благодарность за содействие.

Литература

- Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.–Л., 1935. 56 с.
- Васильченко И. Т. Определитель всходов сорных растений. Л., 1965. 432 с.
- Зеленов А. Н., Щетинин В. Ю., Соболев Д. В. Селекционная ценность формы гороха с рассеченным листочком // Аграрная наука. 2008. Т. 2. С. 19–20.
- Рыжова Н. Н., Бурляева М. О. и др. Использование ITS-последовательностей для оценки таксономических отношений у представителей трибы Viciae (Adans.) Bronn сем. Fabaceae Lindl. // Экол. генет. Т. 5. № 3. С. 5–14.
- Синюшин А. А., Гостимский С. А. Достижения и перспективы использования гороха посевного (*Pisum sativum* L.) в качестве модельного объекта в генетике развития растений // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128. № 6. С. 531–541.
- Abou-El-Enain M. M., Loufty M. H. A., Shehata A. A. Seed surface characters and their systematic significance in the genus *Lathyrus* (Leguminosae, Papilionoideae, Viciae) // Feddes Repert. 2007. V. 118. P. 269–285.
- Dobzhansky Th. Nothing makes sense in biology except in the light of evolution // Amer. Biol. Teacher. 1973. V. 35. № 3. P. 125–129.

- Genc H., Sahin A.* A new species of *Lathyrus* L. (section *Cicerula*, Fabaceae) from Turkey // *Bot. J. Linn. Soc.* 2008. V. 158. P. 301–305.
- Gourlay C. W., Hofer J. M. I., Ellis T. H. N.* Pea compound leaf architecture is regulated by interactions among the genes *UNIFOLIATA*, *COCHLEATA*, *AFILA*, and *TENDRIL-LESS* // *Plant Cell.* 2000. V. 12. P. 1279–1294.
- Hofer J. M. I., Gourlay C. W., Ellis T. H. N.* Genetic control of leaf morphology: a partial view // *Ann. Bot.* 2001. V. 88. P. 1129–1139.
- Kenicer G. J., Kajita T. et al.* Systematics and biogeography of *Lathyrus* (Leguminosae) based on internal transcribed spacer and cpDNA sequence data // *Am. J. Bot.* 2005. V. 92. № 7. P. 1199–1209.
- Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. Rev.* 1973. V. 39. P. 205–260.
- Neville P.* Morphogenesis in *Gleditsia triacanthos*. IV. Foliar polymorphism // *Rev. Gen. Bot.* 1970. V. 77. P. 353–385.
- Nozzolillo C.* Identification of *Vicia* seedlings // *Can. J. Bot.* 1977. V. 55. P. 2439–2462.
- Nozzolillo C.* Seedling morphology and anatomy of eight *Cicer* species and their taxonomic value // *Can. J. Bot.* 1985. V. 63. P. 1–6.
- Schaefer H., Hechenleitner P. et al.* Systematics, biogeography, and character evolution of the legume tribe Fabeae with special focus on the middle-Atlantic island lineages // *BMC Evol. Biol.* 2012. V. 12. P. 250.
- Sinjushin A. A., Demidenko N. V.* *Vavilovia formosa* (Stev.) Fed. (Fabeae, Fabaceae) on Meyen's 'panel with a multitude of lamps' // *Wulfenia.* 2010. V. 17. P. 45–57.
- Sinjushin A. A., Akopian J. A.* On seedling structure in *Pisum* L., *Lathyrus* L. and *Vavilovia* Fed. (Fabeae: Fabaceae) // *Wulfenia.* 2011. V. 18. P. 81–93.
- Wojciechowski M. F., Lavin M., Sanderson M. J.* A phylogeny of legumes (Leguminosae) based on analysis of the plastid *matK* gene resolves many well-supported subclades within the family // *Am. J. Bot.* 2004. V. 91. P. 1846–1862.

СЕЛЕКЦИЯ – НАУКА, ИСКУССТВО ИЛИ ТЕХНОЛОГИЯ?

УДК 633.13.631.527(2).574.1

ХАРАКТЕРИСТИКА СЕЛЕКЦИОННОГО И КОЛЛЕКЦИОННОГО МАТЕРИАЛА ОВСА ПО СОДЕРЖАНИЮ И КАЧЕСТВУ ЖИРА

А. И. Аbugалиева¹, Б. С. Сариев¹, К. К. Жундибаев¹,
Т. В. Савин², М. Нурпеисов²

¹Казахский НИИ земледелия и растениеводства,
Казахстан, e-mail: kiz_abugalieva@mail.ru

²Казахский Национальный Аграрный Университет, Казахстан

Резюме

Изучены селекционные и коллекционные образцы ярового овса по содержанию и качеству жира для определения перспективы создания овса диетического назначения. Содержание жира в зерне овса варьировало от 4,0 до 7,0% для генотипов конкурсного и контрольного питомников. Минимальные значения, в зависимости от года репродукции, колебались в пределах 4,0–5,3%, максимальные значения – соответственно от 5,1 до 7,0% и средние по блокам – от 4,5 до 6,1%. Образцы КСИ овса вполне конкурентоспособны относительно сортового генофонда: основная часть селекционного материала характеризовалась уровнем содержания жира 4,1–5,0% у 47% всех изученных генотипов. Коллекционные образцы ВИР, репродуцированные идентичным набором в условиях Актюбинской СХОС и КазНИИЗиР отличались наличием генотипов с содержанием жира до 8,2% в разных условиях, это номера к-14638 (в обеих репродукциях) и номера к-14668 и к-14786. Качество масла сортов овса определено по содержанию в нем мононенасыщенной олеиновой кислоты (от 37% для сорта Аламан до 41% для сорта Жорга). Соотношение содержания линолевой к олеиновой кислоте колебалось от 0,82 (сорт Жорга) до 0,93 (сорта Аламан, Байге), что говорит о высокой биологической активности масла. В целом соотношение суммы ненасыщенных жирных кислот к сумме насыщенных варьировало от 3,00 до 3,43 (сорт Жорга). Кластерный анализ сортов Казахстана, образцов ВИР культурного и дикого овса по содержанию и составу жирных кислот позволил классифицировать генотипы на 2 кластера. В первый, в основном, попали сорта казахской селекции, второй кластер разделился на два субкластера. В первый попали американские сорта овса, имеющие в своей родословной формы *Avena stielis*, и все изученные образцы дикого гексаплоидного вида *A. stielis*, во второй – все остальные дикие виды овса с разным уровнем плоидности.

Ключевые слова: овес, жир, жирные кислоты, культурные и дикие виды, селекция, генетические ресурсы.

CHARACTERISATION OF BREEDING LINES AND OAT ACCESSIONS FOR FAT CONTENT AND ITS QUALITY

A. I. Abugalieva¹, B. S. Sariiev¹, K. K. Zhundibaev¹, T. V. Savin², M. Nurpeisov²

¹Kazakh research institute of agriculture and plant growing,
Kazakhstan, e-mail: kiz_abugalieva@mail.ru

²Kazakh National Agrarian University, Kazakhstan

Summary

Studied breeding and collection spring oats samples in fat content and its quality to determine the prospects for oat dietary purposes. The oat kernels fat content ranged from 4.0 to 7.0% for genotypes of competitive and controlling nursery. Minimum values depending on the year of reproduction varied from 4.0–5.3%, respectively, the maximum values from 5.1 to 7.0% and the average for units from 4.5 to 6.1%. The CVT oats samples quite competitive relative to the genofund: the main part of the breeding material was characterized by the level of fat content 4.1–5.0% to 47% of all studied genotypes. VIP collection

samples, reproduced by identical set in Aktobe and KazRIPG conditions differed by genotypes with the fat presence to 8.2% in different conditions, they are K-14 638 (both reproductions), K-14668 and K-14786. The oat varieties oil quality determined by their content of monounsaturated oleic acid (37% for Alaman to 41% Zhorga). The ratio of linoleic to oleic acid as a biological activity ranged from 0.82 (Zhorga) to 0.93 (Alaman, Baige). In general, the ratio of the unsaturated fatty acids amount to saturated amount ranged from 3.00 to 3.43 (Zhorga). Cluster analysis of Kazakhstan varieties, VIP samples of a cultural and wild oats on a content and structure of fat acids has allowed to classify genotypes on 2 cluster. In the first alongside with Kazakhstan varieties, in the second cluster the differentiation on subcluster is certain on the American varieties plus hexaploid type *A. stelligis* and separately wild species with different ploidy level.

Key words: oats, fat, fatty acids, cultivated and wild species, selection, genetic resources.

Введение

Характерной особенностью зерна овса является высокое содержание жиров (3–11%), в 2–3 раза больше, чем у других зерновых. Овес является уникальной культурой среди зерновых, поскольку более 50% общего жира отлагается в крахмалистом эндосперме, а не в зародыше развивающейся зерновки (Peterson, Wood, 1977). Овсяное масло более стойко к окислению, что связано с низким содержанием линоленовой кислоты. В масле овса выделено десять высокомолекулярных карбоновых кислот, среди которых линолевая и линоленовая кислоты, незаменимые для человека и животных. Суммарное количество линолевой, олеиновой и пальмитиновой кислот достигает 90–95%, стеариновой и линоленовой по 1–4%, что указывает на его высокие пищевые качества (Баталова, 2009). Кроме того, содержание олеиновой кислоты может достигать уровня содержания ее (более 40%) в подсолнечном масле. Культурный овес обладает хорошо сбалансированным по сравнению с другими зерновыми культурами жирнокислотным составом. Триглицериды овсяного масла представлены двумя типами: мононенасыщенные + диненасыщенные (до 42,5%) и триненасыщенные (до 55,9%). Масло овса по количественным показателям жирных кислот имеет высокие пищевые достоинства: в его составе преобладает незаменимая линолевая кислота, на долю линоленовой кислоты, также незаменимой, но быстро окисляющейся, приходится низкий процент от суммы всех кислот (Лоскутов, 2007).

Незаменимые жирные кислоты – линолевая, линоленовая и арахидоновая – условно объединены в группу под названием «витамин F». Овес является одним из источников поступления в организм этих биологически активных веществ. Важным показателем пищевой ценности овса является содержание в нем линоленовой кислоты, относящейся к полиненасыщенным омега-3 жирным кислотам, которые играют большую роль в профилактике атеросклероза. Наличие в овсе указанных биологически активных веществ делает необходимым его присутствие в пищевом рационе больных сердечно-сосудистыми, желудочно-кишечными заболеваниями, болезнями обмена веществ, а также в питании здоровых людей.

Потребность иметь продукты, максимально обогащенные биологически активными веществами, положительно воздействующими на здоровье человека, и растущее в связи с этим потребление овса в пищу обуславливают актуальность исследований биохимического состава зерна овса для поиска источников повышенного пищевого и кормового качества. Важными характеристиками качества зерна овса являются содержание масла и его жирнокислотный состав.

В США под руководством профессора К. J. Frey, всемирно признанного специалиста в области селекции овса, в начале 90-х гг. с помощью рекуррентной селекции были получены линии на основе диких видов овса с содержанием масла до 16% (Frey, 1991). В Швеции в конце 90-х годов селекционной компанией Svalof Weibull был зарегистрирован первый сорт масличного овса Matilda (масличность на уровне 10%).

В Казахстане для селекционных программ овса диетического типа использования важна характеристика по содержанию жира и жирнокислотному составу.

Целью данного исследования является изучение селекционных и коллекционных образцов ярового овса из коллекции ВИР по содержанию и качеству жира для определения перспективы создания овса диетического назначения.

Материалы и методы

Материалом для исследования явилось зерно образцов, представляющих конкурсный и контрольный питомники испытания ТОО «КазНИИЗиР» урожая 2004–2011 гг., выращенных в условиях Алматинской области, а также образцов коллекции ВИР, выращенных в 2009–2010 гг. в условиях Актюбинской СХОС (Цыганков В. И.) и ТОО «КазНИИЗиР».

Методы исследований: определение жира в зерновке проведено по методу Сокслета ГОСТ 10857-64 и ИК-спектроскопией (Pacific Scientific 4250). Жирнокислотный состав определен согласно ГОСТ 30418-96.

Результаты и обсуждение

Содержание жира в зерне овса варьировало от 4,0 до 7,0% для генотипов конкурсного и контрольного питомника (рис. 1). Минимальные значения в зависимости от года репродукции колебались в пределах 4,0–5,3%, максимальные значения были соответственно от 5,1 до 7,0% и средние по блокам изучения – от 4,5 до 6,1%.

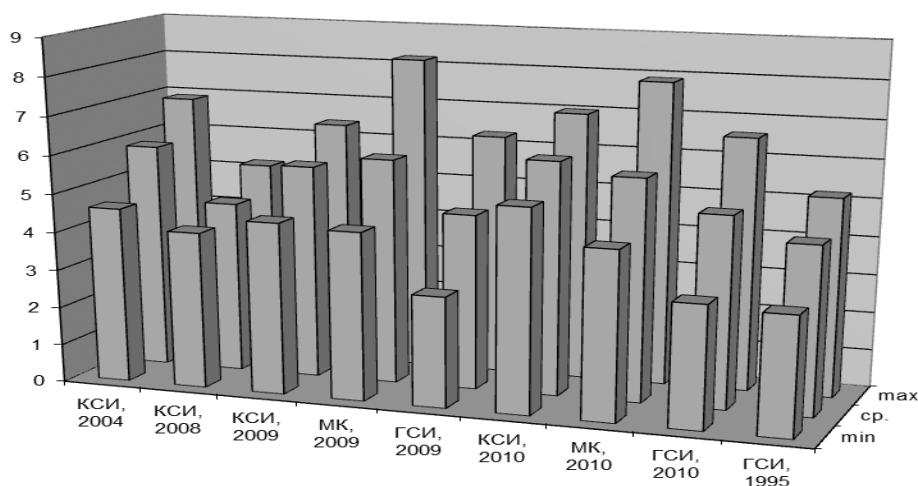


Рис. 1. Содержание жира в зерновке овса селекционных и коллекционных питомников (КСИ и МК) в сравнении с сортовым генофондом ГСИ (Ажгалиев и др., 2010)

Максимальным значением по содержанию жира по двум и более репродукциям выделялся ряд селекционных номеров из одной гибридной комбинации: 39/98-2, 39/98-6, 39/98-15 и 5/98, 5/98-1, 13374-1 (табл. 1) и по одной репродукции – линии: 3/95-3, 50/98-12, 14/99-4, 13425-12.

Для блока конкурсного сортоиспытания отмечено повышение содержания жира от 4,1–5,0% в 2008 г. до 5,1–6,0% в урожае зерна 2009 г. (69% от изученных генотипов) и до 6,1–7,0% в урожае 2010 г. (65%), что сравнимо с данными урожая 2004 г., где содержание жира составляло 5,6–7,0% в среднем у 39% генотипов. Образцы конкурсного сортоиспытания овса вполне конкурентоспособны в сравнении с сортовым генофондом, где в урожае 2009 г. и 2010 г. основная часть исследованного материала

характеризовалась уровнем содержания жира 4,1–5,0%, что составляет 47% и 44% от всех изученных генотипов (см. табл. 1).

Таблица 1. Содержание жира в зерновках образцов овса селекционных, коллекционных питомников и сортоиспытания, %

Питомник	Встречаемость генотипов овса с определенным содержанием жира в зерновке, %								Генотипы	
	<3,0	3,0–4,0	4,1–5,0	5,1–5,5	5,6–6,0	6,1–7,0	7,1–8,0	>8,0	min значение	max значение
КСИ, 2004	–	–	8	8	45	39	–	–	13374/3	КП-021, 13374-1, 3/95-3
КСИ, 2008	–	–	93	7	–	–	–	–	10/6 КП	50/98-12, 39/98-2
КСИ, 2009	–	–	12	31	38	19	–	–	10/6, 2235	39/98-6, 5/98-1
КСИ, 2010	–	–	–	13	22	65	–	–	295	14/98-4, 13425-12, 5/98
КП, 2008	–	6	88	6	–	–	–	–	540, 24/48	13374-1, 39/98-15
МК, 2010, КИЗ	–	–	12	24	27	34	3	–	14534, 11247, 15008, 14783	14638, 14786
МК, 2009, Актюбинская СХОС	–	–	8	16	43	31	1	1	11247, 14783	14638, 14668
ГСИ, 2010	–	12	44	19	15	10	–	–	Жорга	Скакун, Пегас, Аламан
ГСИ, 2009	2	14	47	21	7	9	–	–	Жорга, Казахстанский 70	Аламан
ГСИ, 1995	–	16	78	6	–	–	–	–	Саян	Мирный

При изучении жирнокислотного состава масла показано, что диапазон изменчивости показателей содержания масла был несколько шире у образцов диких видов овса (от 7,3 до 14,2%) по сравнению с образцами культурного вида (от 6,2 до 10,0%), что соответствует ранее полученным данным (Лоскутов, 2007; Frey, 1991; Loskutov, Rines, 2011). Также установлено, что у образцов диких видов овса среднее значение содержания масла (по массе сухого обезжиренного остатка) было выше (9,2%) по сравнению с таковым культурного (7,9%). У образцов диких видов наблюдали увеличение содержания масла с увеличением ploидности от 8,7% у диплоидных до 9,8% у гексаploидных. Выявлено 7 образцов диких видов овса с высоким (более 10%) содержанием масла. Самое высокое содержание масла характерно для образцов к-755 (*A. vaviloviana* Mord., 4n) до 13,0% и к-397 (*A. ludoviciana* Dur., 6n) до 14,2%. Значения содержания масла, полученные с помощью газожидкостной хроматографии, в среднем на 1,5% ниже, чем таковые, полученные классическим методом (Шеленга и др., 2006).

Качество масла сортов овса оценено по содержанию в нем мононенасыщенных жирных кислот, в частности, олеиновой кислоты (от 37% для сорта Аламан до 41% для сорта Жорга), которая позволяет маслу дольше не окисляться при хранении (табл. 2).

В то же время биологическую активность такого масла определяет соотношение содержания линолевой кислоты (34% для сорта Жорга и 36% для сорта Байге) к олеиновой кислоте (37–41%), которое должно быть равным единице (Лоскутов, 2007).

Таблица 2. Содержание масла и жирнокислотный состав в зерновках сортов овса КазНИИЗиР

Жирные кислоты	Аламан 34	Аламан 22	Байге 20	Байге 24	Жорга
Содержание жира в зерновке	4,5	4,7			4,0
Насыщенные кислоты					
C16:0 (пальмитиновая)	15,03	14,74	15,87	15,31	15,34
C18:0 (стеариновая)	8,24	9,55	6,47	8,78	6,37
C20:0 (арахиновая)	1,06	0,61	0,80	1,18	1,10
Мононенасыщенные					
C16:1 (пальмитолеиновая)	0,50	0,52	0,62	0,65	0,77
C18:1 (олеиновая)	38,77	37,26	38,34	38,12	40,87
C20:1 (гондоиновая)	0,92	0,74	0,88	0,91	0,91
C22:1 (эруковая)	0,14	0,34	0,23	0,09	0,20
Полиненасыщенные					
C18:2 (линолевая)	34,67	34,69	35,59	33,91	33,68
C18:3 (линоленовая)	1,72	1,57	1,99	2,23	1,84
Е ненасыщенных/ Е насыщенных	3,15	3,02	3,36	3,00	3,43
Витамин F	36,4	39,3	37,6	36,1	35,5
C16:0, C18:1, C18:2,	88,5	83,4	89,8	87,3	89,9
C18:3/C18:1	0,89	0,93	0,93	0,89	0,82

Положительная существенная связь установлена между уровнем ploидности, геномным составом образцов и содержанием мистициновой, стеариновой и олеиновой кислот и отрицательная – с содержанием полиненасыщенных линолевой, линоленовой и насыщенной арахидиновой кислотой. В большинстве случаев было показано, что при увеличении содержания насыщенных (пальмитиновой и стеариновой) и мононенасыщенных (олеиновой) жирных кислот в масле овса уменьшается содержание полиненасыщенных кислот, которые легко подвергаются окислению при хранении зерна (Freu, 1991), что имеет подтверждение при изучении казахстанского материала (корреляция между олеиновой и линоленовой кислотами $r = -0,55$).

Кластерный анализ сортов Казахстана, образцов ВИР культурного и дикого овса по содержанию и составу жирных кислот позволил классифицировать генотипы на 2 кластера. В первый, в основном, попали сорта казахской селекции и диплоидный вид *A. hirtula*, второй кластер разделился на два субкластера. В первый попали американские сорта овса, имеющие в своей родословной формы *A. stelilis*, и все изученные образцы дикого гексаплоидного вида *A. stelilis*, во второй – все остальные дикие виды овса с разным уровнем ploидности (рис. 2).

Коллекционные образцы ВИР, репродуцированные в различных по погодным условиям Актюбинской СХОС и КазНИИЗиР, характеризовались узким диапазоном варьирования содержания жира – от 4,4 до 7,9% (в урожае 2010 и 2009 гг., соответственно) и средним для всего блока изучения содержанием жира, составляющим 5,8%. (рис. 3). Стабильно с самым высоким уровнем содержания масла в зерновке в разные годы и в разных эколого-географических точках изучения выделились образцы: к-14638 (Чехия) с содержанием масла 8,2 и 7,9%; к-14668 (Турция) с содержанием масла 7,1

и 6,7%; к-14324 (Австралия) – 6,8%; к-14787 (Московская область) – 6,7 и 7,2%; к-14836 (Греция) – 6,4 и 6,6% соответственно годам изучения. Выделившиеся генотипы овса к-14638 (в обеих репродукциях) и к-14668 и к-14786 могут быть рекомендованы как источники стабильно повышенного содержания жира в зерновках овса.

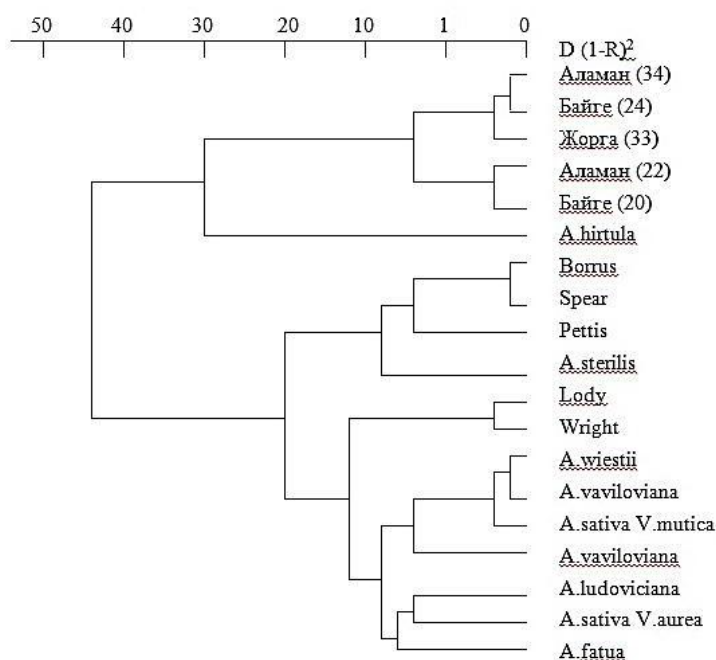


Рис. 2. Дендрограмма сходства–различий генотипов овса по жирнокислотному составу

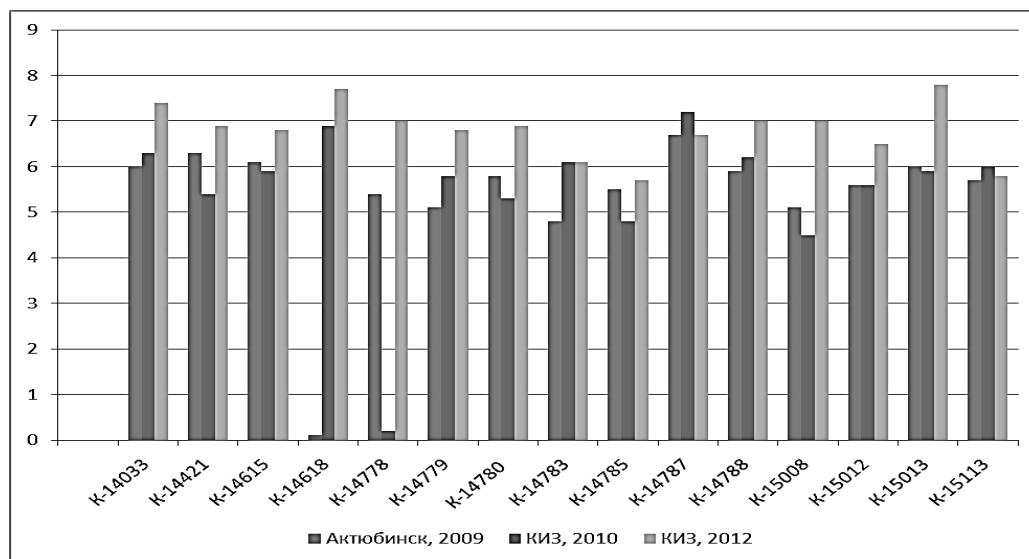


Рис. 3. Источники стабильно повышенного содержания жира в зерновках овса

Стабильно минимальное содержание жира по репродукциям отмечено для образцов: к-11179 (США) – до 4,4%, к-14534 (Чили) – до 5,0-4,4%, к-15008 (Тувинский) – до 5,1-4,5%. Генотипы по-разному реагировали на условия репродукции: около 35% образцов формировали стабильное содержание масла (изменчивость в пределах 0–3%), а 22% образцов характеризовались увеличением содержания жира при репродукции в Алматинской области. Среди них образцы из США, Канады, Нидерландов, Германии,

Австралии, Польши, Московской и Омской областей, Алтая и Сибири. 26% из изученных генотипов, напротив, снижали содержание жира при выращивании в Алматинской области. Среди этой группы преобладают генотипы, происходящие из Уругвая, Чили Мексики, Боливии, США (3 образца), Австралии (4 образца), Великобритании (2 образца).

Заключение

Сорт Жорга выделяется по содержанию олеиновой кислоты (>40%), а сорт Аламан – относительно пониженным содержанием линоленовой кислоты. Эти сорта могут быть рекомендованы как источники по содержанию вышеуказанных кислот для практической селекции.

Кластерный анализ сортов Казахстана, образцов культурного и дикого овса ВИР по содержанию и составу жирных кислот позволил классифицировать генотипы на 2 кластера. В первый кластер наряду с сортами Казахстана попадает диплоидный вид *A. hirtula*, во втором кластере наблюдается дифференциация на субкластеры. В первый – попали американские сорта овса, имеющие в своей родословной формы *A. stelilis*, и все изученные образцы дикого гексаплоидного вида *A. stelilis*, во второй – все остальные дикие виды овса с разным уровнем плоидности. Поиск источников высокого содержания масла и отдельных жирных кислот целесообразен на основе изучения мировых генетических ресурсов.

Коллекционные образцы ВИР, репродуцированные в отличающихся условиях Актюбинской СХОС и КазНИИЗиР, различались наличием генотипов с содержанием жира до 8,2% в разных условиях выращивания – это образцы к-14638 (в обеих репродукциях), к-14668 и к-14786, которые могут быть рекомендованы как источники стабильно повышенного содержания жира в зерновке овса.

Литература

- Ажгалиев Т. Б., Абугалиева А. И. Тестирование сортового генофонда овса на отличимость, однородность и стабильность // Вестник с.-х. наук Казахстана. 2010. № 6. С. 7–9.
- Лоскутов И. Г. Овес (*Avena L.*). Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2007. 336 с.
- Лоскутов И. Г., Чмелева З. В., Губарева Н. К., Хорева В. И., Низова Г. К. Овес: Каталог мировой коллекции ВИР / под ред. В. Д. Кобылянского, И. Г. Лоскутова. СПб.: ВИР, 1999. Вып. 704. 45 с.
- Баталова Г. А. К вопросу о качестве зерна овса // Аграрный вестник Юго-Востока. 2009. №3. С. 23–25.
- Шеленга Т. В., Леонова С. В., Конарев А. В., Лоскутов И. Г., Карлсон А., Стим С. Характеристика дикорастущих видов овса из коллекции ВИР по содержанию, фракционному и жирнокислотному составу масла // Аграрная Россия. 2006. № 6. С. 26–31.
- Frey K. J. Genetic resources of oats // Use of plant introductions in cultivar development. 1991. Part 1. P. 15–24.
- Loskutov I. G., Rines H. *Avena L. Wild Crop Relatives: Genomic & Breeding Resources*. Springer, Heidelberg, Berlin, New York, 2011. P. 109–184.
- Peterson D. M., Wood D. F. Composition and structure of high-oil oat // Cereal. Sci. 1977. V. 26. P. 121–128.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ГЕНЕАЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СОРТОВ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ПОВОЛЖЬЯ И СЕВЕРНОЙ АМЕРИКИ, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ПРЕДУБОРОЧНОМУ ПРОРАСТАНИЮ

Т. В. Добротворская, С. П. Мартынов

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

Резюме

Для выявления источников устойчивости к предуборочному прорастанию провели сравнительный генеалогический анализ 145 сортообразцов яровой пшеницы из Поволжья и 181 сортообразца из Северной Америки с полными родословными и оценками предуборочного прорастания зерна, взятыми из доступных публикаций. Для краснозерных сортов Поволжья выявить источники устойчивости не удалось. У североамериканских краснозерных сортов источники устойчивости, вероятно, находятся среди ландрас Crimean, Hard Red Calcutta, Yaroslav Emmer, Iumillo, Red Egyptian, Kenya-BF4-3B-10V1, Button, Kenya 9M1-A3, Kenya U, вклады которых были значимо выше в группе устойчивых. Выявлены предполагаемые источники устойчивости у белозерных сортов Поволжья – Crimean, Red Egyptian, Kenya-BF4, Goldendrop, *Triticum timopheevii* и Северной Америки – Hard Red Calcutta, Iumillo, Hybrid English, Ладога, Онега, Rough Chaff White, Prince Albert и Red King. С помощью прослеживания родословных установлены доноры устойчивости в сравниваемых группах сортов.

Ключевые слова: яровая пшеница, предуборочное прорастание, генеалогический анализ.

COMPARATIVE GENEALOGICAL ANALYSIS OF RESISTANCE TO PREHARVEST SPROUTING OF SPRING WHEAT VARIETIES FROM VOLGA REGION AND NORTH AMERICA

T. V. Dobrotvorskaya, S. P. Martynov

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

Summary

To identify sources of resistance to the preharvest sprouting was carried the comparative genealogical analysis of 145 accessions of spring wheat from the Volga region and 181 accessions from North America which have with full pedigrees and the published estimates of preharvest sprouting. For red-grained varieties from Volga region identify sources of resistance failed. For the North American red-grained varieties the sources of resistance are likely to be among the landraces Crimean, Hard Red Calcutta, Yaroslav Emmer, Iumillo, Red Egyptian, Kenya-BF4-3B-10V1, Button, Kenya 9M1-A3, Kenya U, whose contributions were significantly higher in the resistant group. Identified the hypothetical sources of resistance in white-grained varieties from Volga region – Crimean, Red Egyptian, Kenya-BF4, Goldendrop, *Triticum timopheevii* and from North America – Hard Red Calcutta, Iumillo, Hybrid English, Ladoga, Onega, Rough Chaff White, Prince Albert, and Red King. With the help of pedigrees tracing the donors of resistance to preharvest sprouting were revealed.

Key words: spring wheat, preharvest sprouting, genealogical analysis.

Введение

Прорастание физиологически зрелого зерна в колосе при относительно высокой влажности в период созревания и во время уборки называют предуборочным прорастанием зерна (ППЗ). Дожди в этот период могут привести к увеличению

активности α -амилазы и являются своеобразным триггером предуборочного прорастания. ППЗ резко ухудшает реологические свойства теста и хлебопекарное качество. Это один из важнейших лимитирующих факторов, влияющих на производство высококачественного зерна. Предуборочное прорастание встречается практически во всех регионах выращивания пшеницы.

Устойчивость к ППЗ основана на покое семян, т.е. их способности противостоять прорастанию, несмотря на благоприятные для этого условия. ППЗ обычно определяют с помощью теста прорастания обмолоченных семян или целых колосьев, которые подвергаются искусственному увлажнению в дождевальной камере. Косвенный метод оценки ППЗ основан на определении числа падения Хагберга. ППЗ наследуется как количественный признак, который контролируется генами, детерминирующими покой семян – *Vp-1A*, *Vp-1B* и *Vp-1D*, красную окраску семян *R-A1*, *R-B1* и *R-D1*, локализованными на длинных плечах хромосом 3A, 3B и 3D соответственно, множеством локусов *QPhs*, главные из которых локализованы на хромосоме 4A и хромосомах 3-й гомеологичной группы. Применение молекулярных маркеров в настоящее время ограничено из-за сложного наследования признака ППЗ, который находится под сильным влиянием факторов внешней среды и эффектов взаимодействия генотип \times среда. Генетический контроль покоя семян и устойчивости к ППЗ у пшеницы, разнообразие локусов *QPhs*, эффекты их взаимодействия со средой и возможности использования молекулярных маркеров в селекции пшеницы на устойчивость к предуборочному прорастанию подробно рассмотрены в обзоре (Крупнов и др., 2010).

В настоящей статье приведены результаты сравнительного генеалогического анализа устойчивости к предуборочному прорастанию в совокупностях сортообразцов яровой мягкой пшеницы из двух регионов с континентальным и сухим климатом Поволжья и Северной Америки. В совокупности поволжских сортообразцов преобладали сорта и линии саратовской (86%) и самарской (13%) селекции. Североамериканская совокупность представлена, главным образом, канадскими сортами (82%) для канадских прерий, а также сортами из граничащих с Канадой северных штатов США – Северной Дакоты и Миннесоты (18%). Селекционные учреждения, в которых выведены изучаемые сорта, расположены на примерно одинаковых широтах: Институт сельского хозяйства Юго-Востока, Саратов – 51° с. ш., Самарский институт сельского хозяйства и Поволжский институт селекции и семеноводства, Кинель – 53° с. ш., Центры с.-х. исследований в Летбридже (провинция Альберта), в Свифт Карренте (провинция Саскатчеван) и в Виннипеге (провинция Манитоба) – 50° с. ш.

Материалы и методы

Объектом изучения были сорта и линии яровой мягкой пшеницы с полными родословными и оценками степени устойчивости к ППЗ из литературных источников, извлеченные из базы данных генетических ресурсов пшеницы и тритикале GRIS (Martynov et al., 2013). Поволжская совокупность содержала 145 сортообразцов, из них 76 устойчивых и среднеустойчивых и 69 восприимчивых. Группу устойчивых составили сорта: АС-29, Башкирская 4, Безенчукская 129, Воевода, Голубчик, Добрыня, Кербя, Кинельская 59, 60 и 61, Кинельская Краса, Кинельская Нива, Л-503, Л-505, Лютесценс 62, Пирамида, Самсар, Саратовская 29, 52, 56, 58, 60, 62 и 64, Средневожская, Тулайковская 1, Тулайковская Степная, Фаворит, Экада 6, Юго-Восточная 5 и 7, Юлия и 44 рекомбинантных инбредных линий, созданных в лаборатории генетики и цитологии НИИСХ Юго-Востока.

В группу восприимчивых вошли сорта: Альбидум 188, Белянка, Волгоуральская, Лебедушка, Прохоровка, Саратовская 33, 46, 55 и 66, Саррубра, Тулайковская 5, 10, 12 и 100, Тулайковская Золотистая, Юго-Восточная 2 и 53 рекомбинантных инбредных линий лаборатории генетики и цитологии НИИСХ Юго-Востока.

Совокупность североамериканских сортов и линий содержала 133 устойчивых и среднеустойчивых и 48 восприимчивых сортообразцов. В группу устойчивых включили: 405-JC-3C, 5500 HR, 5600 HR, 5601 HR, 5602 HR, 5604 HR CL, AC 2000, AC Baltic, AC Barrie, AC Cadillac, AC Carberry, AC Cora, AC Corinne, AC Domain, AC Eatonia, AC Foremost, AC Hartland, AC Kane, AC Majestic, AC Michael, AC Minto, AC Norboro, AC Shaw, AC Snowstar, AC Splendor, AC Superb, AC Vista, AC Walton, Acadia, Ada, Alikat, Alsen, Alvena, Barlow, Burnside, Briggs, BW-384, BW-597, BW-608, BW-655, Cardale, CDC Abound, CDC Alsask, CDC Bounty, CDC EMDR 14, CDC EMDR 4, CDC EMDR 9, CDC Kernen, CDC Makwa, CDC Rama, CDC Utmost, CDC Walrus, Cadet, Chinook, Chris, Columbus, Conway, Cutless, Dapps, DePauws Sel.1, DePauws Sel.2, DePauws Sel.3, DH F 72, DH H 79, Faller, Fieldstar, Glenn, Glencross, Goodeve, Grandin, Granger, Harvest, Helios, Hope, Howard, HY 361, Journey, Invader, Kanata, Katepwa, Knudson, Lake, Lancer, Leader, Lillian, Line 211, Losprout, Lovitt, McKenzie, Marquillo, Marshall, McMurachy, Minnedosa, Muchmore, N91-2071, Neepawa, Norris, Oklee, P-8810-B5-B3-A2-A2, Park, Parshall, Pasqua, Pembina, Pioneer 2375, Prodigy, PT 434, PT 435, PT 559, Reeder, Renown, RL 4137, RL 4137W, RL 4471, RL 4555, RL 6082, SC 8019-R1, SC 8021-V1, SC 8021-V2, Snowwhite 476, Snowbird, Somerset, Steele ND, Stettler, SWS 52, Thatcher, Tom, Unity, Verde, Vesper, W-98616, Waskada, Wildcat, WR-859 CL.

В группу восприимчивых вошли сорта: 5700 PR, 7722, AC Abbey, AC Andrew, AC Crystal, AC Elsa, AC Intrepid, AC Karma, AC Reed, AC Taber, AC Vesper VB, CDC VR Morris, Amazon, Argent, Biggar, Bigg Red, Bluesky, Cascade, Fielder, CDC Go, CDC Imagine, CDC Merlin, CDC Teal, CDC Thrive, Chester, CT 615, Cutler, ES 34, Genesis, Garnet, Glenlea, HY 320, HY 358, Infinity, Laser, Laura, Marquis, Oslo, Owens, Peace, Prelude, Red Fife, Rescue, RL 4452, Rival, Roblin, Samson, Snowwhite 475.

Ассоциации устойчивости к ППЗ с оригинальными предками (ландрасами) изучали путем анализа родословных и построения генеалогических профилей сортов, принадлежащих к устойчивой и восприимчивой группам, с помощью программы GRIS 4.0 (Мартынов, Добротворская, 2009) и базы данных генетических ресурсов пшеницы (Martynov et al., 2013). Матрицы генеалогических профилей подвергли трехфакторному дисперсионному анализу для плана неорганизованных повторений. Изучаемыми факторами были регионы происхождения сортов (фактор А), группы устойчивости (фактор В), оригинальные предки (фактор С) и взаимодействия (А×В), (А×С), (В×С), (А×В×С). Повторениями служили сорта из соответствующих групп.

Средние вклады ландрас в родословные анализируемых сортов сильно различались. Например, средний вклад ландрасы Полтавка в совокупности сортов из Поволжья составляет 0,39, Крымки – 0,039, Mediterranean – 0,0048 и т. д. В результате этого нарушается ограничение дисперсионного анализа об однородности (равенстве) дисперсий. Для обеспечения равенства выборочных дисперсий проводили стандартизацию вкладов ландрас по формуле $y'_i = (y_i - \bar{Y})/S$, где y_i – вклад ландрасы в родословную i -го сорта, y'_i – стандартизованный вклад, \bar{Y} – средний вклад ландрасы, S – стандартное отклонение. Стандартизованные вклады каждой ландрасы с вероятностью $P = 0,99$ варьируют в интервале от $-3,0$ до $+3,0$ со средней, равной нулю.

Различия между средними в группах устойчивых и восприимчивых сортов для одноименных ландрас оценивали по t -тесту Стьюдента. Как известно, белозерные сорта более восприимчивы к предуборочному прорастанию, чем краснозерные. Поэтому дисперсионный анализ предковых вкладов провели отдельно для краснозерных и белозерных сортов. Совокупность поволжских сортообразцов состояла из 97 краснозерных, в том числе 65 устойчивых и 32 восприимчивых, и 48 белозерных, в том числе 11 устойчивых и 37 восприимчивых. Среди североамериканских сортов было 148 краснозерных (112 устойчивых и 36 восприимчивых) и 33 белозерных (21 устойчивый и 12 восприимчивых).

Результаты и обсуждение

Родословные 145 сортообразцов из Поволжья были развернуты до 113 оригинальных предков, в том числе 104 ландрас и 9 линий неизвестного происхождения, а североамериканских сортов – до 220 оригинальных предков – 189 ландрас и 31 неизвестной линии. Затем для всех сортов построили генеалогические профили. Для проведения дисперсионного анализа вкладов отобрали доминирующие ландрасы с частотой встречаемости в родословных 73–100%.

Трехфакторный дисперсионный анализ вкладов 43 доминирующих ландрас у краснозерных сортов (левая часть табл. 1) показал значимость различий между регионами (фактор А), группами устойчивости (фактор В), ландрасами (фактор С), а также значимость взаимодействий факторов. В данном анализе эффекты главных факторов, определяемые средними вкладами ландрас, не представляют интереса. Предметом исследования являются двойное взаимодействие групп устойчивости и ландрас (В×С) и тройное взаимодействие (А×В×С). Значимое взаимодействие указывает на то, что вклады одноименных ландрас по-разному распределены в группах устойчивых и восприимчивых сортов и регионах происхождения. У белозерных сортов (правая часть табл. 1), как и у краснозерных, установлены высокосignификантные взаимодействия (В×С) и (А×В×С).

Таблица 1. Дисперсионный анализ стандартизованных вкладов доминирующих ландрас в совокупностях краснозерных и белозерных сортообразцов яровой мягкой пшеницы из Поволжья и Северной Америки

Источник варьирования	Краснозерные				Белозерные			
	SS	DF	MS	F	SS	DF	MS	F
Общее	10492,0	10534	–	–	3293,1	3320	–	–
Регионы (фактор А)	346,7	1	346,68	429,71*	292,7	1	292,70	451,57*
Группы устойчивости (В)	17,6	1	17,57	21,77*	30,2	1	30,22	46,62*
Ландрасы (С)	92,5	42	2,20	2,73*	60,2	40	1,50	2,32*
Взаимодействие (А×В)	7,4	1	7,37	9,14*	0,2	1	0,23	0,35
Взаимодействие (А×С)	1456,7	42	34,68	42,99*	644,7	40	16,12	24,83*
Взаимодействие (В×С)	85,4	42	2,03	2,52*	76,4	40	1,91	2,95*
Взаимодействие (А×В×С)	125,3	42	2,98	3,70*	143,4	40	3,58	5,53*
Ошибка	8360,6	10363	0,81	–	2046,3	3157	0,65	–

*Значимо на уровне $P < 0,001$.

В таблице 2 приведены стандартизованные средние вклады доминирующих ландрас (тройное взаимодействие факторов А×В×С). Наименьшую существенную разность для сравнения средних вкладов одноименных ландрас в группах устойчивых и восприимчивых сортов вычисляли по формуле $HCP = t_p \times \sqrt{2 \times MS_e / n}$, где t_p – критерий Стьюдента для уровня значимости P , MS_e – средний квадрат ошибки в дисперсионном анализе, n – средневзвешенная повторность. Для краснозерных сортов (средневзвешенная повторность $n=61$) $HCP_{0,05}=0,32$ и $HCP_{0,01}=0,42$, а для белозерных ($n=20$) – $HCP_{0,05}=0,50$ и $HCP_{0,01}=0,65$. Сравнение средних вкладов доминирующих ландрас (табл. 2) показывает, что группы устойчивых и восприимчивых сортов значимо различаются по вкладам некоторых ландрас.

Таблица 2. Стандартизованные средние вклады доминирующих ландрас в группах устойчивых и восприимчивых к предуборочному прорастанию краснозерных и белозерных сортообразцов яровой мягкой пшеницы из Поволжья и Северной Америки (тройное взаимодействие факторов А×В×С)

Доминирующие ландрасы	Краснозерные				Белозерные			
	Поволжье		Сев. Америка		Поволжье		Сев. Америка	
	R†	S	R	S	R	S	R	S
Полтавка	1,113	1,214	-0,751	-0,751	0,430	0,886	-1,157	-1,157
Селивановский Русак	1,050	1,107	-0,701	-0,701	0,745	0,698	-1,098	-1,098
Белотурка	1,041	1,253	-0,728	-0,728	0,189	0,773*	-0,940	-0,940
Хивинка	0,907	0,933	-0,600	-0,600	0,246	0,842*	-0,996	-0,996
Crimean	-0,791	-0,761	0,655**	0,068	-0,188*	-0,740	1,033	0,701
Hard Red Calcutta	-0,908	-0,973	0,693*	0,350	-0,562	-0,659	1,269**	0,401
Ostka Galicyjska	-0,852	-0,905	0,566	0,580	-0,617	-0,733	1,210	0,779
Yaroslav Emmer	-0,286	-0,378	0,293*	-0,058	-0,408	-0,445	0,810	0,387
Gehun	-0,124	-0,140	-0,018	0,404*	-0,301	-0,213	0,477	0,162
Hybrid English	-0,160	-0,232	0,053	0,332	-0,382	-0,317	0,962**	-0,296
Ладога	-0,142	-0,154	0,015	0,346*	-0,358	-0,275	0,740**	-0,052
Онега	-0,123	-0,128	0,030	0,244	-0,377	-0,314	0,978**	-0,338
Rough Chaff White	-0,160	-0,234	0,053	0,331	-0,380	-0,318	0,962**	-0,295
Prince Albert	-0,168	-0,234	0,044	0,374*	-0,384	-0,316	0,962**	-0,295
Red King	-0,161	-0,234	0,053	0,333	-0,383	-0,317	0,962**	-0,295
Mediterranean	-0,415	-0,195	0,080	0,676**	-0,437	-0,675	0,898	0,950
Iumillo	-0,783	-0,819	0,669**	0,062	-0,508	-0,590	1,164**	0,286
Aguilera	0,0197	-0,252	-0,209	0,838**	-0,213	-0,470	0,631	0,573
Marroqui	-0,2539	-0,428	0,014	0,795**	-0,316	-0,405	0,036	1,515**
Goldendrop	-0,2678	-0,427	0,165	0,348	0,209*	-0,364	0,355	0,274
T. timopheevii Zhuk.	-0,2171	-0,448	0,130	0,385	0,498**	-0,441	0,149	0,596
Red Egyptian	-0,2049	-0,199	0,223*	-0,146	0,980**	-0,170	-0,352	0,044
Kenya-BF4-3B-10V1	-0,2047	-0,199	0,223*	-0,146	0,980**	-0,170	-0,352	0,044
Daruma	0,0019	0,551*	-0,179	0,065	-0,149	-0,515	0,277	1,231**
Redchaff	-0,0544	-0,082	-0,136	0,594**	-0,348	-0,526	0,586	0,930
Polyssu	-0,7072	-0,746	0,345	0,869**	-0,605	-0,654	1,068	0,749
Akakomugi	-0,6796	-0,680	0,251	1,050**	-0,582	-0,651	0,971	0,891
Turco	-0,7223	-0,761	0,406	0,719	-0,605	-0,654	1,068	0,749
Red Straw	-0,4115	-0,422	0,355*	0,014	-0,429	-0,467	0,172	1,565**
Rieti	-0,6727	-0,673	0,248	1,042**	-0,582	-0,651	0,971	0,891
Carosella	-0,1570	-0,167	-0,004	0,444**	-0,377	-0,538	0,535	1,089*
Etawah	-0,0576	-0,096	-0,086	0,457**	-0,378	-0,418	0,100	1,486**
Gaza	-0,1491	-0,079	0,099	0,032	0,098	-0,171	0,241	-0,030
Hornblende	-0,3060	-0,232	0,130	0,356	-0,173	-0,344	0,454	0,419
Zeeuwse	-0,6753	-0,680	0,249	1,049**	-0,583	-0,651	0,971	0,891
White Hamburg	-0,2712	-0,161	0,170	0,103	-0,057	-0,185	0,347	0,003
Button	-0,4823	-0,274	0,364*	-0,018	-0,150	-0,140	0,390	-0,103
Kenya Standard	-0,2289	-0,178	0,081	0,320	-0,158	-0,147	0,399	-0,087
Kenya 9M1-A3	-0,4946	-0,315	0,392**	-0,047	-0,156	-0,146	0,400	-0,093
Kenya U	-0,4946	-0,315	0,392**	-0,047	-0,156	-0,146	0,400	-0,093
	НСР _{0,05} =0,32, НСР _{0,01} =0,42				НСР _{0,05} =0,50, НСР _{0,01} =0,65			

†R–группа устойчивых, S– группа восприимчивых к предуборочному прорастанию сортов

*, ** Различия внутри пары R и S значимы на уровне P<0.05 и P<0.01 соответственно
Thatcher = Marquis/Iumillo/Marquis/Kanred, Selkirk = McMurachy/Exchange//3*Redman,

Brevor=Brevon/4/Oro//Turkey Red/Florence/3/Oro//Fortyfold/Federation, Hope=Yaroslav Emmer/Marquis, которые составляют генетическую основу североамериканских пшениц и, вероятно, являются донорами устойчивости. Следующие две ландрасы вошли в родословные сортов Северной Америки через кенийский сорт Kenya 58=Red-Egyptian/Kenya-BF4-3B-10V1, ландрасы Button, Kenya 9M1-A3 и Kenya U попали в родословные через сорт Kenya Farmer=Australian 27/Kenya 192, а Red Straw – через австралийский восприимчивый сорт Federation=Purple Straw/Yandilla. У нас нет данных о предуборочном прорастании сортов Kenya 58 и Kenya Farmer. Поэтому наиболее вероятным донором устойчивости к ППЗ у американских краснозерных сортов был Thatcher.

У краснозерных сортов Поволжья не удалось выявить источники устойчивости. Стандартизованные вклады всех ландрас в группах устойчивых и восприимчивых к ППЗ сортов различались незначимо, за исключением ландрасы Daruma, средний вклад которой значимо выше в группе восприимчивых.

У североамериканских краснозерных сортов вклады 10 ландрас Crimean, Hard Red Calcutta, Yaroslav Emmer, Iumillo, Red Egyptian, Kenya-BF4-3B-10V1, Button, Kenya 9M1-A3 Kenya U и Red Straw значимо выше в группе устойчивых. С помощью прослеживания развернутых родословных установлено, что первые четыре попали в родословные устойчивых сортообразцов, главным образом, через американские сорта.

13 ландрас – Mediterranean, Akakomugi, Rieti, Zeeuwse (через итальянские сорта Mentana, Ardito, Damiano, Villa Glori), Polyssu (через бразильские сорта Fronteira и Surpresa), Aguilera (через Kenya C9906, Kenya 117A), Marroqui (через мексиканский сорт Yaqui 48), Redchaff (через американский сорт Fortyfold), Carosella (через австралийский белозерный сорт Florence), Etawah, Gehun, Ладога (через стародавние сорта Garnet и Prelude) и Prince Albert (через английский сорт Yeoman) преобладают в группе восприимчивых краснозерных сортов Северной Америки. По остальным ландрасам различия между группами были незначимы.

Ранее нами установлено, что у североамериканских сортов озимой пшеницы ландрасы Crimean, Hard Red Calcutta и Ostka Galicyjska связаны с устойчивостью, а Mediterranean – с восприимчивостью к ППЗ (Мартынов, Добротворская, 2012). Это указывает на то, что североамериканские яровые и озимые пшеницы имеют одни и те же источники устойчивости к ППЗ.

У белозерных сортов Поволжья в группе сортов с повышенной устойчивостью значимо выделяется Crimean, Red Egyptian, Kenya-BF4, Goldendrop и *T. timopheevii*. Заметим, что первые три ландрасы значимо выделяются и в группе устойчивых краснозерных сортов Северной Америки. В группе восприимчивых сортов преобладают вклады ландрас Белотурка и Хивинка.

В группе устойчивых белозерных сортов Северной Америки, как и у краснозерных, значимо большие вклады имеют Hard Red Calcutta и Iumillo. Вероятно, донором устойчивости в этой группе является Thatcher. Кроме того, значимо выделяются вклады ландрас Hybrid English, Ладога, Онега, Rough Chaff White, Prince Albert и Red King. Можно предположить, что среди последних есть источники устойчивости к ППЗ.

В группе восприимчивых американских белозерных сортов, как и у краснозерных, преобладают вклады ландрас Marroqui, Carosella, Etawah, а также Daruma и Red Straw. По остальным ландрасам различия между группами были незначимы.

Известно, что важнейший донор устойчивости к ППЗ у североамериканских сортов яровой пшеницы – линия RL-4137. Эта линия в различных условиях стабильно проявляет высокую устойчивость, обусловленную двумя факторами – один из которых связан с красной окраской зерновки, а другой нет (DePauw et al., 2009). Проведенный с помощью Информационно-аналитической системы GRIS анализ родословных подтвердил значение линии RL-4137 для североамериканских программ селекции яровой пшеницы на устойчивость к ППЗ. Эта линия, входящая в родословные как прямой родитель (AC Corinne, Snowbird, Losprout и др.), или как прародитель (AC Domain, Columbus,

McKenzie и др.), передала устойчивость к ППЗ 365 сортообразцам, среди которых 58 районированных сортов и 203 линии из Канады и 22 районированных сорта и 53 линии из США. Сопоставление вкладов ландрас Crimean, Hard Red Calcutta, Iumillo, а также сортов Thatcher и Frontana у линии RL-4137 с соответствующими средними вкладами в группах устойчивых и восприимчивых североамериканских сортов (табл. 3) подтверждает предположение, что среди этих ландрас находятся источники устойчивости к ППЗ, а донором устойчивости для линии RL-4137 является сорт Thatcher.

Таблица 3. Сравнение вкладов предполагаемых источников и доноров устойчивости к ППЗ у линии RL-4137 со средними в группах устойчивых и восприимчивых североамериканских сортов яровой пшеницы

	Hard Red Calcutta	Crimean	Iumillo	Thatcher	Frontana
Линия RL-4137	0,201	0,128	0,081	0,492	0,250
Устойчивые (128 сортов)	0,173	0,109	0,070	0,424	0,118
Восприимчивые (48 сортов)	0,133	0,083	0,040	0,242	0,153

По данным некоторых авторов возможным источником устойчивости к ППЗ у канадских пшениц является бразильский сорт Frontana=Fronteira/Mentana (Singh, 2008). Однако генеалогический анализ североамериканских сортов показал, что частота встречаемости сорта Frontana в родословных (84%) примерно одинакова в группах устойчивых и восприимчивых сортов, а средний вклад Frontana в группе восприимчивых сортов на четверть больше ее вклада в группе устойчивых (см. табл. 3). Поэтому можно предположить, что устойчивость к ППЗ сорта Frontana не передается потомству.

Заключение

С помощью генеалогического анализа 326 сортообразцов яровой мягкой пшеницы из двух близких по природно-климатическим условиям регионов мира проведен поиск источников устойчивости к предуборочному прорастанию. Для краснозерных сортов Поволжья источники устойчивости выявить не удалось. У североамериканских краснозерных сортов источники устойчивости, вероятно, находятся среди ландрас Crimean, Hard Red Calcutta, Yaroslav Emmer, Iumillo, Red Egyptian, Kenya-BF4-3B-10V1, Button, Kenya 9M1-A3 и Kenya U, вклады которых были значимо выше в группе устойчивых. В группе белозерных сортов с повышенной устойчивостью из Поволжья значимо выделяются Crimean, Red Egyptian, Kenya-BF4, Goldendrop и *T. timopheevii*. Устойчивые белозерные сорта Северной Америки, как и краснозерные, имеют значимо большие вклады ландрас Hard Red Calcutta и Iumillo. Кроме того, в этой группе значимо выделяются ландрасы Hybrid English, Ладога, Онега, Rough Chaff White, Prince Albert и Red King. Можно предположить, что среди них есть источники устойчивости к ППЗ. С помощью прослеживания родословных установлены доноры устойчивости в сравниваемых группах сортов. Выявленные источники и доноры устойчивости могут способствовать выбору наиболее благоприятной генетической основы в программах селекции яровой пшеницы на устойчивость к предуборочному прорастанию.

Авторы выражают благодарность профессору В. А. Крупнову за полезные замечания и советы в процессе работы над статьей.

Литература

Крупнов В. А., Сибикеев С. Н., Крупнова О. В. Генетический контроль покоя и устойчивости к предуборочному прорастанию семян пшеницы (обзор) // С.-х. биол. 2010. № 3. С. 3–16.

- Мартынов С. П., Добротворская Т. В.* Технология анализа генетических ресурсов зерновых культур на основе системы GRIS 4.0 // В кн.: Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке. СПб., 2009. С. 93–105.
- Мартынов С. П., Добротворская Т. В.* Устойчивость мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к предуборочному прорастанию: Анализ ассоциаций // Генетика. 2012. Т. 48. № 10. С. 1142–1152.
- DePauw R. M., Clarke F. R., Fofana B. et al.* RL4137 contributes preharvest sprouting resistance to Canadian wheats // *Euphytica*. 2009. V. 168. № 3. P. 347–361.
- Genetic Resources Information System for Wheat and Triticale GRIS* (Martynov S., Dobrotvorskaya T., Dobrotvorskii D.): [Электронный ресурс]. 2013. URL: <http://wheatpedigree.net>. (Дата обращения: 29.04.2013).
- Singh R.* Identification and Validation of Genomic Regions Associated with Preharvest Sprouting Resistance in White-Grained Wheat (*Triticum aestivum* L.): Thesis for the Degree of Doctor of Philosophy. Department of Plant Sciences, University of Saskatchewan. Saskatoon, Saskatchewan, 2008. 139 p.

ИТОГИ ИЗУЧЕНИЯ ГЕНОФОНДА КАРТОФЕЛЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ В СЕЛЕКЦИИ

С. Д. Киру¹, Л. И. Костина¹, Е. В. Рогозина¹, А. А. Ясько², Н. А. Чалая¹, Т. Э. Жигadlo³

¹Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: s.kiru@vir.nw.ru

²Майкопская опытная станция ВИР Россельхозакадемии, e-mail: yasko11@mail.ru

³Филиал «Полярная опытная станция» ВИР Россельхозакадемии
e-mail: hibinytanya@rambler.ru

Резюме

Проведен анализ результатов многолетнего комплексного изучения образцов мировой коллекции картофеля ВИР по важнейшим хозяйственно-ценным признакам. Отмечается значение результатов изучения генетического разнообразия коллекции видов и сортов, выделенных из нее генетических источников важнейших хозяйственно-ценных признаков для селекции картофеля. Выделенные из коллекции образцы культурных, диких видов и сортов, обладающие высокой продуктивностью, скороспелостью, качеством клубней, устойчивостью к наиболее вредоносным патогенам – фитофторе, вирусам, картофельной нематодой, рекомендуются селекционерам для использования в качестве исходного материала. Подчеркивается значение вовлечения в гибридизацию диких видов картофеля с целью создания сортов с комплексом признаков, отвечающих современным требованиям. Отражены результаты использования в селекционных центрах Российской Федерации и некоторых стран СНГ исходного материала, выделенного и созданного в результате изучения мировой коллекции картофеля ВИР.

Ключевые слова: коллекция, вид, сорт, источник, признак.

RESULTS OF STUDYING VIR POTATO GERMPLASM AND THE PROSPECTS OF ITS USE IN BREEDING

S. D. Kiru¹, L. I. Kostina¹, E. V. Rogozina¹, A. A. Yas'ko², N. A. Chalaya¹, T. E. Zhigadlo³

¹N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry,
St. Petersburg, Russia, e-mail: s.kiru@vir.nw.ru

²Maykop experimental station of VIR, Shuntuk, Maykop reg. Adygeya Republic,
Russia, e-mail: yasko11@mail.ru

³Polar experimental station of VIR, Apatity,
Murmansk region, Russia, e-mail: hibinytanya@rambler.ru

Summary

Analysis of the results of recent multi-year comprehensive study of accessions of the of VIR potato collection on important commercial valuable traits. Notes the importance of results of the study of the genetic diversity of species and breeding varieties, singled out from it genetic sources of major agronomic traits for potato breeding. Singled out accessions of wild and cultivated species, as well as breeding varieties with high yield, early maturity, tuber quality, resistance to the most harmful pathogens – late blight, viruses, potato cyst nematode are recommended to breeders for use as source material. Emphasizes the importance of use in hybridization of wild potato species for creating varieties with complex of traits. The results of use in the Russian Federation and some CIS singled out and created initial material in result of studying accessions of VIR world potato collection

Key words: collection, species, variety, source, trait.

Введение

Одна из главных задач современной отечественной селекции картофеля – создание сортов, отвечающих высоким требованиям потребительского рынка, включающего новые направления использования этой культуры в пищу. Значительно расширено число признаков, по которым ведется поиск, выделение и создание исходного материала для селекции. Сокращение посевных площадей под картофелем при одновременной интенсификации отрасли приводит к необходимости выведения новых высокопродуктивных сортов, устойчивых к болезням и вредителям. Для решения этой проблемы необходимо выделение новых источников ценных признаков для важнейших направлений селекции картофеля.

Особенно актуальна проблема создания и использования исходного материала для селекции сортов, сочетающих хозяйственные признаки (скороспелость, высокая продуктивность, пригодность к промышленной переработке, высокие столово-кулинарные качества и др.) с высокой устойчивостью к наиболее вредоносным болезням и вредителям.

Мировая коллекция картофеля ВИР, насчитывающая сегодня более 8600 образцов, включая более 2100 селекционных сортов и более 5800 образцов 170 дикорастущих и культурных видов, остается одним из наиболее богатых по генетическому разнообразию источников исходного материала для селекции. Многолетнее комплексное лабораторно-полевое изучение образцов коллекции с целью выделения ценного материала для селекции, позволяет ежегодно выделять и создавать исходный материал, способный значительно повысить эффективность селекционной работы.

Практика показывает, что возделывание устойчивых сортов – наиболее рациональный способ борьбы с болезнями и вредителями сельскохозяйственных растений. Селекция на устойчивость к болезням и вредителям требует постоянной работы по поиску новых форм устойчивости растений, противостоящих новым расам и штаммам возбудителей, изучения генетики устойчивости и взаимоотношений хозяина и патогена, разработки стратегии рационального использования генетических ресурсов устойчивости растений к вредным объектам.

К числу наиболее вредоносных и широко распространенных на картофеле заболеваний относится фитофтороз, вызываемый оомицетом *Phytophthora infestans* (Mont.) de Vary. Большинство возделываемых в России сортов картофеля не добирают из-за поражения фитофторозом в среднем 15–20% потенциального урожая, у сортов, восприимчивых к заражению фитофторой, в годы эпифитотийного развития болезни потери могут достигать 50–70% (Филиппов и др., 2005). Для семеноводства картофеля особо вредоносны заболевания, которые возникают вследствие моно- или смешанного инфицирования вирусами. Наиболее часто и повсеместно на посадках картофеля встречается вирус Y, ущерб от которого в годы эпифитотий может достигать 60–80% (Амбросов, 1975; Шелабина, 1989). Возбудитель рака картофеля (*Synchytrium endobioticum* (Schilb.) Percival) и золотистая картофельная нематода (*Globodera rostochiensis* (Woll.) Behrens.) являются объектами карантинного надзора на территории РФ. Эти почвообитающие патогены даже в отсутствии растения-хозяина не утрачивают инфекционность несколько десятилетий и способны полностью уничтожить культуру картофеля. Особую актуальность сохраняет проблема создания сортов, устойчивых к наиболее распространенным в стране вирусам картофеля – X, Y, S, M, L.

Золотистая картофельная нематода – опасный паразит, наносящий большой ущерб картофелеводству во многих странах мира. Химические средства борьбы с ней недостаточно эффективны и очень дороги, поэтому основное внимание в настоящее время следует уделять выведению нематодоустойчивых сортов. Мировой сортимент насчитывает уже более 600 сортов картофеля, устойчивых к данному паразиту.

Проблема создания нематодоустойчивых сортов в России продолжает оставаться острой. В 2012 г. в Госреестр внесено только 22 нематодоустойчивых сорта отечественной

селекции. В России распространен только патотип Ro1 золотистой картофельной нематоды, однако вероятность завоза в страну других патотипов нематоды очень высока. Наличие различных патотипов паразита: *G. rostochiensis* – Ro1, Ro2, Ro3, Ro4, Ro5 и *Globodera pallida* Stone (Behrens) – Pa1, Pa2, Pa3 делает необходимым вовлечение в селекцию всего разнообразия исходных форм.

Источником устойчивости картофеля к широкому кругу вредных организмов являются дикие клубненосные виды рода *Solanum* L. Большинство возделываемых сегодня сортов картофеля является сложными межвидовыми гибридами, однако для их создания использована только небольшая часть генофонда диких родичей.

Один из актуальных вопросов современной селекции – повышение ее эффективности за счет ускорения селекционного процесса. В этой связи наиболее важным является использование новых методов поиска, изучения, выделения и создания исходного материала для селекции. Немаловажным также является эколого-географическое изучение выделенного материала, позволяющее определить не только уровень экспрессии признаков в различных почвенно-климатических условиях, но и установить характер влияния фактора «генотип–среда», который в свою очередь позволяет оценить степень адаптивной способности исследуемых образцов.

Материалы и методы исследований

Материал исследований – образцы коллекций селекционных сортов, культурных и диких видов картофеля ВИР. Оценка устойчивости коллекционных образцов диких видов (сеянцы) и клонов межвидовых гибридов картофеля к возбудителям фитофтороза, рака картофеля, Y-вирусу, золотистой нематоды патотипа Ro1 проведена в полевых и лабораторных испытаниях в ГНУ ВИР, ГНУ ВИЗР, ГНУ ВНИИФ. Эколого-географическое изучение селекционных сортов и перспективных клонов сложных межвидовых гибридов проведено на опытных станциях ВИР: Полярной и Майкопской, ГНУ ВНИИКХ им. А. Г. Лорха. Исследования по изучению наследования устойчивости к патогенам при межвидовой гибридизации проводились с использованием образцов диких видов картофеля, представителей южноамериканских серий *Bukasoviana*, *Simpliciora*, а также межвидовых гибридов диких видов с сортами и дигаплоидами.

Комплексное изучение образцов коллекции селекционных сортов, культурных и диких видов картофеля проводилось в Пушкинских лабораториях ВИР по методическим руководствам отдела генетических ресурсов картофеля (1986, 2010) и Международному классификатору СЭВ видов картофеля секции *Tuberarium* (Dun.) Buk. рода *Solanum* L. (1984).

Результаты и обсуждение

В последние годы (2010–2012) в ВИРе продолжались работы по изучению генофонда картофеля с целью выделения новых источников хозяйственно-ценных признаков для селекции. Комплексная оценка образцов коллекции проводилась в полевых и лабораторных условиях.

Оценка образцов селекционных сортов

Важным направлением в отечественной селекции картофеля остается создание раннеспелых сортов. Поэтому выделение исходного материала для селекции на раннеспелость всегда остается актуальным. Проведенная в Пушкинских лабораториях ВИР трехлетняя оценка сортов последних поступлений позволила выделить ряд сортов, отличающихся сочетанием скороспелости и высокой продуктивности, т. е. представляющих интерес для использования в качестве исходного материала на раннеспелость. Это сорта: к-24700 Алдан, к-25079 Дара, к-25080 Днепрянка, к-24708 Деснянский, к-25135 Зорачка, к-25092 Надийна, к-24739 Радуга, к-24819 Скарбница, к-

25100 Тирас, к-24702 Ando, к-24762 Arosa, к-12236 Lady Christl, к-24831 Challenger, к-24767 Collete, к-24780 Vitesse, к-24781 Vineta.

Высокая продуктивность сорта – основа высокой урожайности при его возделывании. Трехлетняя оценка образцов селекционных сортов новых поступлений позволила выделить в качестве источников высокой продуктивности следующие образцы коллекции ВИР: к-24822 Акжар, к-11890 Аксамит, к-12237 Акцент, к-25144 Алая роза, к-24700 Алдан, к-24701 Алый парус, к-25146 Белуха, к-25077 Водограй, к-25078 Гарлиция, к-25080 Днипрянка, к-25081 Доброчин, к-25083 Забава, к-25135 Зорачка, к-24712 Ирбитский, к-4721 Красавица Брянщины, к-25085 Косень 95, к-25086 Купава, к-12238 Маг, к-24723 Матушка, к-24726 Москворецкий, к-25093 Обрий, к-24735 Памяти Кулакова, к-24733 Парус, к-24736 Повинь, к-25097 Поран, к-24738 Престиж, к-12092 Русский сувенир, к-24741 Русич, к-24729 Находка, к-24747 Славянка, к-24749 Тарасов, к-25100 Тирас, к-24751 Тохтар, к-12241 Чай, к-24757 Юпитер. Из сортов дальнего зарубежья наивысшие показатели продуктивности имели образцы: к-24762 Arosa, к-24763 Artemis, к-24765 Bellarosa, к-24831 Challenger, к-24769 Estrella, к-12236 Lady Christl, к-12242 Lady Claire, к-24773 Pirol, к-24777 Roko, к-24780 Vitesse, к-24781 Vineta.

Высокой товарностью обладают следующие сорта: к-11890 Аксамит, к-24822 Акжар, к-24706 Веснянка, к-25077 Водограй, к-12231 Баритон, к-25146 Белуха, к-24707 ВК-1, к-25081 Доброчин, к-24712 Ирбитский, к-24626 Кетский, к-24721 Красавица Брянщины, к-24721 Красная заря, к-25084 Кобза, к-25085 Косень 95, к-25086 Купава, к-12197 Ладожский, к-12198 Лига, к-25089 Малиньска била, к-24723 Матушка, к-24725 Маугли, к-24727 Мустанг, к-25092 Надийна, к-25094 Оливия, к-24735 Памяти Кулакова, к-25097 Поран, к-24625 Памяти Рогачева, к-12202 Радонежский, к-12092 Русский сувенир, к-12212 Румянка, к-12213 Ручеек, к-24746 Сибиряк, к-25100 Тирас, к-24752 Тулеевский, к-11900 Удача, к-24756 Шагалалы, к-24765 Bellarosa, к-12184 Crasa, к-12230 Karator, к-12229 Valor.

Крупноклубневость – один из важнейших элементов продуктивности сорта. Этим ценным признаком обладают такие сорта, как: к-24700 Алдан, к-12232 Батя, к-11894 Брянская новинка, к-25077 Водограй, к-24707 ВК-1, к-11897 Выток, к-11826 Голубизна, к-24712 Ирбитский, к-12146 Лазарь, к-12214 Очарование, к-24733 Парус, к-25097 Поран, к-12092 Русский сувенир, к-12213 Ручеек, к-12206 Стрелец, к-24749 Тарасов, к-24752 Тулеевский, к-24758 Явир, к-24702 Ando, к-24765 Bellarosa, к-12228 Hermes, к-24837 Real.

Повышенное содержание крахмала также важный и ценный признак качества картофеля. Проведенная оценка позволила выделить сорта с наиболее высоким содержанием крахмала в условиях Санкт-Петербурга: к-12189 Алая заря, к-24705 Бармалей, к-24709 Елена, к-25073 Багряна, к-24785 Билина, к-12160 Брянский надежный, к-12192 Вдохновение, к-25075 Веста, к-12210 Ветерок, к-11897 Выток, к-11923 Гарант, к-24788 Дзвин, к-25081 Доброчин, к-25083 Забава, к-25084 Кобза, к-11901 Криница, к-24717 Когалы, к-25086 Купава, к-12146 Лазарь, к-25088 Людмила, к-12238 Маг, к-24725 Маугли, к-24788 Дзвин, к-25136 Максимум, к-25088 Малиньска била, к-12171 Никулинский, к-24625 Памяти Рогачева, к-24813 Придеснянский, к-12205 Стрелец, к-24750 Тобол, к-25139 Чарауник, к-12241 Чай, к-24820 Черниговский, к-24756 Шагалалы, к-24702 Ando, к-12242 Lady Claire, к-24771 Isle of Jura.

Высокой полевой устойчивостью к фитофторозу отличаются следующие сорта: к-12188 Аврора, к-12237 Акцент, к-25078 Гарлиция, к-11989 Ветразь, к-25086 Купава, к-24729 Находка, к-24731 Полисска-96, к-24757 Юпитер, к-25102 Червона рута, к-24758 Явир, к-24769 Estrella.

Устойчивость к вирусам обнаружена у сортов: к-12237 Акцент (вирусы X, Y, M, S, L), к-24701 Алый парус (X, S, L), к-25128 Жемчужина (X, M, L), к-25135 Зорачка (X, S), к-25086 Купава (X, S, M), к-12238 Маг (X, S, M), к-25091 Мелодия, к-24736 Повинь (X, M, L), к-24738, Престиж (X, S, M), к-24827 Рагнеда (S, M, L), к-24743 Свенский (X, M), к-24751 Тохтар (X, S, M, L), к-25099 Тетерив (X, S, L), к-24750 Тобол (X, S), к-25101 Фантазия (X, S,

M, L), к-25132 Фаворит, к-12241 Чай (X, S, L), к-25139 Чарауник (X, S, M), к-24757 Юпитер (X, S).

По комплексу признаков для использования в селекции рекомендуются такие сорта, как: к-12237 Акцент, к-12238 Маг, к-24736 Повинь. Эти сорта сочетают высокую продуктивность с устойчивостью к вирусам. Стабильно высокой продуктивностью, вирусоустойчивостью и устойчивостью к золотистой картофельной нематоды *G. rostochiensis* обладают сорта: к-24712 Ирбитский, к-24721 Красавица Брянщины, к-24736 Повинь, к-25097 Поран, к-24748 Табор, к-24767 Colette.

Результаты эколого-географического изучения селекционных сортов новых поступлений

1. Филиал ВИР ГНУ «Полярная опытная станция», г. Апатиты Мурманской области.

Раннеспелость. В условиях Мурманской области высокие показатели раннего клубнеобразования показали следующие сорта: к-12189 Алая роза, к-12163 Брянский юбилейный, к-24728 Нальчикский, к-24737 Полонез, к-24747 Славянка, к-24748 Табор, к-24759 Ягодный-19, а также сорта дальнего зарубежья: к-24762 Arosa, к-24768 Sausage, к-12236 Lady Christl, к-11946 Latona, к-12230 Karator, к-12226 Maret.

Быстрыми темпами накопления массы клубней обладают также сорта, не относящиеся к раннеспелой группе: к-24701 Алы парус, к-12231 Баритон, к-11998 Корона, к-24737 Полонез, к-24738 Престиж, к-24741 Русич, к-12092 Русский сувенир, к-24747 Славянка, к-25140 Танай, к-12234 Теща, к-24752 Тулеевский, к-12241 Чай, к-24759 Ягодный-19.

Высокой продуктивностью в условиях Крайнего Севера отличаются следующие образцы: к-12237 Акцент, к-24700 Алдан, к-24701 Алы парус, к-12163 Брянский юбилейный, к-12210 Ветеран, к-12192 Вдохновение, к-24712 Ирбитский, к-24721 Красавица брянщины, к-24626 Кетский, к-12197 Ладожский, к-12198 Лига, к-24623 Лилея беларусская, к-12238 Маг, к-24723 Матушка, к-24726 Москворецкий, к-24733 Парус, к-24737 Полонез, к-24738 Престиж, к-12212 Румянка, к-24741 Русич, к-12092 Русский сувенир, к-24743 Свенский, к-12174 Сентябрь, к-24746 Сибиряк, к-24749 Тарасов, к-24751 Тохтар, к-11900 Удача, к-24759 Ягодный, к-24829 Янка, к-12183 Alwara, к-24762 Arosa, к-24763 Artemis, к-12226 Maret.

Высокая товарность (93–97%) на протяжении трех лет изучения отмечена у сортов: к-24822 Акжар, к-12231 Баритон, к-25146 Белуха, к-12210 Ветеран, к-24707 ВК-1, к-25077 Водограй, к-24712 Ирбитский, к-24626 Кетский, к-25084 Кобза, к-25085 Косень 95, к-25086 Купава, к-12197 Ладожский, к-12198 Лига, к-25089 Малиньска била, к-24727 Мустанг, к-25092 Надийна, к-24625 Памяти Рогачева, к-25097 Поран, к-12212 Румянка, к-12092 Русский сувенир, к-24746 Сибиряк, к-24752 Тулеевский, к-11900 Удача, к-24756 Шаггалалы, к-24765 Bellarosa, к-24837 Real.

Крупноклубнёвостью отличаются: к-12210 Ветеран, к-24707 ВК-1, к-24712 Ирбитский, к-24626 Кетский, к-12197 Ладожский, к-12198 Лига, к-24726 Москворецкий, к-24733 Парус, к-25097 Поран, к-12212 Румянка, к-12202 Радонежский, к-24746 Сибиряк, к-24752 Тулеевский, к-24727 Мустанг, к-119000 Удача, к-24758 Явир, к-24765 Bellarosa, к-12184 Crasa, к-12230 Karator, к-24837 Real, к-12229 Valor.

2. Майкопская опытная станция ВИР (п. Шунтук Майкопского р-на, Республика Адыгея)

Трехлетняя эколого-географическая оценка селекционных сортов на опытном поле станции позволила выделить образцы, которые в условиях жаркого и иногда сухого климата имеют стабильно высокие показатели по наиболее важным хозяйственно-ценным признакам.

Высокая продуктивность отмечена у сортов: к-25146 Белуха, к-24710 Емеля, к-25078 Гарлиця, к-24793 Жеран, к-25004 Жигулевский, к-24711 Зольский, к-24739 Радуга, к-25140 Танай, к-25099 Тетерів, к-12224 Anti, к-12208 Bonus, к-24831 Challenger.

Высокая товарность клубней: к-24762 Arosa, к-25074 Божедар, к-24706 Веснянка, к-25004 Жигулевский, к-11998 Корона, к-25005 Кузнечанка, к-11663 Ресурс, к-24721 Красавица Брянщины, к-24721 Красная заря, к-24724 Мангуст, к-24725 Маугли, к-24756 Шагалалы, к-25076 Виринея, к-25081 Добрович, к-25100 Тирас, к-24793 Жеран.

Крупные клубни: к-24762 Arosa, к-25004 Жигулевский, к-11897 Выток, к-24720 Красная заря, к-25081 Добрович, к-24721 Красавица Брянщины, к-24739 Радуга.

Высокое содержание крахмала: к-12189 Алая заря, к-25144 Алая роза, к-25073 Бармалей, к-24785 Билина, к-12211 Белоснежка, к-11894 Брянская новинка, к-11923 Гарант, к-24788 Дзвин к-25086 Купава, к-25136 Максимум, к-24725 Маугли, к-12171 Никулинский, к-24625 Памяти Рогачева, к-24813 Придеснянский, к-25139 Чарауник, к-24821 Черниговский 98.

Высокой способностью к прорастанию свежесобранных клубней отличаются сорта, у которых более 50% клубней проросли через месяц после уборки: к-24701 Алый парус, к-24704 Астана, к-24707 ВК-1, к-24714 Каменский, к-24724 Мангуст, к-24723 Матушка, к-24737 Полонез, к-24747 Славянка, к-24751 Тохтар, к-24752 Тулеевский, к-12241 Чая, к-24759 Ягодный 19, к-24829 Янка, к-24762 Arosa, к-22156 Ceza, к-22893 Frisia, к-21119 Karlena, к-12236 Lady Christl, к-12242 Lady Clair, к-24778 Rosalinda, к-24776 Rodriga. Эти сорта можно использовать в качестве исходного материала для селекции сортов пригодных для двухурожайной культуры. Таким образом, уже среди существующего сортимента можно подбирать сорта для такого направления селекции, а также для возделывания.

Наиболее распространенными и вредоносными болезнями в условиях Республики Адыгея являются фитофтороз, альтернариоз и вирусы X, Y, M, S.

Высокой полевой устойчивостью к фитофторозу в данных условиях обладают сорта: к-12188 Аврора, к-11989 Ветразь, к-24729 Находка, к-24757 Юпитер, к-24758 Явир и к-24769 Estrella.

Высокая устойчивость к альтернариозу выявлена у сортов: к-25005 Кузнечанка и к-12176 Слава Брянщины.

В результате оценки коллекционных образцов на станции выделены сорта с комплексом ценных для селекции признаков, сочетающие высокую продуктивность, качество (высокое содержание крахмала) и высокую полевую устойчивость к вирусным и грибным болезням: Выток к-11897, к-11998 Корона, к-12170 Мастер и к-12208 Bonus.

Оценка образцов культурных видов картофеля

Южноамериканские культурные виды картофеля, благодаря своему полиморфизму и широкому ареалу произрастания, весьма богаты формами, обладающими ценными для селекции картофеля признаками. На протяжении многих десятилетий изучения образцов этих видов из коллекции ВИР ежегодно выделяются новые источники хозяйственно-ценных признаков, таких как высокое содержание крахмала, белка, устойчивость к нематоде, вирусным болезням, фитофторозу, раку картофеля и другим патогенам.

Высокое содержание крахмала в клубнях – одно из важнейших качеств сорта картофеля. Поэтому, создание высококрахмалистых сортов остается одной из основных задач селекционеров. В связи с происходящими в последние годы изменениями объема производства картофеля и его ориентацией в сторону промышленной переработки, все актуальнее становятся вопросы селекции новых сортов, пригодных для этой цели, которых в Российской Федерации еще мало. Одним из ценных свойств многих форм южноамериканского полиморфного культурного вида *Solanum andigenum* Juz. et Buk. является высокое качество клубней, включающее высокое содержание крахмала. Проведенная В. И. Шинкаревым и Е. В. Морозовой (1979, 1986) массовая оценка образцов коллекции *S. andigenum* по качеству клубней и пригодности к переработке позволила выделить немало форм с высоким содержанием сухого вещества, крахмала и белка. Селекционное значение многих форм этого вида заключается в их способности давать при гибридизации потомство, сочетающее повышенное содержание белка и крахмала в

клубнях. Особую ценность представляют образцы, сочетающие повышенное содержание крахмала в клубнях с другими ценными признаками – урожайностью, хорошими вкусовыми качествами, высокой прочностью клубня, полевой устойчивостью к фитофторозу, устойчивостью к вирусным, бактериальным болезням, картофельной нематоде и др. Используя ряд форм *S. andigenum* в селекции на повышенное содержание крахмала, П. И. Альсмик (Альсмик, 1970) отмечал, что, вовлекая в гибридизацию этот вид, можно повысить содержание крахмала до 24–27 % и белка до 3–4%. Он рекомендовал отдавать предпочтение формам этого вида при создании высококрахмалистых и высокопродуктивных сортов, обладающих, кроме того, высокой полевой устойчивостью к фитофторозу и вирусам. Значение вида *S. andigenum* для селекции на повышенное содержание крахмала подтверждается созданными на его основе такими высококрахмалистыми сортами, как Акцент, Альпинист, Атлант, Архидея, Белорусский №476/36, Выток, Журавинка, Зарево, Здабытак, Зубренок, Криница, Ласунак, Милавица, Мильда, Михневский, Орбита, Сузорье, Синтез, Темп и др. (Киру, 2004). В связи с вышеизложенным выделение нового исходного материала для селекции в этом направлении остается актуальным. С этой целью нами были продолжены новые исследования по оценке образцов обширной коллекции *S. andigenum*. В результате оценки за последние 3 года выделено 14 источников высокого содержания крахмала. Формы с высоким его содержанием в клубнях (более 18%) выявлены среди образцов вида *S. andigenum*: к-5819, к-10379, к-11750, к-15072, к-16270, к-17781, к-19369, к-20316, к-21610, к-21641, к-21681, к-21684, к-23694, к-20316.

Признаком многоклубневости обладают многие образцы культурных видов. Исследования последних лет позволили также выделить новые источники этого признака среди образцов видов: *S. andigenum* – к-1819, к-7086; *Solanum goniocalyx* Juz. et Buk. – к-14892; *Solanum phureja* Juz. et Buk. – к-9426, к-9428, к-9845, к-11538; *Solanum rybinii* Juz. et Buk. – к-16533; *Solanum stenotomum* Juz. et Buk. – к-5975, к-6504.

Признаком раннеспелости обладают многие формы примитивных культурных видов *S. phureja* и *S. rybinii*. В результате исследований выделены новые формы, обладающие этим признаком: *S. phureja* – к-8940, *S. rybinii* – к-9253, к-9354, к-9322, к-16527.

По сравнительно новому хозяйственно-ценному признаку антоциановой окраски мякоти клубня, представляющему интерес для нового направления селекции – создания диетических сортов картофеля, выделены образцы культурного вида *S. andigenum*: к-8069, к-13659, к-13975, клубни которых обладают насыщенной темно-фиолетовой окраской мякоти.

Оценка образцов диких видов картофеля

Образцы диких видов картофеля оценены на устойчивость к фитофторозу. В результате полевой и лабораторной оценки выделены новые образцы с высокой горизонтальной устойчивостью к болезни: *Solanum bulbocastanum* Dun. – к-24862, к-24866, к-24887; *Solanum demissum* Lindl. – к-24379; *Solanum microdontum* Bitt. – к-23055; *Solanum pinnatisectum* Dun. – к-24239; *Solanum polyadenium* Greenm. – к-24408, к-24957, к-23553. По результатам искусственного заражения отделенных листьев выявлены 10 клонов, обладающих высокой устойчивостью к сложной вирулентной расе *P. infestans* у образцов: *Solanum polytrichon* Rydb. – к-7426, к-18142, к-23563; *Solanum stoloniferum* Schlecht. – к-23652; *S. pinnatisectum* – к-23569; *Solanum cardiophyllum* Lindl. – к-16827, к-17370, к-24203.

Оценка устойчивости к вирусам образцов дикорастущих и культурных видов проводится методом искусственного заражения путем механической инокуляции обычным штаммом X-вируса картофеля. В результате проведенных исследований выявлены источники высокой устойчивости к ХВК среди образцов видов *S. cardiophyllum*, *Solanum chacoense* Bitter, *S. pinnatisectum*, *S. polytrichon* и *S. stoloniferum*.

Выявлены 3 источника иммунитета к вирусу X среди образцов вида *Solanum acaule* Bitt. – к-23004, к-23005, к-17901, а также 7 источников иммунитета к вирусу Y среди образцов видов: *S. stoloniferum* – к-3326, к-3554, к-3360, к-3533 и *S. pinnatisectum* – к-4455, к-4459, к-19157.

За последние 5 лет методом искусственного заражения почвы была оценена устойчивость к золотистой картофельной нематоды (*Globodera rostochiensis* Woll.) патотипа Ro1 у 76 образцов 35 диких видов картофеля, относящихся к 9 сериям рода *Solanum* L. секции *Petota* Dumort., в том числе к 6 – южноамериканским и 3 – североамериканским (Горбатенко, 2006).

В результате оценки образцов коллекции диких видов выявлены формы, обладающие высокой устойчивостью к нематоды патотипа Ro1 среди образцов *Solanum alandiae* Card., *Solanum berthaultii* Hawkes, *Solanum* × *doddsii* Corr., *Solanum dolichostigma* syn. *S. chacoense*, *Solanum famatinae* Bitt. et Wittm., *Solanum gourlayi* Hawkes, *Solanum kurtzianum* Bitt. et Wittm., *Solanum leptophyes* Bitt., *Solanum multidissectum* Hawkes, *Solanum multiinterruptum* Bitt., *Solanum simplicifolium* subsp. *gigantophyllum*, *Solanum sparsipilum* (Bitt.) Juz. et Buk., *Solanum* × *sucrense* Hawkes, *Solanum tarijense* Hawkes, *Solanum vernei* Bitt. et Wittm. ex Engl., *Solanum yungasense* Hawkes. Впервые устойчивые к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* формы выявлены у ранее не изученного вида *S. yungasense*. Выделен новый исходный материал для селекции на устойчивость к патотипу Ro1 *G. rostochiensis*. Выделенные клоны образцов: *S. kurtzianum* – к-20041-2, *S. leptophyes* – к-5764-1, *S. sparsipilum* – к-20700-1 можно использовать в межвидовой гибридизации с целью создания исходного материала для селекции на устойчивость к золотистой картофельной нематоды. При скрещивании устойчивых к *G. rostochiensis* клонов диких видов *S. kurtzianum*, *S. leptophyes* и *S. sparsipilum* с неустойчивыми дигаплоидами сортов *S. tuberosum* получены гибриды F1, обладающие высокой устойчивостью к патотипу Ro1 *G. rostochiensis* (Чалая Н. А., 2013).

Пребридинг (Вовлечение выделенных из коллекции ВИР образцов в межвидовую гибридизацию и их использование в селекции)

Создание на основе разнообразия видов секции *Petota* рода *Solanum* исходного материала для различных направлений селекции картофеля является практической реализацией идеи Н. И. Вавилова о необходимости сбора, изучения и использования генетических ресурсов культурных растений и их диких родичей. С помощью традиционных и новых методов проводится работа по предселекции картофеля, лучшие образцы межвидовых гибридов, источники и доноры устойчивости картофеля к патогенам передаются селекционерам России и стран СНГ (см. таблицу).

В селекционных и научно-исследовательских центрах России клоны межвидовых гибридов картофеля ВИР проходят тщательную оценку по комплексу признаков, в том числе имеющих особую значимость для конкретного региона. Выделившиеся по результатам оценки гибриды используют для скрещивания с лучшими районированными в регионе сортами картофеля. За счет привлечения гибридов, устойчивых к наиболее вредоносным патогенам, расширен генофонд исходного материала, использованного селекционерами ВНИИКХ, НИИСХ Северо-Востока, УрНИИСХ, ЛенНИИСХ, КемНИИСХ, БелНИИКПО (Синцова, 1999; Синцова, Сергеева, 2009; Аношкина, 2009; Жарова и др., 2011; Козлов и др., 2007; Шанина, 2009; Евдокимова, 2009; Симаков и др., 2009).

Ведущий российский центр селекции картофеля ВНИИКХ выполняет наиболее значительный объем работы по выведению высокопродуктивных сортов картофеля разных групп спелости, хорошего вкуса и устойчивых к комплексу болезней и вредителей. В результате более 40 лет исследований и использования генетических источников устойчивости к фитофторозу и вирусным болезням из коллекции ВИР и других научных учреждений были выведены исходные формы – родоначальники многих сортов селекции

ВНИИКХ: Голубизна, Брянский ранний, Эффект, Никулинский, Накра и другие (Яшина и др., 2007). Гибриды, ставшие родительскими формами сортов картофеля, устойчивых к патогенам, созданы на основе образцов *S. chacoense*, *S. vernei*, *S. stoloniferum* и сорто-демиссоидов (Яшина, 2000).

В 1992–2008 гг. для расширения генетической базы исходного материала на устойчивость к вирусам, фитофторозу и картофельной нематоде в селекционную программу ВНИИКХ включено новое поколение межвидовых гибридов ВИР. По результатам проведенной оценки в условиях Подмосквья охарактеризованы как перспективные для селекции созданный К. З. Будиным (1997) гибрид 190-4 (Жарова и др., 2011), созданные нами совместно с сотрудниками ВИЗР (Рогозина и др. 2003; Рогозина и др., 2005; Рогозина и др., 2007) гибриды 99-6-5, 99-6-6, 99-6-10, 117-2, 122-29 (Симаков и др., 2009).

Результаты испытаний межвидовых гибридов картофеля ВИР в селекционных центрах

Номер гибридного клона	Виды в родословной	Селекционная ценность	Место испытания	Литературный источник
99-6-5, 99-6-6, 99-6-10, 117-2, 122-29	<i>S. stoloniferum</i> , <i>S. andigenum</i> , <i>S. rybinii</i> , <i>S. alandiae</i>	Комплексная устойчивость к патогенам	ВНИИКХ	Симаков и др., 2009
190-4	<i>S. andigenum</i> , <i>S. rybinii</i>	Устойчивость к вирусным болезням и фитофторозу	ВНИИКХ	Жарова и др., 2011
90-7-7	<i>S. stoloniferum</i> , <i>S. andigenum</i> , <i>S. rybinii</i>	Устойчивость к фитофторозу листьев и клубней	НПЦ НАН БелКПО	Козлов и др., 2007
190-4, 90-6-2, 89-1-12, 90-7-2, 90-7-7, 88-59-5, 91-19-3, 93-5-30	<i>S. stoloniferum</i> , <i>S. andigenum</i> , <i>S. rybinii</i> , <i>S. bulbocastanum</i>	Комплексная устойчивость к грибным болезням	Кемеровский НИИСХ	Аношкина, 2009
90-7-2, 99-6-5, 99-6-6, 99-6-10, 88-2	<i>S. stoloniferum</i> , <i>S. andigenum</i> , <i>S. rybinii</i>	Устойчивость к фитофторозу	Уральский НИИСХ	Шанина, 2009
90-6-2, 89-1-12	<i>S. andigenum</i> , <i>S. rybinii</i>	Устойчивость к Y-вирусу	НИИСХ Северо-Востока	Синцова, 1999
88-121-5, 93-5-30, 97-159-3	<i>S. stoloniferum</i> , <i>S. andigenum</i> , <i>S. rybinii</i> , <i>S. bulbocastanum</i>	Устойчивость к фитофторозу	НИИСХ Северо-Востока	Синцова, Сергеева, 2009
190-4	<i>S. stoloniferum</i> , <i>S. andigenum</i> , <i>S. rybinii</i>	Продуктивность	ЛенНИИСХ	Евдокимова, 2009
ВИР 13 (93-5-30)	<i>S. andigenum</i> , <i>S. rybinii</i> , <i>S. bulbocastanum</i>	Продуктивность	ЛенНИИСХ	Евдокимова, 2009

Большой объем скрещиваний был проведен в ВНИИКХ с гибридами, представляющими интерес для селекции на раннеспелость и нематодоустойчивость: 99-6-5, 99-6-6, 99-6-10, 117-2, 8-5-2004. Гибридные популяции оценены в питомниках

ВНИИКХ, одноклубневые гибриды и семена от скрещиваний с образцами ВИР переданы в селекционные лаборатории ВНИКХ и других научных учреждений (Жарова и др., 2011).

В Кемеровской области по результатам испытаний созданные К. З. Будиным (Будин, 1997) гибриды 190-4, 89-1-12, 90-6-2, 90-7-2, 90-7-7, 88-59-5, 91-19-3, 93-5-30 охарактеризованы как перспективные для селекции картофеля с комплексом положительных признаков (Аношкина, 2009). В условиях Среднего Урала гибриды 90-7-2, 93-5-30 (Будин, 1997), 99-6-5, 99-6-6, 99-6-10 (Рогозина, 2012) показали высокую степень устойчивости к фитофторозу; гибрид 88-2 (Рогозина, 2013, неопубл.) обладает комплексом селекционно-ценных признаков (Шанина, 2009).

В северо-восточной части Европейской зоны России подтверждена устойчивость к Y-вирусу созданных К. З. Будиным (1997) гибридов-доноров 90-6-2, 89-1-12 (Синцова, 1999). Высокий уровень фитофтороустойчивости на протяжении длительного периода времени сохраняют межвидовые гибриды картофеля 458-1, 88-121-5 (Будин, 1986, 1997), 97-159-3 (Рогозина, 2012). Передают значительной части полового потомства признак фитофтороустойчивости гибрид 93-5-30, устойчивости к вирусам – гибрид 458-1 (Синцова, Сергеева, 2009). В Северо-Западном регионе отмечена высокая продуктивность гибридов 190-4, 93-5-30 (Евдокимова, 2009).

В Республике Беларусь среди сложных межвидовых гибридов, созданных К. З. Будиным (1997), высокую устойчивость к фитофторозу листьев и клубней на протяжении длительного периода времени сохраняет клон 90-7-7 (Козлов и др., 2007).

На основе ранее созданных межвидовых гибридов и с участием прежде не использованных в селекции видов *S. alandiae*, *Solanum okadae* Hawkes et Hjerting выведено новое поколение доноров устойчивости картофеля к фитофторозу, золотистой картофельной нематоде патотипа Ro1, Y-вирусу картофеля (Рогозина, 2012). Хозяйственно-ценные признаки межвидовых гибридов-доноров оценены в условиях Северо-Западного, Центрального и Северокавказского регионов России. Донорские качества оценены путем испытания их генеративного потомства от самоопылений и скрещивания с неустойчивыми сортами. Межвидовые гибриды – доноры устойчивости картофеля к фитофторозу, Y-вирусу, нематоде патотипа Ro1 переданы сотрудникам ведущего селекцентра России ВНИИКХ им. А. Г. Лорха, РУП НПЦ НА Беларуси по картофелеводству и плодоовощеводству, Казахского НИИ картофелеводства и овощеводства, Института селекции растений Эстонии и в настоящее время активно используются в селекционных программах этих учреждений.

Литература

- Альсмик П. И. Селекция картофеля на повышенное содержание сухих веществ – крахмала и белка // Результаты исследований по селекции и семеноводству картофеля. М., 1970. 310 с.
- Амбросов А. Л. Вирусные болезни картофеля и меры борьбы с ними. Минск, 1975. 265 с.
- Аношкина Л. С. Изучение и использование генофонда в создании сортов картофеля в Кузбассе // Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб., 2009. С. 125–130.
- Будин К. З. Генетические основы селекции картофеля. Л., 1986. 192 с.
- Будин К. З. Генетические основы создания доноров картофеля. СПб., 1997. 40 с.
- Горбатенко Л. Е. Виды картофеля Южной Америки (Экология, география, интродукция, систематика, селекционная значимость). СПб.: ВИР, 2006. 456 с.
- Евдокимова З. З. Перспективы создания сортов картофеля нового поколения с широким адаптационным потенциалом // Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб., 2009. С. 186–193.
- Жарова В. А., Склярова Н. П., Белов Г. Л. Использование исходного материала ВИР в селекции картофеля // Картофелеводство. М., 2011. С. 81–86.
- Киру С. Д. Культурный вид картофеля *Solanum andigenum* Juz. et Buk. (экология, география, биология, интродукция и использование в селекции): Дис. ... д-ра биол. наук. СПб.: ВИР, 2004. 36 с.

- Киру С. Д. Генетические ресурсы картофеля для новых направлений селекции // Сб. тр. ВНИИКС. Научное обеспечение и инновационное развитие картофелеводства. М., 2008. С. 49–56.
- Козлов В. А., Русецкий Н. В., Чащинский А. В. и др. Использование генофонда картофеля ВИР в создании исходного материала, устойчивого к вирусным болезням, фитофторозу, с повышенным содержанием крахмала // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2007. Т. 163. С. 179–186.
- Международный классификатор СЭВ видов картофеля секции *Tuberaium* (Dun.) Buk., рода *Solanum* L. ВНИИР им. Н. И. Вавилова. Л., 1984. 41с.
- Методические указания по поддержанию и изучению мировой коллекции картофеля / Сост.: С. Д. Киру, Л. И. Костина, Э. В. Трускинов, Н. М. Зотева, Е. В. Рогозина, Л. В. Королева, В. Е. Фомина и др. СПб.: ВИР, 2010. 28 с.
- Методические указания по изучению и поддержанию образцов мировой коллекции картофеля / Сост.: К. З. Будин, А. Я. Камераз, Н. Ф. Бавыко, Л. И. Костина, Е. В. Морозова, Л. М. Турулева. Л.: ВИР, 1986. 23 с.
- Рогозина Е. В. Дикие клубненосные виды рода *Solanum* L. и перспективы их использования в селекции картофеля на устойчивость к патогенам: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2012. 33 с.
- Рогозина Е. В., Патрикеева М. В., Маковская С. А. и др. Новые ценные для селекции межвидовые гибриды картофеля // Материалы междунауч.-практ. конф., посвящ. 75-летию Института картофелеводства НАН Беларуси. Минск, 2003. С. 215–221.
- Рогозина Е. В., Гуськова Л. А., Лиманцева Л. А. Гибрид картофеля 99-6-6 – донор устойчивости к золотистой картофельной нематоды *Globodera rostochiensis* Woll. // Фитосанитарное оздоровление экосистем: Материалы Второго Всероссийского съезда по защите растений. СПб., 2005. Т.1. С. 555–556.
- Рогозина Е. В., Патрикеева М. В., Гуськова Л. А. и др. Использование генетического разнообразия видов картофеля в селекции на устойчивость к патогенам // Картофелеводство России: актуальные проблемы науки и практики. Материалы Международного конгресса «Картофель, Россия – 2007». М., 2007. С. 27–32.
- Симаков Е. А., Яшина И. М., Склярлова Н. П. и др. Создание нового исходного материала для наиболее важных направлений селекции картофеля // Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб., 2009. С. 15–22.
- Синцова Н. Ф. Выделение исходного материала для селекции картофеля на устойчивость к фитофторозу к вирусам X и Y: Дис. ... канд. с.-х. наук. Киров, 1999.
- Синцова Н. Ф., Сергеева З. Ф. Оценка коллекционного фонда картофеля в условиях Фаленской селекционной станции и результаты его использования // Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб., 2009. С. 204–209.
- Филиппов А. В., Рогожина А. Н., Кузнецова М. А. и др. Защита картофеля от фитофтороза // Картофелевод. 2005. Ч. 3. С. 4–10.
- Чалая Н. А. Источники устойчивости к золотистой картофельной нематоды (*Globodera rostochiensis* Woll.) в коллекции диких видов картофеля ВИР: Автореф. дис. ...канд. с.-х. наук. СПб.: ВИР, 2013. 22 с.
- Шанина Е. П. Оценка сортообразцов ВИР в условиях Среднего Урала // Использование мировых генетических ресурсов ВИР в создании сортов картофеля нового поколения. СПб., 2009. С. 130–133.
- Шелабина Т. А. Устойчивость к вирусам районированных сортов картофеля и особенности защиты их в Северо-Западном регионе Нечерноземья: Дисс. ... канд. с.-х. наук. Л., 1989. 20 с.
- Шинкарев В. И., Морозова Е. В. Технологические качества некоторых образцов культурного вида картофеля *Solanum andigenum* Juz. et Buk. // Бюлл. ВИР. 1979. Вып. 95. С. 64–71.
- Шинкарев В. И., Морозова Е. В. Технологические свойства образцов культурного вида картофеля *Solanum andigenum* Juz. et Buk. // Бюлл. ВИР. Л., 1986. Вып. 157. С.72–78.
- Яшина И. М. Создание и генетическая оценка нового исходного материала картофеля и эффективные пути его использования в селекции: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 68 с.
- Яшина И. М., Склярлова Н. П., Симаков Е. А. Результаты использования генетических источников из коллекции ВИР в селекции картофеля на устойчивость к болезням и вредителям // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб., 2007. Т. 163. С. 118–136.

АНАЛИЗ ДИНАМИКИ ХОЗЯЙСТВЕННО-ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ СОРТОВ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

**Л. Ю. Новикова¹, В. Н. Дюбин¹, И. Г. Лоскутов¹, Е. В. Зув¹, О. Н. Ковалева¹,
Е. А. Пороховинова¹, И. В. Сеферова¹, С. В. Булынтцев¹, А. М. Артемьева¹, С. Д. Киру¹,
Е. В. Рогозина¹, Л. Г. Наумова²**

¹Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова
Россельхозакадемии, Санкт-Петербург, Россия, l.novikova@vir.nw.ru

²Всероссийский научно-исследовательский институт виноградарства и виноделия
им. Я. И. Потапенко Россельхозакадемии, Новочеркасск, Россия

Резюме

В работе анализируются тенденции динамики длинных рядов хозяйственно-ценных признаков сортов пшеницы, овса, ячменя, льна, сои, бобов, капусты, картофеля коллекции ВИР им. Н. И. Вавилова и винограда ВНИИВиВ им. Я. И. Потапенко. Методом регрессионного анализа, в том числе в последовательных разностях, выявлены факторы, вызывающие наблюдаемые тренды. Для ряда параллельно наблюдаемых сортов и культур построены объединенные модели. Показано, что решающим климатическим фактором, вызывающим сокращение вегетации районированных ранее сортов, является рост температур. Для исследованных сортов рассчитаны суммы активных и эффективных температур вегетации.

Ключевые слова: изменения климата, регрессия в разностях, эффективные температуры, пшеница, овес, ячмень, лен, соя, бобы, капуста, картофель, виноград.

ANALYSIS OF ECONOMICAL VALUABLE CHARACTERS OF CEREALS CULTIVARS UNDER CLIMATE CHANGE CONDITIONS

**L. Yu. Novikova¹, V. N. Dyubin¹, I. G. Loskutov¹, E. V. Zuev¹, O. N. Kovaleva¹,
E. A. Porokhovinova¹, I. V. Seferova¹, S. V. Bulyntsev¹, A. M. Artemieva¹, S. D. Kiru¹,
E. V. Rogozina¹, L. G. Naumova²**

¹N. I. Vavilov Research Institute of Plant Industry,
St.-Petersburg, Russia, e-mail: l.novikova@vir.nw.ru

²The All-Russian Research Institute of Viticulture and Winemaking
named after Ya. I. Potapenko, Novochechassk, Russia

Summary

Trends of long-term series of economical valuable characters of wheat, oat, barley, flax, soya bean, bean, cabbage, potato varieties of collection of All-Russian Scientific Research Institute of Plant Breeding and vinery All-Russian Research Institute of Viticulture and Winemaking named after Ya.I. Potapenko were analysed. The method of the regression analysis, including in consecutive differences, revealed the factors causing observed trends. For synchronously observed crop varieties and cultivars pooled models were constructed. It is shown that the main climatic factor causing reduction of vegetation zoned before varieties is temperature rising. For the investigated accessions the sums of active and effective temperatures of vegetation are calculated.

Key words: climate changes, regression in differences, effective temperatures, wheat, oats, barley, flax, soya bean, bean, cabbage, potato, grapes.

Введение

Н. И. Вавилов уделял большое внимание изучению климатических потребностей сортов культурных растений. На первое место среди параметров «экологического

паспорта» сорта он ставил различия в продолжительности периода вегетации и отдельных межфазных периодов (Вавилов, 1957). Начавшееся в 70-х гг. XX века глобальное потепление вызвало повсеместное изменение биоклиматического потенциала. Тренды агроклиматических характеристик локальны и различны в различных регионах (Гордеев и др., 2008; Мищенко, 2009; Сиротенко и др., 2011). К середине XXI века прогнозируется рост урожайности зерновых на 10–20% в северных регионах Европейской территории России с достаточным увлажнением и снижение на 6–26% в южных (Гордеев и др., 2008). Актуальной задачей современного растениеводства является его адаптация к наблюдающимся изменениям климата, оптимизация видовой и сортовой структуры регионального растениеводства (Гордеев и др., 2008; Сиротенко и др., 2011), внедрение на севере сортов, способных более полно использовать увеличивающийся вегетационный период, и более засухоустойчивых сортов на юге.

Целью данного исследования является анализ и прогнозирование динамики хозяйственно-ценных признаков сортов культурных растений в связи с наблюдающимися изменениями климата. Уникальный материал многолетних наблюдений за широким набором сортов, проводимых по одной и той же методике, позволил оценить влияние климатических факторов, определить температурные потребности сортов. Для анализа действующих факторов и прогнозирования был использован регрессионный анализ. Изменения климата происходят на фоне агротехнических трендов, для исключения их влияния на зависимости от климатических факторов был использован анализ в разностях (Елисеева и др., 2007), позволивший существенно улучшить качество моделей. Построены объединенные модели исследованных сортов в разностях, позволившие получить обобщенный прогноз и оценить вклад различных агроклиматических факторов в изменчивость хозяйственно-ценных признаков зерновых культур в целом.

Главным фактором изменчивости темпов развития растений является температура воздуха, она оказывает решающее воздействие на современную динамику хозяйственно-ценных признаков в районах с достаточным увлажнением (Сиротенко и др., 2011; Новикова и др., 2012). Температурные потребности изученных сортов были охарактеризованы суммами накапливаемых за вегетацию температур, пороговыми значениями и суммами эффективных (выше пороговой) температур за вегетацию (Руководство по агрометеорологическим прогнозам, 1984; Мищенко, 2009). Точное определение температурных потребностей сортов может помочь при агроклиматическом районировании сортов.

Объекты исследования

Были исследованы изменения климата в шести географических пунктах (табл. 1) – на пяти контрастных по климатическим условиям станциях ВИР им. Н. И. Вавилова и на виноградниках ВНИИВиВ им. Я. И. Потапенко (1980–2012 гг.). Анализ климатических изменений проводился для станций ВИР: Полярная ОС ВИР (Мурманская обл. 1964–2004 гг.), Пушкинские лаборатории (г. Пушкин, Санкт-Петербург, 1954–2012 гг.), бывшее (до 2008 г.) Московское отделение (МО ВИР, п. Михнево, Московская обл., 1976–2006 гг.), Екатерининская опытная станция (ЕОС ВИР, п. Екатериново, Тамбовская обл., 1976–2009 гг.), Кубанская опытная станция (КОС ВИР, п. Ботаника, Краснодарский край, 1925–2009 гг.).

Анализировались данные многолетних наблюдений за сортами пшеницы, овса, ячменя, льна, сои, бобов, капусты и картофеля (табл. 2), используемыми как стандарты при оценке коллекции ВИР, т. е. выращиваемыми ежегодно в нескольких повторностях и исследуемые по одной и той же методике. Кроме того, были изучены образцы коллекций диких видов овса, скороспелых образцов сои со слабой фотопериодической чувствительностью, сортов винограда различного происхождения коллекции ВНИИВиВ им. Я. И. Потапенко, наблюдения за которыми осуществлялись более 10 лет.

У зерновых анализировались продолжительности периодов всходы–созревание, всходы–колошение, колошение–созревание, высота растения, масса 1000 зерен, масса зерна с 1м². У льна – продолжительности периодов всходы–желтая спелость, всходы–цветение, цветение–желтая спелость, высота растения, продуктивность по соломе и волокну. У бобов анализировалась продолжительность периода всходы–полное созревание, высота растения, количество семян с растения. У образцов сои в условиях Пушкинских лаб. исследовалась продолжительность периода всходы–цветение, в условиях КОС ВИР – всходы–созревание, высота, масса 1000 семян, масса семян с 1 м². У картофеля изучались продолжительности периодов посадка–созревание, посадка–цветение, цветение–созревание, масса клубней с растения. У капусты – продолжительность периода всходы–хозяйственная спелость и масса кочана. У винограда исследовалась продолжительность периода от распускания почек до полной зрелости ягод.

Методы

Регрессионный анализ. Были определены скорости изменения (линейные тренды) климатических характеристик и хозяйственно-ценных признаков начиная с 1980 г. Для каждого исследованного пункта и каждого сорта методом регрессии с последовательным включением переменных в пакете StatSoft Statistica 6.0 были построены регрессионные модели зависимости хозяйственно-ценных признаков от климатических характеристик. В качестве возможных предикторов исследовались среднемесячные среднесуточные температуры и суммы осадков за месяц и обобщенные агроклиматические характеристики: даты устойчивого перехода температур через 10°C и 15°C, продолжительности периодов между ними, суммы температур и осадков в эти периоды. Эти обобщенные характеристики дали возможность сравнивать результаты, полученные в географических пунктах с различными датами посева. По полученным уравнениям были построены прогнозы продолжительности вегетации изученных сортов в случае продолжения наблюдающихся тенденций изменения тепло- и влагообеспеченности. Качество уравнения оценивалось по коэффициенту детерминации (R²), показывающему, какую долю изменчивости хозяйственно-ценного признака объясняют включенные в уравнения климатические факторы. При R² больше 0.50 (т. е. коэффициенте корреляции R больше 0.7) выявленные факторы объясняют большую часть изменчивости, эти уравнения были достоверны и пригодны для анализа и прогнозирования.

Одна из проблем анализа климатической зависимости хозяйственно-ценных признаков – наличие в многолетних наблюдениях агротехнического тренда (Руководство по агрометеорологическим прогнозам, 1984; Николаев, 1994; Сиротенко и др., 2011). Например, повышение технологического уровня возделывания сои в Краснодарском крае 2000-х гг. способствовало получению высоких урожаев в годы с неблагоприятными климатическими условиями (Баранов, 2008). Для выделения собственно климатической составляющей существует несколько способов исключения тенденций из исследуемых рядов: включение в регрессионную модель времени в явном виде, анализ связей отклонений от трендов, анализ переменных в разностях (Бокс, Дженкинс, 1974; Елисеева и др., 2007). Анализ отклонений от трендов сложен из-за нелинейного характера агротехнических трендов в нашей стране в последние 30 лет, поэтому был использован анализ в разностях. Предположим, что зависимость хозяйственно-ценного признака y в момент времени t y_t аппроксимируется линейной зависимостью от климатической характеристики K_t , с коэффициентом регрессии b_K , и y_t линейно растет со временем с повышением уровня агротехники со скоростью b :

$$y_t = a + b_K K_t + bt .$$

Тогда анализ связи скоростей изменения переменных за год (первых разностей) позволяет определить коэффициент регрессии исходных уровней b_K хозяйственно-ценного признака и климатической характеристики:

$$\Delta_t y = y_t - y_{t-1} = b_K (K_t - K_{t-1}) + b = b_K \Delta_t K + b.$$

При параболическом агротехническом тренде климатическая тенденция выявляется при переходе к регрессии во вторых разностях, т. е. анализу связей разностей первых разностей (Елисеева и др., 2007), этот случай был исследован нами при анализе ряда длиной 37 лет (Сеферова и др., 2011).

Объединенные модели. Ряд исследованных нами параллельно наблюдаемых культур и сортов имел сходную реакцию на изменение погодно-климатических условий, т. е. одинаковые спецификации регрессионных моделей, что позволило создать объединенные модели для этих объектов (Елисеева и др., 2007; Новикова и др., 2012). Анализ в разностях дает возможность извлекать дополнительную информацию из синхронных наблюдений за несколькими сходными объектами – «панельными данными» (Елисеева, 2007). Увеличение объема выборки привело к более достоверным оценкам общих закономерностей формирования хозяйственно-ценных признаков. В исследовании принят 5%-ный уровень значимости.

Суммы эффективных температур. Сорта были охарактеризованы средней продолжительностью вегетации, суммами активных и эффективных температур за вегетацию. В основе определения сумм эффективных температур сорта лежит предположение о постоянстве для каждого сорта сумм температур выше пороговой для всех межфазных периодов (Бабушкин, 1938; Шиголев, 1951; Шашко, 1958; Руководство по агрометеорологическим прогнозам, 1984). Обозначим среднюю суточную температуру T , пороговую для сорта температуру B , тогда сумма эффективных температур за сутки $T-B$, за межфазный период продолжительностью L , сут., их сумма постоянна, обозначим ее A :

$$\sum_L (T - B) = A, \text{ т. е. } \sum_L T = A + BL.$$

Тогда по графику зависимости сумм среднесуточных температур исследуемого периода (ΣT) от его продолжительности (L) определяют пороговую температуру как коэффициент регрессии B и среднюю эффективную температуру сорта как A .

Результаты

Изменения агроклиматических характеристик. Методами регрессионного анализа было показано, что наиболее важными агроклиматическими показателями были характеристики периода между датами устойчивого перехода температур через 15°C : суммы активных ($\Sigma\text{Такт}15$) и эффективных ($\Sigma\text{Тэф}15$) температур, осадков ($R15$) за этот период, продолжительности периодов с благоприятными температурами – между датами устойчивого перехода температур через 10 и 15°C ($L10_15$), 5 и 15°C весной ($L5_15$), 15 и 10°C осенью ($L15_10$). В таблице 1 представлены оценки средних скоростей их изменения с 1980 г. На полях Пушкинских лабораторий ВИР, например, суммы активных температур выше 15°C увеличивались на $15,73^\circ\text{C}/\text{год}$, или на $157,3^\circ\text{C}/10$ лет. Во всех исследованных пунктах наблюдался рост летних температур, особенно июля–августа, а также сумм температур за периоды устойчивого перехода температур через 5 , 10 , 15°C (рис. 1), а в условиях г. Новочеркаска и КОС ВИР и через 20°C . На КОС ВИР увеличение температур началось в конце 80-х гг. Осадки лета увеличивались во всех исследованных пунктах, кроме ВНИИВиВ, но существенно только в условиях Екатерининской ОС. Различные тенденции динамики осадков в зависимости от региона отмечаются в литературе (Сиротенко и др., 2007). В условиях Пушкинских лабораторий ВИР и КОС ВИР увеличилась продолжительность периода с температурами от 5 до 15°C весной,

продолжительность осеннего периода с температурами от 15 до 10°C на всех станциях, кроме Полярной, слабо сократилась.

Таблица 1. Скорости изменения агроклиматических характеристик с 1980 г., ед./год

Место изучения	$\Sigma T_{акт15}$	$\Sigma T_{эф15}$	R15	ГТК15	L5_15	L10_15	L15_10
Полярная ОС ВИР, Мурманская обл.	5,69	1,27	0,57	-0,001	0,14	0,26	0,49
Пушкинские лаб. ВИР, СПб	15,73	5,23	2,42	0,005	0,53	0,47	-0,23
МО ВИР, Московская обл.	17,07	7,93	0,12	-0,016	-0,12	-0,12	-0,08
ЕОС ВИР, Тамбовская обл.	24,36	8,15	5,67	0,011	0,03	0,03	-0,25
КОС ВИР, Краснодарский кр.	17,16	8,93	0,77	-0,002	0,43	0,06	-0,16
ВНИИВиВ, г. Новочеркасск	19,45	11,18	-1,00	-0,01	0,08	-0,10	-0,05

Подчеркнуты значимые тренды.

Обозначения: $\Sigma T_{акт15}$ – сумма активных температур за период устойчивого перехода через 15°C, $\Sigma T_{эф15}$ – сумма эффективных температур за период устойчивого перехода через 15°C, R15 – сумма осадков за период устойчивого перехода температур через 15°C, мм, L10_15, $\Delta L5_15$, $\Delta L15_10$ – продолжительность периода между датами устойчивого перехода температур через 10 и 15°C, 5 и 15°C весной, 15 и 10°C осенью, сут.

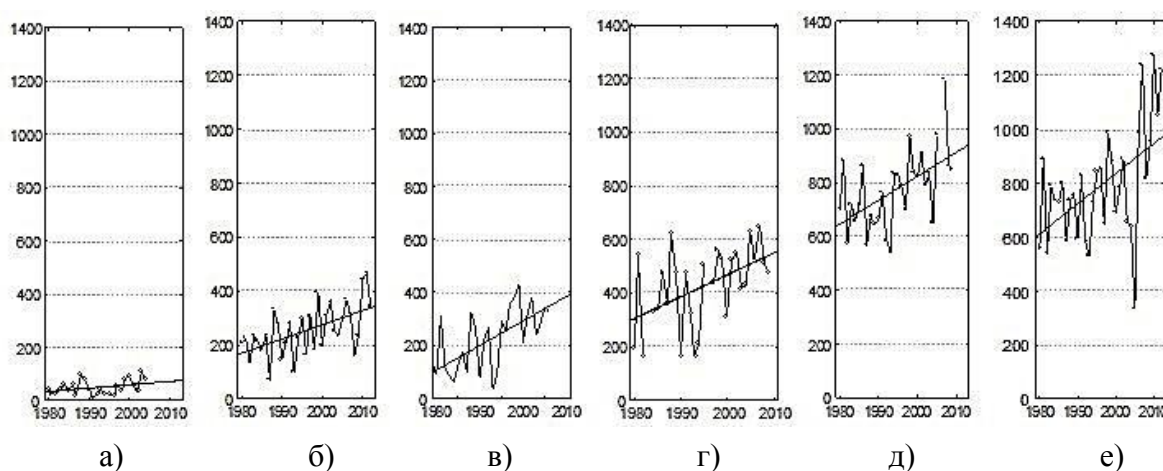


Рис. 1. Динамика сумм эффективных температур выше 15°C, 1980–2012 гг.:
а) Полярная ОС ВИР, б) Пушкинские лаборатории, в) МО ВИР, г) ЕОС ВИР, д) КОС ВИР, е) ВНИИВиВ

Динамика хозяйственно-ценных признаков. В таблице 2 представлены исследованные сорта. Показаны линейные тренды в динамике исследованных хозяйственно-ценных признаков с 1980 г., так как активное повышение температуры начинается на всех станциях с этого времени.

Полярная ОС ВИР

Картофель Хибинский ранний, являющийся стандартом на Полярной ОС ВИР, интересен в качестве сорта, возделываемого при крайнем дефиците тепла за Полярным кругом. Даты посадки и всходов практически не изменились с 1968 г. В

1980–2000-е гг. даты бутонизации, цветения и, в меньшей степени, уборки показали тенденцию к смещению на более ранние сроки. В этот период достоверно (см. табл. 2, рис. 2) увеличилась масса клубней с куста, сократились периоды посадка–цветение (–0,52 сут./год), несколько увеличилась продолжительность цветения–уборка (0,40 сут./год).

Таблица 2. Скорости изменения хозяйственно-ценных признаков изученных сортов с 1980 г.

Место исследования	Культура	Сорт	Годы	Скорость изменения				
				Вег. период*, сут./год		Высота, см/год	Масса 1000 зерен, г/год	Урожайность**, г/год
				факт	прогноз			
ПОС ВИР, Мурманская обл.	Картофель	Хибинский ранний	1968–2012	–0,12	0,03	–	–	9,47
Пушкинские лаб. ВИР	Овес	Боррус	1980–2011	<u>–0,41</u>	–0,53	–0,26	–0,40	1,90
	Овес	16 образцов диких видов	1989–1999	<u>–2,23</u>	–2,03	–	–	–
	Пшеница	Ленинградка	1972–2009	–0,14	–0,43	0,27	–0,14	–2,12
	Ячмень	Белогорский	1982–2011	–0,21	–0,32	0,06	–0,02	2,38
		Московский 121	1975–2011	–0,09	–0,31	–0,29	–0,03	–1,15
	Бобы	Кузьминские	1962–1979	–	–0,89	–	–	–
		Ленкоранские	1962–1979	–	–0,62	–	–	–
	Соя	7 образцов	1999–2010	0,65	0,46	–	–	–
	Лен	Светоч	1954–2012	–0,10	–0,05	–0,06	–	–
	Капуста белокочанная	Номер первый грибовский 147	1980–2012	<u>–0,49</u>	–0,42	–	–	<u>–26,9</u>
		Слава грибовская 231	1980–2012	–0,39	–0,48	–	–	<u>–40,1</u>
		Амагер 611	1980–2012	<u>–0,68</u>	–0,61	–	–	–20,8
	Кольраби	Венская белая 1350	1980–2012	–0,14	–0,19	–	–	4,2
Цветная капуста	МОВИР-74	1980–2012	–0,01	–0,14	–	–	–16,7	
МО ВИР, Московская обл.	Овес	Гамбо	1982–2006	0,18	0,11	–0,37	<u>–0,15</u>	2,25
	Овес	Немчиновский 2	1983–2006	0,19	0,13	–0,55	–0,16	2,33
	Пшеница	Московская 35	1976–2006	0,12	0,06	–0,04	–0,04	–1,57
ЕОС ВИР, Тамбовская обл.	Овес	Горизонт	1981–2009	0,21	0,07	<u>1,02</u>	0,09	4,48
	Пшеница	Кутулукская	1976–2009	–0,08	–0,04	0,87	0,51	4,48
КОС ВИР, Краснодарский кр.	Овес	Краснодарский 73	1974–1988	0,14	–0,13	–0,22	–0,36	10,96
	Овес	Otter	1987–1998	0,31	0,16	–2,31	0,19	–25,07
	Соя	Комсомолка	1973–2009	0,26	0,35	–0,75	–0,16	2,37
ВНИИВиВ, Новочеркасск	Виноград	20 сортов	1980–2011	<u>–0,54</u>	–0,52	–	–	–

Подчеркнуты значимые тренды.

*Для зерновых культур исследовалась продолжительность периода всходы–созревание, для льна всходы–желтая спелость, для картофеля посадка–уборка, для капусты всходы–начало хозяйственной спелости, для сои в Пушкинских лаб. всходы–цветение, на КОС ВИР всходы–созревание, для винограда от распускания почек до полной зрелости ягод.

**Для зерновых культур исследовалась масса зерна с 1м², для картофеля – масса клубней с куста, для капусты – масса кочана.

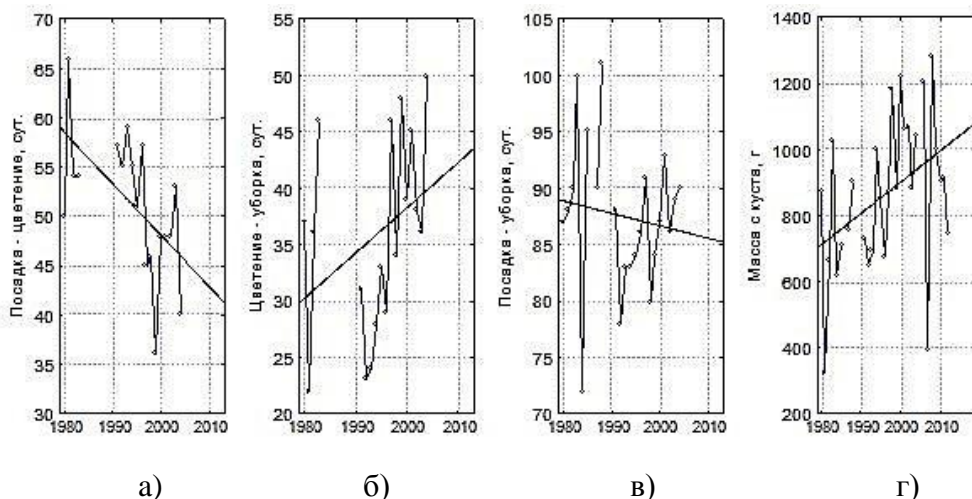


Рис. 2. Динамика хозяйственно-ценных признаков картофеля Хибинский ранний на Полярной ОС ВИР: продолжительности периодов а) посадка–цветение, б) цветение–уборка, в) посадка–уборка, г) масса клубней с куста

Пушкинские лаборатории ВИР

В Пушкинских лабораториях все исследованные сорта зерновых показали тенденцию к сокращению вегетации (рис. 3). При более ранних датах посева наблюдались все более ранние даты всходов, колошения, созревания. Сокращение вегетации происходило за счет сокращения продолжительности периода колошение–созревание, при этом период от всходов до колошения слабо удлинялся. Сокращение генеративной фазы происходило из-за роста температур июля–августа, а очень незначительное увеличение вегетативной фазы за счет роста температур весны, более раннего посева и увеличения продолжительности периода с температурами от 10 до 15°C. Наблюдалось слабое уменьшение массы 1000 зерен у всех исследованных сортов зерновых, ряд отрицательных тенденций в динамике высоты и массы зерна с 1 м², резкое повышение массы зерна с 1м² и высоты растения и, возможно, связанное в 2000-х гг. с мелиорацией полей Пушкинских лабораторий.

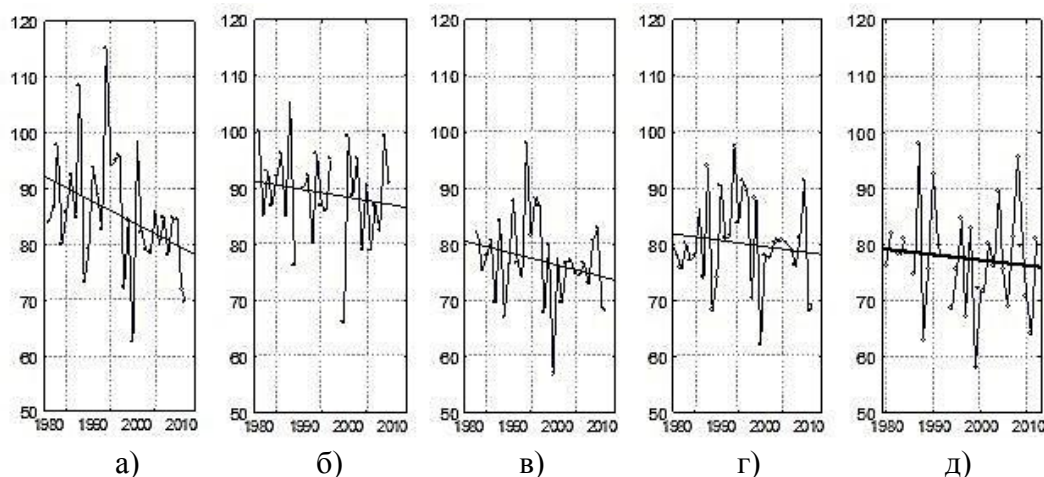


Рис. 3. Динамика продолжительности вегетации стандартных сортов на полях Пушкинских лабораториях ВИР, сутки:

а) овес Боррус, б) пшеница Ленинградка, в) ячмень Белогорский, г) ячмень Московский 121, д) лен Светоч

У льна сорта Светоч также наблюдались более ранние всходы, цветение, желтая спелость. В период 1954–1979 гг. желтая спелость наступала в среднем 12 августа, в 1980–1999 – 6 августа, в 2000–2012 – 31 июля. В 1980–2012 гг. так же, как и у зерновых, слабо удлинялась вегетативная фаза (всходы–цветение), а генеративная (цветение–желтая спелость) сокращалась, в итоге продолжительность периода всходы–желтая спелость

слабо сократилась. Высота растения с 1980 г. практически не менялась, существенно увеличившись в 1980–2012 гг. (средняя 99,0 см) по сравнению с 1954–1979 (88,8 см). Продуктивность по соломе, по семенам и волокну показали нелинейные тенденции с минимумом в 90-гг. XX века и повышением в 2000-е гг.

У 7 образцов сои со слабой фотопериодической чувствительностью в 1999–2010 гг. изучалась продолжительность периода всходы – цветение. Наблюдалось слабое увеличение продолжительности этого периода.

Бобы сортов Кузьминские и Ленкоранские исследовались в 1962–1979 гг., достоверных тенденций в динамике агроклиматических характеристик и хозяйственно-ценных признаков бобов не было.

У исследованных в условиях Пушкинских лабораторий сортов белокочанной капусты (рис. 4) наблюдалось сокращение периода от всходов до начала хозяйственной спелости и уменьшение массы кочана. У стандартов кольраби и цветной капусты тенденции этих признаков слабо выражены (рис. 4).

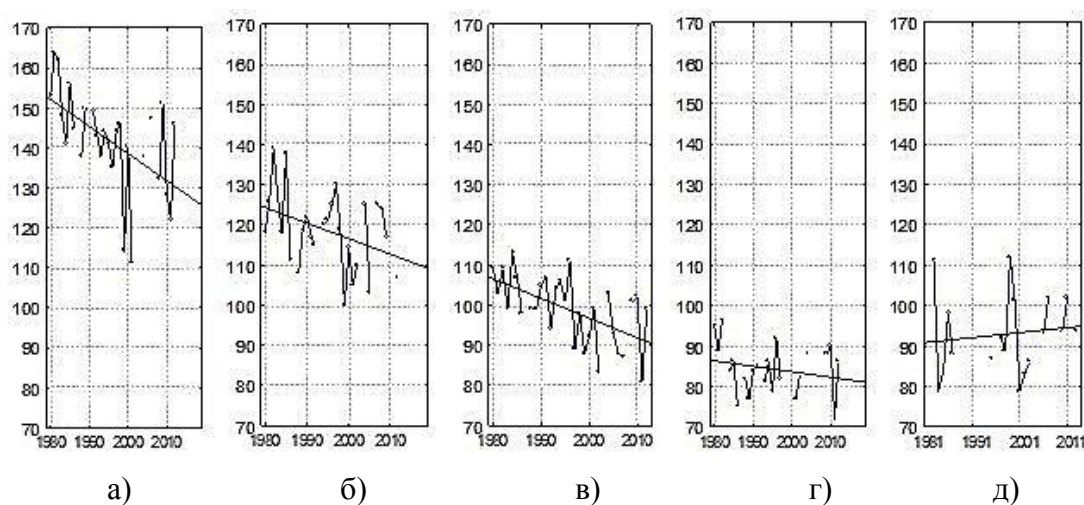


Рис. 4. Динамика продолжительности периода всходы–начало хозяйственной спелости сортов капусты в Пушкинских лабораториях ВИР, 1980–2012 гг., сутки:

а) белокочанная поздняя Амагер, 611, б) белокочанная среднеспелая Слава грибовская 231, в) белокочанная скороспелая Номер первый грибовский, г) кольраби Венская белая 1350, д) цветная МОВИР-74

Московское отделение ВИР

В МО ВИР (рис. 5, а, б, в) продолжительность вегетационного периода сортов стандартов овса и пшеницы слабо увеличивалась. Масса 1000 зерен и высота растений слабо уменьшались, но достоверно только масса 1000 зерен у овса сорта Гамбо. Урожайность достоверно не менялась.

Екатерининская ОС ВИР

На ЕОС ВИР у овса сорта Горизонт (рис. 5, г) увеличилась продолжительность межфазных и вегетационного периодов. У пшеницы сорта Кутулукская (рис. 5, д) продолжительность вегетационного периода заметно не менялась. На ЕОС ВИР наблюдалось увеличение массы 1000 зерен, высоты и урожайности, вероятно, связанное с увеличением осадков.

Кубанская ОС ВИР

На КОС ВИР у овса сорта Краснодарский 73 наблюдалось слабое увеличение продолжительности вегетационного периода, уменьшение высоты и массы 1000 зерен, но наблюдения над ним пришлись на годы похолодания (1974–1988 гг.), у сорта Otter в 1987–1998 гг. наблюдалось слабое удлинение вегетации за счет более ранних всходов и более позднего созревания, вероятно, связанное с удлинением весеннего периода с

благоприятными для овса температурами 5–15°C, уменьшение высоты растения, увеличение массы 1000 зерен, и снижение массы зерна с 1 м².

У сои сорта Комсомолка (рис. 5, е) наблюдалось удлинение периода вегетации, уменьшение высоты растения и массы 1000 семян, увеличение массы семян с 1 м².

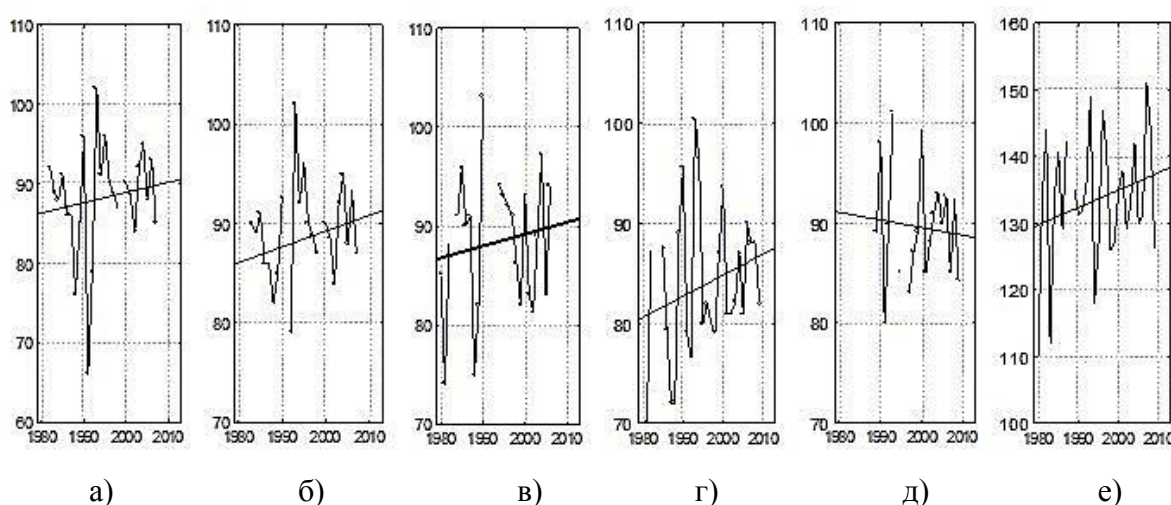


Рис. 5. Динамика продолжительности вегетации стандартных сортов, 1980–2009 гг., сутки:
 МО ВИР: а) овес Гамбо, б) овес Немчиновский 2, в) пшеница Московская 35, ЕОС ВИР:
 г) овес Горизонт, д) пшеница Кутулукская, КОС ВИР: е) соя Комсомолка

ВНИИ Виноградства и виноделия

У сортов винограда коллекции ВНИИВиВ (рис. 6) отмечено сокращение продолжительности периода от распускания почек до полной зрелости ягод, которое происходило за счет сокращения периода от начала созревания до полной зрелости ягод. Изменение других хозяйственно-ценных признаков у винограда не анализировалось.

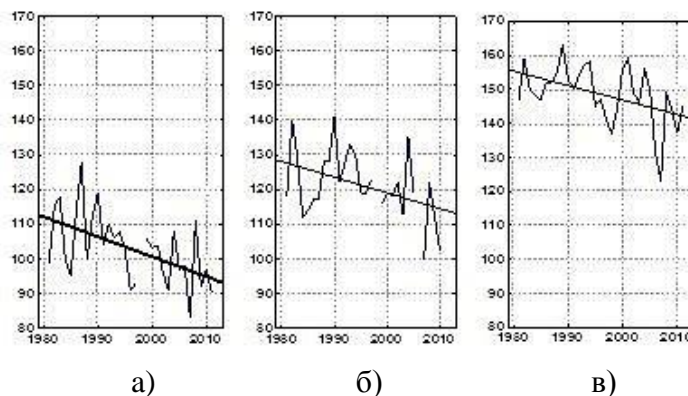


Рис. 6. Динамика продолжительности вегетационного периода сортов винограда разных сроков созревания, ВНИИВиВ, 1991–2011 гг.:
 а) Жемчуг Саба, б) Шасла белая, в) Ркацители

Регрессионные модели. Зависимость хозяйственно-ценных признаков сортов от климатических характеристик была исследована регрессионным анализом. На основании построенных моделей были рассчитаны прогнозы динамики вегетационного периода (см. табл. 2, столбец «прогноз») в случае продолжения наблюдаемых климатических изменений, оцененные в таблице 1. Были построены уравнения для скоростей изменения хозяйственно-ценных признаков (в первых разностях), для ряда сортов их удалось

объединить. По этим уравнениям без свободного члена были рассчитаны прогнозы климатически обусловленной динамики вегетационного периода (табл. 3).

Таблица 3. Прогноз климатически обусловленной тенденции продолжительности вегетации исследованных культур, сут/год

Место изучения	Культура	Фактическая скорость	Расчет с учетом неклиматической составляющей	Расчет климато-обусловленного тренда
Пушкинские лаб. ВИР	Овес, пшеница, ячмень	-0,21	-0,17	-0,47
	Лен	-0,10	-0,05	-0,50
	Капуста белокочанная	-0,52	-1,78	-0,13
	Соя, всходы–цветение	0,65	0,46	-0,20
	Бобы			-0,76
МО ВИР	Овес, пшеница	0,16	0,41	-0,43
ЕОС ВИР	Овес, пшеница	0,07	-0,11	-0,20
КОС ВИР	Овес	0,31	-0,86	-0,01
	Соя	0,26	0,35	-0,06
ВНИИВиВ	Виноград	-0,54	-0,52	-0,36

Картофель. У картофеля сорта Хибинский ранний на Полярной ОС ВИР роль основного регулирующего климатического фактора играли температуры выше 15°C, их рост вызывал сокращение периода посадка – цветение и удлинение периода цветение – уборка:

$$L_{\text{посадка-цветение}} = 64,752 - 0,035 \Sigma T_{\text{акт}} 15 \quad R^2 = 0,63$$

$$L_{\text{цветение-уборка}} = 21,216 + 0,041 \Sigma T_{\text{акт}} 15 \quad R^2 = 0,52$$

Зависимость продолжительности периода посадка–уборка от исследованных климатических факторов не была выявлена. Прогноз продолжительности вегетации был рассчитан как сумма приростов вегетативного и генеративного этапов, он положителен (см. табл. 2). Масса клубней с растения картофеля на Полярной ОС ВИР наиболее сильно связана с датой цветения ($r = -0,52$) – чем раньше цветение, тем больше масса клубней. Положительное влияние ускорения развития на начальных фазах на севере с ростом температур отмечено в литературе (Котова, 2009).

Зерновые. В каждом исследованном пункте модели продолжительности вегетации овса, пшеницы (Новикова и др., 2011, 2012) и ячменя имели сходные спецификации. Обозначения переменных указаны в примечании к табл. 1, t – номер года от 1975 г., R – коэффициент множественной (или парной) корреляции:

Пушкинские лаборатории:

$$\text{Овес Боррус} \quad L = 110,614 - 0,101 \Sigma T_{\text{эф}} 15 \quad R = 0,81$$

$$\text{Пшеница Ленинградка} \quad L = 108,809 - 0,083 \Sigma T_{\text{эф}} 15 \quad R = 0,77$$

$$\text{Ячмень Белогорский} \quad L = 92,402 - 0,061 \Sigma T_{\text{эф}} 15 \quad R = 0,73$$

$$\text{Ячмень Московский 121} \quad L = 94,705 - 0,059 \Sigma T_{\text{эф}} 15 \quad R = 0,71$$

МОВИР:

$$\text{Овес Гамбо} \quad L = 85,905 - 0,036 \Sigma T_{\text{эф}} 15 + 0,073 L_{10_15} + 0,408 t \quad R = 0,78$$

$$\text{Овес Немчиновский 2} \quad L = 87,215 - 0,029 \Sigma T_{\text{эф}} 15 + 0,363 t$$

$R = 0,81$

$$\text{Пшеница Московская 35} \quad L = 88,825 - 0,060 \Sigma T_{\text{эф}} 15 + 0,077 L_{10_15} + 0,539 t \quad R = 0,79$$

ЕОС ВИР:

$$\text{Овес Горизонт} \quad L = 84,512 - 0,034 \Sigma T_{\text{эф}} 15 + 0,061 R_{15} \quad R = 0,81$$

$$\text{Пшеница Кутулукская} \quad L = 93,777 - 0,027 \Sigma T_{\text{эф}} 15 + 0,031 R_{15} \quad R = 0,77$$

КОС ВИР:

$$\text{Овес Краснодарский 73} \quad L = 100,791 - 0,022 \Sigma T_{\text{эф}} 15 + 0,153 L_{5_15} \quad R = 0,72$$

$$\text{Овес Otter} \quad L = 74,565 - 0,002 \Sigma T_{\text{эф}} 15 + 0,233 L_{5_15} \quad R = 0,61$$

Решающим климатическим фактором, оказывавшим отрицательное влияние на продолжительность вегетации, повсеместно был рост эффективных температур выше 15°C. В условиях МО ВИР сказалось влияние сокращения продолжительности весеннего периода с температурами 10–15°C, и в уравнения в явном виде вошел фактор времени, отражающий, вероятно, рост уровня агротехники. На Екатерининской ОС на продолжительности вегетации положительно сказался рост осадков. На Кубанской ОС рост продолжительности периода с температурами от 5 до 15°C весной – в начале лета. Уравнение для овса сорта Otter слабо детерминировано, что, возможно, связано с коротким периодом наблюдения за ним. Для сорта Краснодарский 73, наблюдения за которым приходится на годы с понижением температур, в 80-х гг. период вегетации слабо удлинялся, а расчет, построенный по текущим тенденциям, отрицателен.

Рассмотрим температурную зависимость продолжительности периода всходы–созревание у зерновых в Пушкинских лабораториях (рис. 7). Продолжительность вегетации при одних и тех же температурах у пшеницы, овса и ячменя различна (см. рис. 7, а). Скорости реакции на изменения суммы температур схожи (см. рис. 7, б) и объединяются в хорошо детерминированную модель.

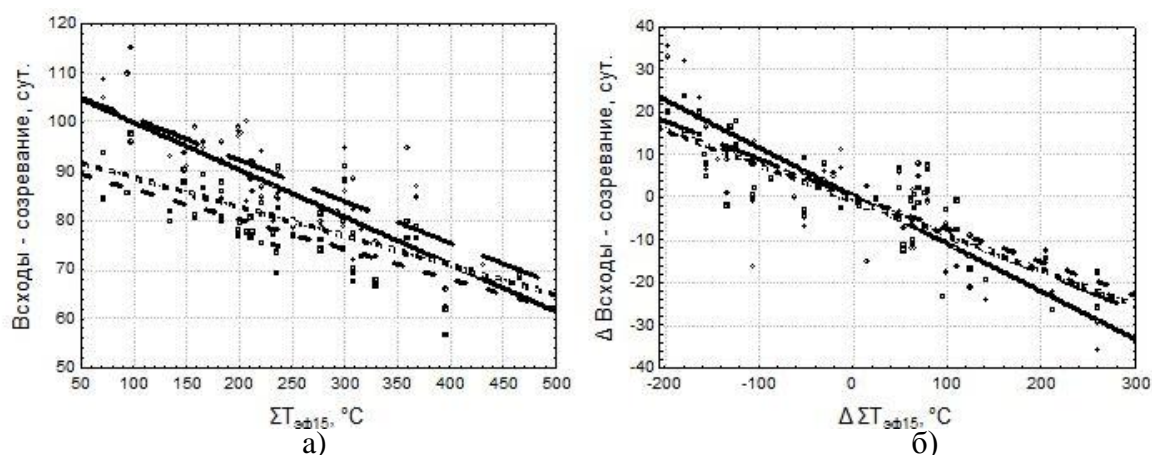


Рис. 7. Зависимость продолжительности вегетационного периода зерновых от сумм эффективных температур выше 15°C ($\Sigma T_{эф15}$) в Пушкинских лабораториях ВИР:

а) исходные уровни, б) первые разности.

Обозначения: овес Боррус, пшеница Ленинградка, ячмень Белогорский, ячмень Московский 121

Общность предикторов позволила сформулировать обобщенные уравнения для овса, пшеницы, ячменя на каждой станции в разностях:

Пушкинские лаб.: $\Delta L = 0,297 - 0,089 \Delta \Sigma T_{эф15}$ $R = 0,82$

МО ВИР: $\Delta L = 0,836 - 0,052 \Delta \Sigma T_{эф15} + 0,145 \Delta L_{10_15}$ $R = 0,73$

ЕОС ВИР: $\Delta L = 0,090 - 0,034 \Delta \Sigma T_{эф15} + 0,014 \Delta R_{15}$

$R = 0,76$

КОС ВИР: $\Delta L = -0,851 + 0,242 \Delta L_{5_15} - 0,013 \Delta \Sigma T_{эф15}$ $R = 0,72$

Объединив предикторы этих четырех уравнений, получили общее уравнение исследованных сортов овса, пшеницы и ячменя, обобщающее данные 251 наблюдения:

$\Delta L = 0,173 - 0,051 \Delta \Sigma T_{эф15} + 0,170 \Delta L_{10_15} + 0,007 \Delta R_{15}$ $R = 0,74$

Частный коэффициент детерминации температурами составил 40%, продолжительностью весеннего периода с температурами 10–15°C – 11%, вклад осадков составил всего 1%.

Достаточно точные регрессионные модели удалось построить только для продолжительности вегетации и межфазных периодов, для остальных хозяйственно-ценных признаков зависимости от обобщенных показателей имеют небольшие

коэффициенты детерминации. Лучшие регрессионные модели для высоты, массы 1000 зерен, массы зерна с 1 м² зерновых получились в разностях, что отражает влияние агротехники на эти признаки, более выраженное, чем на фенологию. Например, высота растений пшеницы в Пушкинских лабораториях уменьшалась с ростом сумм температур выше 15°C. На рисунке 8 показаны временные ряды высоты растения и суммы температур выше 15°C, взятой с обратным знаком, в исходных уровнях (см. рис. 8, а) и первых разностях (см. рис. 8, б). Виден сдвиг высоты растения при сохранении синхронности зависимости в 2000-е гг. Возможно, это связано с мелиорацией полей Пушкинских лабораторий в 2001 г. Корреляция исследуемых признаков была равна -0.3 в исходных уровнях и достигла -0.7 в первых разностях.

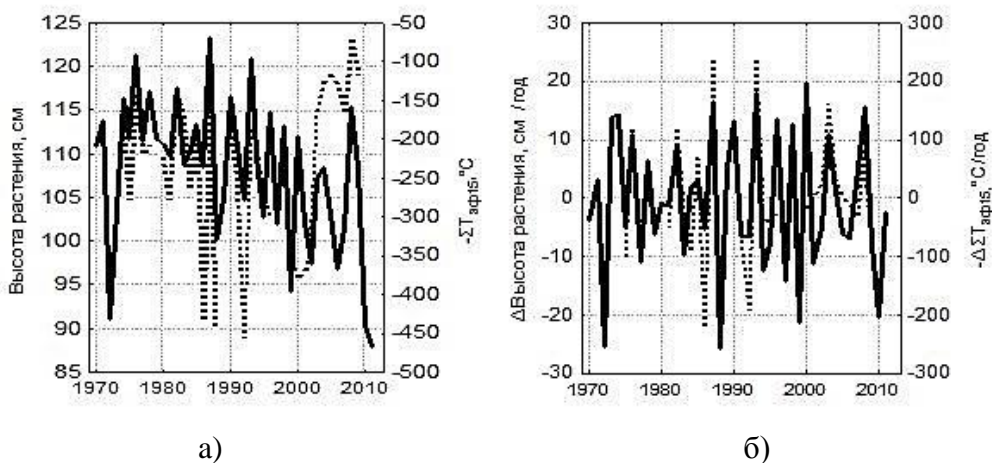


Рис. 8. Динамика высоты растения пшеницы Ленинградка 1972–2009 гг.

(Пушкинские лаборатории): а) в исходных уровнях, б) в первых разностях

Обозначения: пунктирная линия – высота растения, сплошная линия – сумма температур выше 15 °С, взятая с обратным знаком

Для исследованных сортов овса, пшеницы, ячменя на четырех станциях высота (Н) зависимость от температур также была самой значимой:

$$\Delta H = -0,103 - 0,084 \Delta \Sigma T_{\text{эф}15} \quad R=0,57$$

Для формирования массы 1000 зерен (M1000) не обнаружена связь с климатическими условиями, что, возможно, является следствием консервативности этого признака и опосредованного характера его формирования.

Масса зерна с 1 м² (Y) определялась эффективностью прохождения вегетативного и генеративного этапов посредством зависимости от высоты растения и массы 1000 зерен:

$$\Delta Y = -3,477 + 4,020 \Delta H + 7,7677 \Delta M1000 \quad R=0,57$$

Образцы диких видов овса (Пушкинские лаборатории). Помимо сокращения продолжительности вегетации высокими температурами лета, для диких видов оказалась важной температура в течение 15 дней после посева (Тп15). Высокие температуры в этот период тормозили развитие образцов. Для разных видов эта зависимость выражена в разной степени. Объединенное уравнение для образцов диких видов овса (построенное на основании 97 наблюдений) дает усредненную картину:

$$\Delta L = -1,82 + 2,92 T_{\text{п}15} - 0,04 \Sigma T_{\text{эф}15} \quad R=0,88$$

Торможение развития ростом температур после посева показывает, что при росте температур ускоряется вегетация только у растений, находящихся вблизи зоны оптимума по всем лимитирующим факторам.

Лён (Пушкинские лаборатории). Продолжительность всходы–желтая спелость льна также более чем на 50% детерминируется суммой эффективных температур выше 15°C:

$$L = 98,047 - 0,080 \Sigma T_{\text{эф}15} \quad R=0,79$$

Продолжительность периода от всходов до цветения находится под влиянием двух тенденций: роста температур июня и удлинения весеннего периода с температурами 5–15°:

$$L_{\text{всходы-цветение}} = 68,264 - 2,009T_{\text{июнь}} + 0,170L_{5-15} \quad R=0,80$$

Сокращение продолжительности периода цветение–желтая спелость связано с ростом температур июля:

$$L_{\text{цветение-желтая спелость}} = 83,502 - 2,607T_{\text{июль}} \quad R=0,79$$

Для скорости изменения продолжительности вегетации получили уравнение:

$$\Delta L = 0,449 - 0,095\Delta \Sigma T_{\text{эф}}15 \quad R=0,81$$

На показатели продуктивности по соломе и волокну положительное влияние оказывают более ранние всходы (корреляция с датой всходов $r = -0,38$, $r = -0,39$), высота связана с годом возделывания, т. е. с агротехническими особенностями и с датой желтой спелости ($r = 0,52$).

Соя (Пушкинские лаборатории). Исследована продолжительность периода всходы–цветение ($L_{\text{всходы-цветение}}$). Из климатических факторов на межгодовую вариабельность продолжительности решающее влияние оказал рост температур, в небольшой степени – рост осадков:

$$\Delta L_{\text{всходы-цветение}} = 0,653 - 0,044\Delta \Sigma T_{\text{эф}}15 + 0,014\Delta R_{15} \quad R=0,80$$

Климатически обусловленный прогноз продолжительности периода всходы–цветение отрицателен (см. табл. 3), с учетом агротехнических тенденций – положителен.

Соя (КОС ВИР). Лучшие уравнения для продолжительности вегетации сои стандартного сорта Комсомолка получились во вторых разностях (Сеферова и др., 2011), что, возможно, отражает сложный вид агротехнических трендов за 37 лет наблюдений этого сорта:

$$\Delta \Delta L = 0,441 + 11,076\Delta \Delta ГТК_{15} + 0,311\Delta \Delta L_{15-10} \quad R=0,77$$

Для этой культуры с длительным вегетационным периодом оказались существенными условия увлажнения, проявившиеся в зависимости от ГТК за период устойчивого перехода температур через 15°С, и продолжительность осеннего периода с благоприятными температурами от 15 до 10°С. Оба фактора имели отрицательные тенденции, так что можно ожидать сокращения вегетации.

Для сои сорта Комсомолка модели высоты растения (Н), массы 1000 семян (M1000), урожая с 1 м² (Y) оказались лучше во вторых разностях, как и для продолжительности вегетации, и показали непосредственную зависимость высоты, урожая с 1 м² от ГТК10:

$$\Delta \Delta H = -0,64 + 34,62\Delta \Delta ГТК_{10} \quad R=0,69$$

$$\Delta \Delta M_{1000} = 0,82 + 0,15\Delta \Delta R_{\text{август}} + 0,30\Delta \Delta R_{\text{июль}} \quad R=0,66$$

$$\Delta \Delta Y = -3,33 + 237,74\Delta \Delta ГТК_{10} \quad R=0,67$$

Здесь Риюль, Rавгуст – осадки за июль и август, соответственно.

Бобы (Пушкинские лаборатории). В соответствии с литературными данными (Калинин, 1967) решающим фактором, определяющим темп развития бобов, являются температуры, а урожай зерна и зеленой массы – осадки. Наши исследования подтвердили зависимость продолжительности вегетации (L) от температур июля (Тиюль) и августа (Тавгуст), а высоты (H), количества семян с растения (Y) от осадков июля (Риюль):

Бобы Ленкоранские

$$L = 188,586 - 5,206T_{\text{июль}} \quad R=0,87$$

$$H = 49,192 + 0,536R_{\text{июль}} \quad R=0,75$$

$$Y = 9,735 + 0,418R_{\text{июль}} \quad R=0,71$$

Бобы Кузьминские

$$L = 247,809 - 4,642T_{\text{июль}} - 4,134T_{\text{август}} \quad R=0,77$$

$$H = 33,057 + 0,989R_{\text{июль}} \quad R=0,87$$

$$Y = -11,928 + 1,014R_{\text{июль}} \quad R=0,82$$

Трендов в динамике климатических характеристик и продолжительности вегетации в годы изучения бобов (1962–1979) не наблюдалось, климатически обусловленный

прогноз был рассчитан по вышеприведенным уравнениям (температуры июля и августа росли достоверно со скоростями 0,12 и 0,08 °С/год в 1980–2012 гг.). В табл. 3 представлено усредненное по сортам значение.

Капуста (Пушкинские лаборатории). Построены модели продолжительности периода всходы – начало хозяйственной годности (L) для 5 сортов-стандартов:

Белокочанная поздняя Амагер 611 – уравнение лучше в первых разностях:

$$\Delta L = -1.058 - 0.051 \Delta \Sigma T_{\text{эф}}15 + 0.094 \Delta R15 \quad R=0,87$$

Белокочанная среднеспелая Слава грибовская 231

$$L = 140.964 - 0.068 \Sigma T_{\text{эф}}15 \quad R=0,64$$

Белокочанная скороспелая Номер первый грибовский 147

$$L = 114.893 - 0.072 \Sigma T_{\text{эф}}15 + 0.015 R15 \quad R=0,72$$

Кольраби Венская белая 1350

$$L = 95.522 - 0.035 \Sigma T_{\text{эф}}15 \quad R=0,50$$

Цветная МОВИР-74

$$L = 82.942 + 7726 \text{ГТК}15 \quad R=0,39$$

Модели выявили решающую роль температурного фактора из всех исследованных погодных факторов в регуляции продолжительности исследуемого периода у видов капусты, это оказались эффективные температуры выше 15°С и осадки за этот период.

Для сортов белокочанной капусты со сходной реакцией на $\Sigma T_{\text{эф}}15$ было создано объединенное уравнение в разностях для скорости динамики продолжительности периода всходы – начало хозяйственной спелости:

$$\Delta L = -1,644 - 0,047 \Sigma T_{\text{эф}}15 + 0,047 R15 \quad R=0,62$$

Отрицательный свободный член уравнения свидетельствует о невыявленном отрицательном воздействии на продолжительность исследуемого периода. Средняя масса кочана всех сортов капусты из климатических факторов положительно связана с осадками августа–сентября, которые увеличиваются, т. е. падение урожайности объяснить климатическими факторами не удалось.

Виноград (ВНИИВиВ, г. Новочеркасск). Продолжительность периода от распускания почек до полной зрелости ягод (L) сокращалась в основном с ростом температур, причем для винограда, как более южной культуры, это оказались температуры выше 20°С. Сказалось очень слабое сокращение периода с температурами от 10 до 15°С весной. Общий характер регуляции позволил составить объединенное уравнение для 20 сортов:

$$\Delta L = -0,154 - 0,013 \Delta \Sigma T20 + 0,353 \Delta L10_{-15} \quad R=0,63$$

Климатически обусловленные прогнозы. В табл. 3 сравниваются фактические и рассчитанные двумя способами прогнозы скорости изменения продолжительности вегетации. По приведенным выше уравнениям для скорости изменения продолжительности вегетации был построен первый прогноз; без свободного члена уравнения, т. е. объясняемый только найденными климатическими зависимостями – второй. Например, в условиях Пушкинских лабораторий у исследованных сортов пшеницы, овса и ячменя вегетация сокращалась в среднем на 0,21 сут./год, или на 2,1 сут./10 лет. По полной модели прогнозируется сокращение на 1,7 сут./10 лет, а если исключить рост уровня агротехники, то на 4,7 сут./10 лет. Для всех культур, кроме капусты и винограда, реальные тенденции оказались выше климатически обусловленных, возможно, за счет положительных агротехнических трендов 2000-х гг. У сортов овса на КОС ВИР, изучавшихся до 1998 г., в эти годы в скорости также была отрицательная неклиматическая составляющая, т. е. строить прогнозы по моделям, основанным на данных лет с другими тенденциями, можно только после исключения трендов тех лет, т. е. имеет смысл только климатообусловленный прогноз.

Оценка температурных требований сортов. Температурные требования были рассчитаны для сортов, для которых была показана решающая роль температур в

регуляции продолжительности развития и для которых были известны даты начала и окончания вегетации (табл. 4). По уравнению регрессии сумм накопленных за вегетацию температур от продолжительности вегетации были определены пороговая температура сорта и сумма эффективных температур (выше

пороговой) за каждый год. Использовались данные за все время изучения. Из таблицы 4 видно, что сумма эффективных температур имеет меньшее стандартное отклонение у всех сортов, т. е. представляет собой более устойчивую характеристику, чем сумма накопленных за вегетацию температур. Кроме того, она позволяет учесть невозможность завершения вегетации в случае накопления слишком низких для сорта температур.

Таблица 4. Характеристики вегетационного периода сортов овса и пшеницы

Сорт	Место опыта	Продолжительность \pm станд. откл., сут.	Сумма среднесуточных температур \pm станд. откл., °С	Пороговая температура \pm станд. ош., °С	Сумма эффективных температур выше пороговой \pm станд. откл., °С
Овес					
Боррус	Пушкин	85,4 \pm 10,9	1408,2 \pm 100,5	7,2 \pm 1,2	805,0 \pm 66,6
Горизонт	ЕОС	84,0 \pm 7,5	1537,0 \pm 120,9	5,4 \pm 3,3	1072,0 \pm 120,6
Краснодарский 73	КОС	91,7 \pm 6,8	1551,0 \pm 79,4	7,3 \pm 2,6	884,9 \pm 62,0
Otter	КОС	86,9 \pm 6,4	1400,0 \pm 87,6	9,5 \pm 3,4	573,6 \pm 62,7
Пшеница					
Ленинградка	Пушкин	89,5 \pm 9,6	1485,0 \pm 88,5	8,7 \pm 1,5	726,3 \pm 37,6
Ячмень					
Белогорский	Пушкин	77,0 \pm 8,0	1265,5 \pm 84,84	6,3 \pm 1,6	778,9 \pm 68,2
Московский 121	Пушкин	80,2 \pm 7,8	1318,6 \pm 87,0	6,0 \pm 1,6	835,4 \pm 73,28
Бобы					
Ленкоранские	Пушкин	96,6 \pm 8,8	1540,0 \pm 80,6	8,5 \pm 1,5	730,6 \pm 33,5
Кузьминские	Пушкин	102,0 \pm 9,2	1621,7 \pm 75,8	7,5 \pm 1,3	863,2 \pm 32,3
Лен					
Светоч	Пушкин	79,4 \pm 9,2	1297,3 \pm 72,5	6,0 \pm 0,7	823,3 \pm 47,4
Картофель, посадка–цветение					
Хибинский ранний	Полярная ОС	51,0 \pm 8,3	614,0 \pm 62,6	4,4 \pm 1,3	389,5 \pm 48,8

Для зерновых, бобов и льна пороговые температуры получились 5–9°С. В литературных источниках биологическим температурным нулем вегетации овса и пшеницы считается 5°С, льна 7°С (Мищенко, 2009), для бобов 10°С (Калинин, 1967). В условиях Екатерининской станции была показана зависимость продолжительности вегетации от осадков. Было проверено и подтвердилось влияние осадков на сумму эффективных температур (Новикова и др., 2012). В условиях Екатерининской ОС сумма эффективных температур составила в среднем 1072°С выше 5°С при осадках за время вегетации 1,9 мм/сут. При увеличении средних осадков за день вегетации на 1 мм сумма эффективных температур увеличивается на 76°С, эту поправку можно использовать при расчетах продолжительности вегетации по суммам эффективных температур. Для эффективных температур сорта Боррус обнаружена слабая связь с датой посева, что, возможно, является следствием яровизации при низких температурах. Поэтому при более ранних посевах для прохождения вегетации требуется меньшая сумма эффективных температур. Сумма эффективных температур составляет 805°С при средней дате посева 10 мая, увеличивается на 5,1°С с каждыми сутками более позднего посева. Возможно, это связано с потребностью овса в воздействии низких

температур для яровизации. Полученные закономерности соответствуют литературным данным (Родионова, 1994; Лоскутов, 2007).

Для картофеля Хибинский ранний биологический нуль периода посадка–цветение получился равным 4,4°C, хотя принято считать минимально необходимой температуру 7–8°C, но у северных сортов ростовые процессы наблюдаются до 2–3 °С (Мельничук, 1990).

Опыт с семью скороспелыми образцами сои со слабой фотопериодической чувствительностью, проведенный в условиях Пушкинских лабораторий (1999–2010 гг.) и КОС ВИР (2004, 2005 гг.), подтвердил постоянство сумм эффективных температур периодов посев – всходы и всходы – цветение в различных географических условиях (Новикова и др., 2012). Продолжительность периода посев–всходы на КОС ВИР для исследованной совокупности образцов была короче в среднем на 5 дней, всходы–цветение на 8 дней, сумма температур за период посев–всходы меньше на 36°C, всходы–цветение – на 110°C (различия достоверны). На основании средних сумм активных и эффективных температур периода всходы–цветение, определенных в Пушкине, были рассчитаны даты цветения на КОС ВИР в условиях 2004 и 2005 гг. (табл. 5). Средняя ошибка 2004 и 2005 гг. для каждого сорта представлена в табл. 5. Она составила от 1,5 до 4,5 суток при расчете по суммам эффективных температур, от 2,5 до 9,5 по суммам активных температур, т. е. расчет по суммам эффективных температур был точнее. Пороговая температура периода всходы–цветение исследованных образцов составила 9,8°C, в литературе – 10°C (Мищенко, 2009).

Таблица 5. Характеристики периода всходы – цветение образцов сои в условиях Пушкинских лаб., 1999–2010 гг.

Номер по каталогу ВИР	Сорт	Происхождение	Продолжительность \pm станд. откл., сут.	Сумма температур \pm станд. откл., °С	Пороговая температура \pm станд. ош., °С	Сумма эффективных температур \pm станд. откл., °С	Средняя ошибка прогноза для КОС ВИР двумя методами, сут.	
							$\Sigma T = \text{const}$	$\Sigma T_{\text{эф}} = \text{const}$
5830	1040-4-2	Швеция	40 \pm 6	687,1 \pm 69,3	9,9 \pm 1,4	296,9 \pm 33,8	6,5	1,5
9959	Окская	Россия	43 \pm 8	741,3 \pm 99,9	11,3 \pm 1,8	260,3 \pm 52,4	9,5	4,5
9960	Светлая	Россия	38 \pm 5	661,5 \pm 47,1	6,6 \pm 2,4	406,8 \pm 37,1	5,0	3,5
10651	ПЭП 2	Россия	37 \pm 4	632,8 \pm 47,0	8,6 \pm 2,6	314,7 \pm 33,9	4,5	2,5
10655	ПЭП 18	Россия	36 \pm 4	622,9 \pm 59,1	11,1 \pm 2,6	221,3 \pm 41,6	3,5	3,5
10659	ПЭП 27	Россия	39 \pm 5	654,7 \pm 64,1	11,0 \pm 1,4	230,3 \pm 32,2	4,0	2,5
10660	ПЭП 28	Россия	35 \pm 4	599,6 \pm 57,4	11,4 \pm 2,3	199,1 \pm 40,0	2,5	2,0
Среднее 7 образцов			39 \pm 5	661,7 \pm 59,1	9,8 \pm 1,7	276,0 \pm 28,5	5,1	2,9

У пяти образцов сои (1040-4-2, Окская, Светлая, ПЭП 27, ПЭП 28) изучалась зависимость продолжительности периода посев–всходы от срока посева в Пушкинских лабораториях в 2004–2006 гг. Образцы, посаженные на две недели раньше оптимального срока, проходили периоды посев–всходы в среднем на 5 дней дольше, чем при оптимальном посеве. При посеве на 2 недели позже оптимума в 2005 г. период посев–всходы сокращался на 5 дней. Однако сумма эффективных температур в Пушкинских лабораториях при различных сроках посева, на КОС ВИР была практически постоянна и составила 86,2°C выше 6,6 °С.

Для сортов винограда пороговая температура периода от начала распускания почек до полной зрелости ягод колебалась от 8 до 13°C, в среднем по 14 сортам составила 11°C, что соответствует литературным данным (Лазаревский, 1961), но определить ее у сортов позднего срока созревания не удалось.

Выводы

На европейской территории РФ главным климатическим фактором, ускоряющим вегетацию районированных ранее сортов, является рост температур, а именно эффективных температур выше 15°C, для винограда – 20°C.

Выявлен ряд второстепенных факторов формирования хозяйственно-ценных признаков исследованных культур: ускоряющее влияние роста температур июля–августа было частично компенсировано ростом продолжительности периода с температурами 5–15°C весной – в начале лета на Кубанской ОС ВИР и более ранним посевом. В засушливых условиях Екатерининской ОС ВИР существенное влияние оказал рост осадков. В условиях Полярной ОС ВИР рост температур вызвал увеличение продолжительности периода цветения–уборка картофеля и урожайности. В 2000-е гг. во всех исследованных пунктах наблюдалось положительное влияние улучшения агротехники.

Метод последовательных разностей увеличивает точность регрессионного анализа климатической зависимости продолжительности вегетационного периода при наличии агротехнических трендов. Метод эффективных температур позволяет прогнозировать продолжительность межфазных периодов сорта в различных географических условиях. Эффективность метода снижается при лимитировании вегетации осадками.

Литература

- Бабушкин Л. Н.* О некоторых способах определения температурных показателей скорости развития сельскохозяйственных культур (Ташкентская опытная станция АГМИ – Боз-су) // Труды по сельскохозяйственной метеорологии. 1938. Т. 25. С. 97–110.
- Баранов В. Ф.* Проблемы стабилизации продуктивности агроценозов сои в связи с глобальными изменениями климата // Сборник статей 2-й международной конф. «Современные проблемы селекции и технологии возделывания сои» (Краснодар, 9-10 сентября 2008 г.). Краснодар, 2008. С. 253–256.
- Бокс Дж., Дженкинс Г.* Анализ временных рядов. Прогноз и управление. Пер. с англ. Вып. 1–2. М.: Мир, 1974. 604 с.
- Вавилов Н. И.* Мировые ресурсы сортов хлебных злаков, зерновых бобовых, льна и их использование в селекции. Опыт агроэкологического обозрения важнейших полевых культур. М.–Л.: Изд. АН СССР, 1957. 462 с.
- Гордеев А. В.* др. Биоклиматический потенциал России: меры адаптации в условиях изменяющегося климата / под ред. А. В. Гордеева. М., 2008. 207 с.
- Елисеева И. И., Курьшева С. В., Костеева Т. В.* и др. Эконометрика / под ред. И. И. Елисеевой. М.: Финансы и статистика, 2007. 576 с.
- Калинин Н. И.* Агроклиматическое обоснование размещения кормовых бобов в Центральной зоне: Автореф. ... канд. с.-х. наук. Л., 1967. 30 с.
- Котова З. П.* Развитие растений и потенциальная продуктивность у районированных сортов картофеля в Северном регионе в зависимости от погодных условий // Сельскохозяйственная биология. 2009. № 1. С. 72–76.
- Лазаревский М. А.* Роль тепла в жизни европейской виноградной лозы. Изд-во Ростовского ун-та, 1961. 100 с.
- Лоскутов И. Г.* Овес (*Avena L.*) Распространение, систематика, эволюция и селекционная ценность. СПб.: ГНЦ РФ ВИР, 2007. 336 с.
- Мельничук Г. Ю.* Морфогенез картофеля в условиях Крайнего Севера и его значение для селекции: Автореф. ... канд. с.-х. наук. Л., 1990. 21 с.
- Мищенко З. А.* Агроклиматология. Киев: КНТ, 2009. 512 с.
- Николаев М. В.* Современный климат и изменчивость урожаев. СПб.: Гидрометеиздат, 1994. 201 с.

- Новикова Л. Ю., Дюбин В. Н., Лоскутов И. Г., Зуев Е. В., Сеферова И. В.* Моделирование динамики хозяйственно-ценных признаков сортов зерновых культур в условиях изменения климата // *Агрофизика*. СПб.: АФИ, 2011. Вып. 4. С. 1–9.
- Новикова Л. Ю., Дюбин В. Н., Сеферова И. В., Лоскутов И. Г., Зуев Е. В.* Прогнозирование продолжительности вегетационного периода сортов яровых зерновых культур в условиях изменения климата // *Сельскохозяйственная биология*. 2012. Вып. 5. С. 78–87.
- Родионова Н. А., Солдатов В. Н., Мережко В. Е.* и др. Культурная флора. Т. II. ч. 3. Овес / под ред. В. Д. Кобылянского и В. Н. Солдатова. М.: Колос, 1994. 368 с.
- Руководство по агрометеорологическим прогнозам. Л.: Гидрометеиздат, 1984. Т. 1, 2. 309 с., 264 с.
- Сеферова И. В., Новикова Л. Ю., Некрасов А. Ю.* Оценка реакции сои сорта Комсомолка на изменения климата в Краснодарском крае // *Масличные культуры*. Научно-технический бюллетень ВНИИМК. 2011. Вып. 1(146–147). С. 72–77.
- Сиротенко О. Д., Клеценко А. Д., Павлова В. Н., Абашина Е. В., Семендяев А. К.* Мониторинг изменений климата и оценка последствий глобального потепления для сельского хозяйства // *Агрофизика*. 2011. Вып. 3. С. 31–39.
- Сиротенко О. Д., Павлова В. Н., Абашина Е. В.* Моделирование влияния наблюдаемых и прогнозируемых изменений климата на продуктивность и устойчивость сельского хозяйства России и ближнего зарубежья // *Проблемы агрометеорологии в условиях глобального изменения климата*. Труды ГУ ВНИИСХМ. Обнинск, 2007. Вып. 36. С. 45–62.
- Степанова В. М.* Биоклиматология сои. Л.: Гидрометеиздат, 1972. 123 с.
- Шашко Д. И.* Принципы агроклиматического районирования // *Вопросы агроклиматического районирования СССР*. М.: Гидрометеиздат, 1958. С. 38–92.
- ШигOLEV А. А.* Руководство для составления фенологических прогнозов (озимая рожь, озимая пшеница, яровая пшеница, плодовые культуры, древесные растения лесных насаждений). *Сельхоз. метеорология*. М.–Л.: Гидрометеорологическое изд-во, 1951. Вып. 15. 43 с.

МЕТОД ЭКОЛОГИЧЕСКОГО ВЕКТОРА В СЕЛЕКЦИИ ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

**В. В. Сюков¹, В. Г. Захаров², В. Г. Кривобочек³, В. И. Никонов⁴,
Н. З. Василова⁵, В. А. Ганеев⁶, Д. В. Кочетков¹**

¹Самарский НИИСХ им. Н. М. Тулайкова, г. Безенчук, Россия, vsyukov@mail.ru,

²ГНУ Ульяновский НИИСХ, п. Тимирязевский, Россия,

³Пензенский НИИСХ, п. Лунино, Россия,

⁴Башкирский НИИСХ, п. Чишмы, Россия,

⁵Татарский НИИСХ, г. Казань, Россия,

⁶ООО НПФ «Фитон», п. Карабалык, Казахстан.

Резюме

Представлен метод отбора экологически пластичных генотипов (отбор на гомеоадаптивность), который заключается в соединении трёх основных элементов. Во-первых, сформирован экологический вектор Б→Ч→Ф→П→У→К с различным спектром давления лимитирующих факторов среды в онтогенезе вдоль экологических точек. Во-вторых, разработана система статистических параметров оценки гомеоадаптивности у тестируемых вдоль экологического вектора генотипов. Определено, из всего комплекса изучаемых параметров при скрининге на гомеоадаптивность целесообразно использовать оценки адаптивной способности по Кильчевскому, Хотылевой (ОАС и S2САС). В-третьих, разработана схема движения селекционного материала по точкам экологического вектора. Метод апробирован во временном творческом объединении селекционеров «Экада». Созданы с использованием этого метода сорта яровой мягкой пшеницы Экада 6, Экада 70, Экада 66, Экада 109 и Экада 113.

Ключевые слова: яровая пшеница, селекция, сорта, взаимодействие генотип-среда, гомеоадаптивность, экологический вектор.

ECOLOGICAL VECTOR METHOD IN BREEDING OF SPRING BREAD WHEAT

**V. V. Syukov¹, V. G. Zakharov², V. G. Krivobochek³, V. I. Nikonov⁴,
N. Z. Vasilova⁵, V. A. Ganeev⁶, D. V. Kochetkov¹**

¹Samara Research Scientific Institute of Agriculture, Bezenchuk, Russia, samniish@samtel.ru,

²Ulyanovsk Research Scientific Institute of Agriculture, Timiryazevsky, Russia,

³Penza Research Scientific Institute of Agriculture, Lunino, Russia,

⁴Bashkortostan Research Scientific Institute of Agriculture, Chishmy, Russia

⁵Tatarstan Research Scientific Institute of Agriculture, Kazan, Russia,

⁶SPC "Fiton" Lmd, Karabalyk, Kazakhstan.

Summary

The method of selection of ecologically plastic genotypes (selection on homeoadaptability) which consists in connection of three basic elements is submitted. First, ecological vector B→Ch→Ph→P→U→K with a various spectrum of pressure of limiting factors of environment in ontogenesis along ecological points is generated. Second, the system of statistical parameters of an estimation homeoadaptability at genotypes tested along an ecological vector is developed. It is determined, that from all complex of investigated parameters at screening on homeoadaptability it is expedient to use estimations of adaptive ability on Kilchevsky, Hotyleva (GAA and S2SAA). Thirdly, the circuit of movement of a selection material on points of an ecological vector is developed. The method is approved in time creative association of breeders "Ecada". Created using this method cultivars of spring bread wheat Ecada 6, Ecada 70, Ecada 66, Ecada 109 and Ecada 113.

Key words: spring wheat, breeding, variety, genotype-environment interaction, homeoadaptability, ecological vector.

Сложно организованная фенотипическая структура количественных признаков, далеко не ограничивающаяся генотипическим каркасом и паратипическим покровом (по выражению А. С. Серебровского, 1970), включает в себя систему генотип-средовых взаимодействий, которые в значительной степени определяются эпигенетическими наследуемыми факторами (Сюков и др., 2010). В последнее время накопилась значительная часть фактов, в том числе и на молекулярно-генетическом уровне, подтверждающих эту концепцию. Патерсон с соавторами (А. Н. Paterson et al, 1991) на томатах выявили, что для одного и того же признака в разных экологических условиях проявляются разные QTL. Аналогичные результаты получены на кукурузе (С. W. Stuber et al., 1992), на арабидопсисе (М. С. Ungerer et al., 2003), на сое (Zh. Jiang et al., 2010), а также на пшенице (А. Vörner et al., 2002; Ю. В. Чесноков и др., 2008, 2012; В. В. Сюков и др., 2012). Предыдущими нашими исследованиями показано, что генотипическая изменчивость вносит в 1,61–4,89 раза меньший вклад, чем наследуемые генотип-средовые взаимодействия. Хотя основной вклад в формирование фенотипа по всем количественным признакам на яровой мягкой пшенице вносит изменчивость, вызванная различиями по годам и экологическим точкам, общая доля паратипической изменчивости составляла от 38,2% (плотность продуктивного стеблестоя) до 58,9% (урожайность) (Захаров и др., 2012).

Эти данные хорошо вписываются в концепцию В. А. Драгавцева (Драгавцев, Аверьянова, 1983; Драгавцев и др., 1984) переопределения генетических формул, основанную на представлениях о сложной эколого-генетической организации количественных признаков, ведущую роль в которой играет система регуляторных генов. Согласно этой модели, «генетическая формула признака состоит из множества дискретно проявляющихся, функционально взаимоупорядоченных компонент единой системы. Вследствие интегрированности элементов генетической системы в рамках целостного организма фенотип представляет собой реализацию двух иерархий – структурных и временных модулей» (Кочерина, Драгавцев, 2008). В нашей интерпретации эти системы генов носят названия – Генетическая система онтоморфопродукционных процессов и Генетическая система гомеоадаптивности (Сюков, 1995). Гомеоадаптивность – это способность генотипа детерминировать параметры агроценоза, максимально обеспечивающие его продуктивность в широком спектре факторов внешней среды.

Понятие, объединяющее близкие, если не идентичные, механизмы экологической пластичности, стабильности, адаптивности в широком смысле слова (или широкой адаптации) и неспецифического компонента гомеостаза. Создание сортов с широкой нормой реакции невозможно без учёта эпигенетической (генотип-средовой) составляющей, а, значит и без создания искусственного экологического градиента.

Мультилокационные испытания селекционного материала позволили создать сорта, сочетающие высокий потенциал продуктивности с экологической пластичностью в Австралии (Hamblin et al., 1980; Brennan, Sheppard, 1985; Basford, Cooper, 1998), США (Brown, 1983), ЮАР (Marais, 1985), в CIMMYT (Rajaram et al., 1984).

Эмпирически сформированная нами в 1995 году на основе выше изложенных теоретических представлений система экологической селекции яровой мягкой пшеницы «Экада» включает три основных модуля. 1. Формирование экологического вектора – совокупности естественных сред, которая способствует эффективному отбору по генотип-средовой компоненте вдоль создаваемого ею градиента. 2. Выбор статистических параметров, адекватно оценивающих различия по гомеоадаптивности. 3. Создание схемы движения селекционного материала вдоль экологического вектора.

Экологический вектор «Экада» представлен шестью экологическими точками в исторически сложившихся селекционных центрах: ГНУ Самарский НИИСХ Россельхозакадемии (Безенчук, далее Б), ГНУ Ульяновский НИИСХ Россельхозакадемии (Тимирязевский, далее У), ГНУ Пензенский НИИСХ Россельхозакадемии (Лунино, далее П), ГНУ Башкирский НИИСХ Россельхозакадемии (Чишмы, далее Ч), ГНУ Татарский

НИИСХ Россельхозакадемии (Казань, далее К), НПФ «Фитон» (Карабалык, Кустанайская область, Р. Казахстан, далее Ф).

В таблице 1 представлены результаты специального эксперимента, заложенного для определения типичности и дифференциальной способности точек экологического вектора.

Соотношение доли генотип-средовой и генотипической составляющей фенотипа по количественному признаку (в нашем случае урожайности зерна) χ g/e / χ g показывает стабильность отбора генотипа по фенотипу по годам в конкретной точке, но, с другой стороны, и способность среды экспрессировать спектры генотип-средовых вариаций.

Коэффициент типичности среды tk, представляющий собой коэффициент корреляции между значениями признака для одних и тех же сортов в оцениваемой среде и его средними значениями в нескольких средах, даёт возможность оценить способность сохранять ранги генотипов, которые получены в результате их усредненной оценки во всей совокупности сред (Кильчевский, 1986).

Таблица 1. Характеристика точек экологического вектора «Экада»

Экологическая точка	Год	Средний урожай зерна, т/га	Параметры дифференцирующей способности среды				χ g/e / χ g	Координаты	
			tk	bi	Sek	Kek		широта	долгота
Б	2009	1,44	0,712	1,27	1418,8	0,068	1,018	52°59′	49°26′
	2010		0,486	0,23	43,5	0,026			
	2011		0,033	0,01	43,9	0,003			
У	2009	3,01	0,870	1,90	2800,2	0,068	0,427	54°31′	48°16′
	2010		0,758	1,27	1290,6	0,061			
	2011		0,827	2,42	2356,6	0,059			
П	2009	1,88	0,324	0,85	1602,3	0,060	2,007	53°35′	45°13′
	2010		0,319	0,46	665,8	0,058			
	2011		-0,221	-0,52	1548,2	0,066			
Ч	2009	2,34	0,483	1,01	1547,4	0,056	0,260	54°35′	55°22′
	2010		0,629	0,72	757,4	0,058			
	2011		0,878	1,73	2685,9	0,069			
К	2009	3,36	0,689	3,18	2358,4	0,048	0,932	55°32′	49°28′
	2010		0,695	1,21	1322,1	0,059			
	2011		0,624	1,38	2276,7	0,061			
Ф	2009	2,71	-0,029	0,18	2364,6	0,073	1,481	53°44′	62°04′
	2010		-0,301	-0,47	1026,5	0,060			
	2011		0,419	1,19	2642,1	0,063			

Сходна с математической точки зрения процедура регрессионного анализа (Eberhart, Russel, 1966). Коэффициент регрессии bi (регрессия среды на генотип) позволяет оценить способность среды выявлять потенциальную продуктивность генотипов.

Параметры дифференцирующей способности среды sek (относительная дифференцирующая способность среды) и Kek (коэффициент компенсации) по А. В. Кильчевскому, Л. В. Хотылевой (1997) оценивают испытываемую среду на способность выявлять наследуемые различия у генотипов.

Анализ параметров среды показывает, что крайней левой точкой в сформированном экологическом векторе, в которой в наибольшей степени сконцентрированы лимитирующие рост и развитие растений факторы среды (почвенная и атмосферная засуха, эпифитотии листовых болезней), является Безенчук. Здесь формируется наименьший урожай зерна, и лишь в один из трёх лет среда характеризуется

высокой дифференцирующей способностью и типичностью для вектора в целом. Крайне правыми точками являются Казань и Ульяновск, в наибольшей степени выявляющие потенциал продуктивности. Стабильно в центре вектора расположен Карабалык с высокими параметрами дифференцирующей способности среды, но нетипичными для вектора в целом. Точки Пензы и Чишмы являются мигрирующими, то приближаясь к левой, то к правой точкам. Оперативная наследуемость серии опытов $h^2 = 0,79$, что может характеризовать подбор экологических точек в экологическом векторе как вполне удовлетворительный. Таким образом сформирован экологический вектор $B \rightarrow (Ч) \rightarrow Ф \rightarrow (П) \rightarrow У \rightarrow К$ с различным спектром давления лимитирующих факторов среды в онтогенезе вдоль экологических точек.

Формирование методики идентификации высокогемостатичных генотипов по фенотипу в упрощённой форме может быть сведено к выбору параметров, по которым ведётся отбор вдоль экологического вектора.

Многочисленные исследования методов оценки генотипов в сериях многосредовых испытаний (Лыу Нгюк Чинь, 1984; Lin et al., 1986; Cooper et al., 1993; Cooper, De Lacy, 1994; Yau, Ortiz-Ferrara, 1994; van Eeuwijk, 1995; Yau, 1995; Кильчевский, Хотылева, 1997; Зыкин и др., 2000; Идрис, 2003 и др.) показали, что универсального параметра, способного адекватно оценить биологическую сущность понятий «экологическая пластичность», «гемостатичность», «стабильность» и т. д., не существует, потому что ответ генотипа на факторы окружающей среды всегда является многомерным, в то время как статические оценки есть попытка преобразовать эту многомерную систему в структуру унивалентную (Lin et al., 1986). Тем не менее, достаточно продуктивным, на наш взгляд, является использование для оценки фенотипического проявления генов широкой адаптации комплекса параметров (Martynov, 1990; Basford, Cooper, 1998).

В качестве возможных критериев оценки гомеоадаптивности мы изучили:

b_i – пластичность (коэффициент регрессии сорта на индекс среды) по Eberhart, Russel (1966),

экорегрессия (варианса отклонений от линии регрессии) по Eberhart, Russel,

a_i – коэффициент мультипликативности (Драгавцев и др., 1984),

Hom – коэффициент гемостатичности (Хангильдин и др., 1979),

St_2 – коэффициент стабильности (Соболев, 1980),

W – экваленса (Wricke, 1965),

P_i – мера превосходства сорта (Lin, Binns, 1988),

ОАС – общая адаптивная способность (Кильчевский, Хотылева, 1997),

S_2CAC – варианта специфической адаптивной способности (Кильчевский, Хотылева, 1997),

Sg_i относительная стабильность генотипа (Кильчевский, Хотылева, 1997),

СЦГ – селекционная ценность генотипа (Кильчевский, Хотылева, 1997),

КМ – коэффициент стабильности Мартынова (Мартынов, 1993),

α_i – параметр линейного отклика генотипа на среду (Tai, 1971),

λ_i – параметр отклонения от линейного отклика генотипа на среду (Tai, 1971).

По классификации С. S. Lin, М. R. Binns (1988) большинство изучаемых параметров может быть отнесена к оценкам средовых вариантов генотипа (тип 1), которые в значительной степени наследуются (Lin, Binns, 1988) и выражают биологическую сущность понятия “гемеоадаптивность”. Не удивительно, что все они составляют единую корреляционную плеяду (b_i , a_i , СЦГ, S_2CAC , Sg_i). Два параметра (Hom , St_2) связаны с мерой превосходства сорта (P_i), относимой С. S. Lin, М. R. Binns (1988) к параметрам типа 4. Отдельный кластер, коррелирующий с двумя выше описанными, составляют ОАС и КМ, скорее всего также могущие быть отнесёнными к типу 4. Параметры, относимые по классификации С. S. Lin, М. R. Binns (1988) к типу 2 (экваленса по Wricke) и типу 3 (экорегрессия по Eberhart, Russel и λ_i Tai), не наследуемые и бесполезные при скрининге на гемеоадаптивность, не коррелируют с другими параметрами и образуют отдельные

корреляционную плеяды. Таким образом, по нашему мнению, из всех изучаемых параметров при скрининге на гомеоадаптивность целесообразно использовать комплекс оценок адаптивной способности по Кильчевскому, Хотылевой (ОАС и S2CАС или Sgi).

Практическим результатом работы временного творческого коллектива «Экада» стало создание серии сортов яровой мягкой пшеницы. Сорта яровой мягкой пшеницы Экада 6 (Крестьянка/Самсар), Экада 70 (Волжанка/Нја 21677//Тулайковская юбилейная), Экада 66 (Волжанка/Нја 21677//Тулайковская юбилейная) и Экада 109 (Отечественная / Лютесценс 62//Саратовская 29/3/Безостая 1/Саратовская 29 /4/Кутулукская /5/ Л-503/6/ Харьковская 12) включены в госреестр селекционных достижений РФ, Экада 113 (Скала БР-2098/Юлия) проходит государственное испытание. Характеристика этих сортов представлена в таблице 2.

Все сорта, реализованные после пионера программы Экады 6, отличаются полевой устойчивостью к листовым болезням, Экада 70, Экада 66, Экада 70 устойчивы к пыльной и твёрдой головне, а Экада 113 обладает устойчивостью к стеблевой и жёлтой ржавчине.

Таблица 2. Характеристика сортов яровой мягкой пшеницы, созданных по программе «Экада»

Сорт	Год включения в Госреестр	Регионы допуска	Средняя урожайность зерна, т/га*	Реализованная рожайность, т/га	Поражение**	
					Puccinia recondita	Blumeria graminis
Экада 6	2005	7	2,50	5,78	4/90	4/15
Экада 70	2007	4, 7, 9	2,94	6,56	4/50	3/5
Экада 66	2009	7	2,85	5,72	4/40	3/5
Экада 109	2013	4, 5, 7, 9	2,49	6,43	4/40	2/01
Экада 113	–	–	2,77	6,01	4/20	1-2/01
НСР0,05			0,201			

* – среднее по четырём учреждениям-участникам программы,

** – тип иммунитета/ степень поражения, %, максимальное за годы изучения.

Литература

- Драгавцев В. А., Аверьянова А. Ф. Переопределение генетических формул количественных признаков в разных условиях среды // Генетика. 1983. Т. 19, № 11. С. 1811–1817.
- Драгавцев В. А., Цильке Р. А., Рейтер Б. Г. и др. Генетика признаков продуктивности яровых пшениц в Западной Сибири. Новосибирск, 1984. 230 с.
- Захаров В. Г., Сюков В. В., Кривобочек В. Г. и др. Закономерности формирования фенотипа яровой мягкой пшеницы по количественным признакам // Вестник Саратовского ГАУ. 2012. № 10. С. 41–42.
- Зыкин В. А., Белан И. А., Россеев В. М. и др. Селекция яровой пшеницы на адаптивность: результаты и перспективы // Доклады РАСХН. 2000. № 2. С. 5–7.
- Идрис А. А. С. Оценка методов определения стабильности урожайности и сопутствующих показателей сортов яровой пшеницы в Центральном регионе: Дис. ... канд. с.-х. наук. М., 2003. 127 с.
- Кильчевский А. В., Хотылева Л. В. Экологическая селекция растений. Минск: Тэхналогія, 1997. 372 с.
- Кильчевский А. В. Комплексная оценка среды как фона для отбора в селекционном процессе // Докл. АН БССР. 1986. Т. 30. Вып. 9. С. 846–849.
- Кочерина Н. В., Драгавцев В. А. Введение в теорию эколого-генетической организации полигенных признаков растений и теорию селекционных индексов. СПб., 2008. 87 с.
- Льву Нгок Чинь. Количественные методы оценки пластичности генотипов растений: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Харьков, 1984. 20 с.

- Мартынов С. П., Мусин Н. Н., Кулапина Т. В.* Пакет программ селекционно-ориентированных и биометрико-генетических методов “Agros”. Тверь, 1993.
- Серебровский А. С.* Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 342 с.
- Соболев Н. А.* Методика оценки экологической стабильности сортов и генотипов // Проблемы отбора и оценки селекционного материала. Киев, 1980. С.100–106.
- Сюков В. В.* Генетическая концепция селекции яровой мягкой пшеницы в Средневолжском регионе // Итоги и перспективы исследований в области селекции, семеноводства и ландшафтно-экологического земледелия. Саратов, 1995. С. 33–34.
- Сюков В. В., Кочетков Д. В., Кочерина Н. В.* и др. Выявление QTL, определяющих количественные признаки у яровой пшеницы в условиях Среднего Поволжья // Вестник Саратовского ГАУ, 2012. № 12. С. 91–94.
- Сюков В. В., Мадьякин Е. В., Кочетков Д. В.* Вклад генотип-средовых эффектов в формирование количественных признаков у инбредных и аутбредных растений // Информационный вестник ВОГиС. 2010. Т. 14, № 1. С. 141–147.
- Хангильдин В. В., Шаяхметов И. Ф., Мардамышин А. Г.* Гомеостаз компонентов урожая и предпосылки к созданию модели сорта яровой пшеницы // Генетический анализ количественных признаков растений. Уфа, 1979. С. 5–39.
- Чесноков Ю. В., Почепня Н. В., Бернер А.* и др. Эколого-генетическая организация количественных признаков растений и картирование локусов, определяющих агрономически важные признаки у мягкой пшеницы // Доклады академии наук (Россия). 2008. Т. 418, № 5. С. 693–696.
- Чесноков Ю. В., Почепня Н. В., Козленко Л. В.* и др. Картирование QTL, определяющих проявление агрономических и хозяйственно-ценных признаков у яровой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) в различных экологических регионах России // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2012. Т. 16, № 4/2. С. 970–986.
- Basford K. E., Cooper M.* Genotype x environment interactions and some considerations of their implications for wheat breeding in Australia // Aust. J. Agric. Res. 1998. V. 49. № 1. P. 153–154.
- Börner A., Schumann E., Fürste A.* et al. Mapping of quantitative trait loci determining agronomic important characters in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L) // Theor. Appl. Genet. 2002. V. 105. P. 921–936.
- Brennan P. S., Sheppard V. A.* Retrospective assessment of environments in the determination of an objective strategy for the evaluation of the relative yield of wheat cultivars // Euphytica. 1985. V. 34. № 2. P. 397–408.
- Brown K. D., Sorells M. E., Coffman W. R.* A method for classification and evaluation of testing environments // Crop Sci. 1983. V. 23. № 5. P. 889–893.
- Cooper M., Byth D. E., De Lacy I. H.* A procedure to assess the relative merit of classification strategies for grouping environments to assist selection in plant breeding regional evaluation trials // Field Crops Res. 1993. V. 35. № 1. P. 63–74.
- Cooper M., De Lacy I. H.* Relationships among analytical methods used to study genotypic variation and genotype-by-environment interaction in plant breeding multi-environment experiments // Theor. Appl. Genet. 1994. V. 88. № 3. P. 561–572.
- Eberhart S. A., Russel W. A.* Stability parameters for comparing varieties // Crop Sci. 1966. V. 6. №1. P. 36–40.
- Hamblin J., Fisher H. M., Ridings H. I.* The choice of locality for plant breeding when selecting for high yield and general adaptation // Euphytica. 1980. V. 29. № 1. P. 161–168.
- Jiang Zh., Zhang B., Teng W.* et al Impact of epistasis and QTL × environmental interaction on the oil filling rate of soybean seed at different developmental stages // Euphytica. V. 177. № 3. P. 431–442.
- Lin C. S., Binns M. R.* A superiority measure of cultivar performance for cultivar x location data // Canad. J. Plant Sci. 1988. V. 68. № 1. P. 193–198.
- Lin C. S., Binns M. R., Lefkovitch L. P.* Stability analysis: where do we stand? // Crop Sci. 1986. V. 26. № 5. P. 894–900.
- Marais G. F.* Yield assessment of advanced wheat breeding lines in the Winter Rainfall Region of South Africa. II Choosing representative trial sites // S.Africa Plant and Soil. 1985. V. 2. № 3. P. 135–140.
- Martynov S. P.* A Method for the Estimation of Crop Varieties Stability // Biom. J. 1990. H. 7. S. 887–893.

- Paterson A. H., Damon S., Hewitt J. D. et al.* Mendelian factors underlying quantitative traits in tomato: Comparison across species, generations, and environments // *Genetics*. 1991. V. 127. P. 181–197.
- Rajaram S., Skovmand B., Curtus B. C.* Philosophy and methodology of an international wheat breeding program // *Gene manipulation in plant breeding*. NY, London, 1984. P. 33–60.
- Stuber C. W., Lincoln S. E., Wolff D. W. et al.* Identification of genetic factors contributing to heterosis in a hybrid from two elite maize inbred lines using molecular markers // *Genetics*. 1992. V. 132. P. 823–839.
- Tai G. C. C.* Genotyp stability analysis and its application to potato regional traits // *Crop Sci.*, 1971. V. 11. № 1. P. 184–190.
- Ungerer M. C., Halldorsdottir S. S., Purugganon M. D., Mackay T. F.* Genotype-environmental interactions at quantitative trait loci affecting inflorescence development in *Arabidopsis thaliana* // *Genetics*. 2003. V. 165. P. 353–365.
- Van Eeuwijk F. A.* Linear and bilinear models for the analysis of multi-environment trials: I. An inventory of models // *Euphytica*. 1995. V. 84. № 1. P. 1–7.
- Wricke G.* Die Erfassung der Wechselwirkung zwischen Genotyp und Umwelt bei quantitativen Eigenschaften // *Z.Pflanzenzüchtung*. 1965. B. 53. H.1. S. 3–4.
- Yau S. K.* Regression and AMMI analysis of genotype x environment interactions: an empirical comparison // *Agronomy J.* 1995. V. 87. № 1. P. 121–126.
- Yau S. K., Ortiz-Ferrara G.* Regression and cluster analysis of elite wheat lines grown in rain-fed environments // *J. Genet. Breeding*. 1994. V. 48. № 2. P. 183–189.

СОЗДАНИЕ КАЧЕСТВЕННО НОВОГО ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА НА ОСНОВЕ МОБИЛИЗАЦИИ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КОЛЛЕКЦИИ ТАБАКА

С. А. Хомутова

Всероссийский научно-исследовательский институт табака, махорки и табачных изделий
Россельхозакадемии, Краснодар, Россия, e-mail: vniitti1@mail.kuban.ru

Резюме

В результате многолетних исследований на основе комбинационной селекции, различных схем гибридизации и многократных отборов селекционерами института создан широкий спектр сортов табака, отвечающих требованиям ресурсосберегающих технологий. Новые сорта обладают оптимальным вегетационным периодом, быстрым темпом роста растений, интенсивным типом и сближенным периодом созревания листьев, сохраняя при этом высокую урожайность и качество сырья.

Ключевые слова: табак, комбинационная селекция, отборы, гибридизация, ресурсосберегающие технологии.

PRODUCTION OF QUALITATIVELY NEW INITIAL MATERIAL BY MOBILIZATION OF GENETIC RESOURCES OF TOBACCO COLLECTION

S. A. Homutova

All-Russian Research Institute of tobacco, makhorka and tobacco products, Russia, e-mail:
vniitti1@mail.kuban.ru

Summary

After long-term researches institute's breeders by combinative selection, various hybridization schemes and multiple selections have produced wide range of tobacco kinds corresponding to demands of resource-saving technologies. They have optimal vegetation period, quick growth rate, their maturation is of intensive type and characterized by close maturation time of reaps with high productivity and quality.

Key words: tobacco, combinative selection, selections, hybridization, resource-saving technologies.

Введение

Лаборатория селекционно-генетических ресурсов ГНУ ВНИИТТИ проводит работу по созданию перспективного исходного материала и сортов, отвечающих требованиям современного производства.

Селекционные работы направлены на создание новых сортов, способных сохранить высокую продуктивность, качество сырья при минимальных затратах материальных средств и труда при возделывании, уборке, послеуборочной обработке (Бучинский, 1979).

Одной из основных задач селекционеров продолжает оставаться создание сортов, способных давать стабильное качество и количество урожая в условиях лимитирующих факторов окружающей среды Российской Федерации.

Новые сорта должны соответствовать почвенно-климатическим особенностям России. В связи с этим селекционеры акцентируют свое внимание на создании сортов табака с оптимальным вегетационным периодом, устойчивых к болезням, ориентированных на экологически чистые технологии (Дорофеев, 1983). Такой, более

сложный комплекс требований, предъявляемых к современным сортам, обуславливает необходимость поиска научнообоснованных, эффективных подходов при создании исходного материала и сортов, сочетающих в одном генотипе продуктивность, качество, устойчивость к болезням и к неблагоприятным климатическим условиям России.

Материал и методы исследований

В институте имеется уникальная по значению и единственная в мире коллекция сортов табака, махорки и диких видов рода *Nicotiana*, насчитывающая около 4000 сортообразцов, собранных из 70 стран мира. В состав коллекции входят сорта и дикие виды, различающиеся по содержанию алкалоидов, устойчивости к болезням, размеру и количеству листьев на растении, вегетационному периоду, форме растений и многим другим хозяйственно-полезным признакам и свойствам. Она широко использовалась в нашей стране и за рубежом в качестве исходного материала по различным направлениям селекционно-генетической работы, в методических и теоретических исследованиях (Космодемьянский, 1935).

Проведен скрининг коллекционных сортообразцов сортотипов Трапезонд и Остролист, характеризующихся широким полиморфизмом, и отобраны 25 исходных образцов с полезными признаками и свойствами для включения их в селекционный процесс.

Это скороспелые и среднеспелые высокоурожайные сорта сортотипа Трапезонд: Трапезонды Кубанец, 94, 219, 15, 92, 25, Крымский, 1187, 204, 160, 362, 162, 11, 41, 1867, Златолистный игар.

Сорта сортотипа Остролист: Юбилейный, Кубанский 143, Остролисты 1519, 360, 215, 78, 36, Шептальский.

Сорт сортотипа Американ – среднеспелый сорт Американ 2920.

В качестве стандартов использовали среднеспелые сорта Трапезонд 15 и Остролист 215.

Закладку опытов проводили в парниках и на опытно-селекционном поле ГНУ ВНИИТТИ (г. Краснодар).

Исследования проведены в соответствии с «Методикой селекционной работы по табаку и махорке» (1974) и «Методикой полевого опыта» (Доспехов, 1985).

В полевой период отмечали время посадки в поле, начало созревания листьев первого яруса, измеряли листья среднего яруса, подсчитывали количество листьев на растении, определяли урожай с одного растения.

В коллекционном питомнике была проведена гибридизация сортов, отобранных по хозяйственно-ценным признакам. Полученные гибридные комбинации в последующие годы были использованы в селекционной работе в направлении выведения сортов, сочетающих короткий вегетационный период, высокую продуктивность, устойчивость к основным болезням.

Результаты

Гибриды табака F₁, полученные от скрещивания сортов с коротким вегетационным периодом (Трапезонды Кубанец, 92, 219, Крымский, 362, 41, 1867, Остролисты 215, 1519) с высокоурожайными сортами среднеспелого типа развития (Трапезонды – 15, 1187, 162, 204, 25, Остролисты – 360, Юбилейный, Кубанский 143, Шептальский), были использованы для дальнейшей селекционной работы в направлении выведения сортов, сочетающих в генотипе оптимальный вегетационный период с другими хозяйственно-ценными признаками.

Изучение гибридных комбинаций и отборы проводили по комплексу хозяйственно-ценных свойств (количество листьев на растении, длина и ширина листа среднего яруса,

высота растений). Определяли длину периода от посадки до созревания листьев первой ломки. Размах варьирования морфологических и биологических признаков у гибридов табака F1 представлен в таблице 1.

Наибольший размах варьирования отмечен по признаку длина листа (V=8,91% у сортотипа Трапезонд, у сортотипа Остролист 12,32%), а также по признаку ширина листа (V=7,30% у сортотипа Трапезонд, 11,30% у сортотипа Остролист).

Таблица 1. Размах варьирования морфологических признаков у гибридов табака F1 (Краснодар, 2011 г.)

Признак	Сортотип Трапезонд	V, %	Сортотип Остролист	V, %
Высота растений, см	148,9–155,7	9,0	155,0–163,23	7,54
Количество листьев, шт.	27,3–35,0	7,75	29,8–30,3	6,23
Длина листа, см	33,4–42,3	8,91	34,5–46,8	12,32
Ширина листа, см	18,0–25,3	7,30	16,5–27,3	11,30

В результате изучения гибридных комбинаций в гибридном питомнике младших поколений F1-F5 выделились наиболее перспективные гибриды и линии, отличающиеся скоро- и среднеспелым типом развития, многолистностью, крупнолистностью (табл. 2).

В гибридном питомнике F5 продолжено изучение и отбор перспективных линий по вегетационному периоду и элементам, слагающим, в конечном счете, урожайность (количество и размеры листьев). По этим показателям выделились следующие линии, превышающие стандарты Трапезонд 15 и Остролист 215: Трапезонд 204 × Трапезонд 219, Трапезонд 162 × Трапезонд 219, Юбилейный × Кубанский 143, Остролист 60 × Шептальский (табл. 2).

Линия 716/3 (Трапезонд 204 × Трапезонд 219) – среднеспелая линия, многолистная, превосходит стандарт по количеству листьев, обладает интенсивным созреванием листьев.

Линия 717/2 (Трапезонд 204 × Трапезонд 92) – среднеспелая линия (количество дней от посадки до созревания 1-й ломки 58), крупнолистная (длина листа 40 см).

Линия 721/1 (Трапезонд 15 × Трапезонд 1187) – скороспелая желтолистная линия (количество дней от посадки до созревания листьев 1-й ломки 55), крупнолистная, отличается сближенным созреванием листьев.

Линия 723/2 (Трапезонд 15 × Трапезонд 92) – скороспелая линия, отличается интенсивным типом созревания листьев.

Линия 124/1 (Трапезонд 1187 × Трапезонд 362) – скороспелая желтолистная линия, крупнолистная, превосходит стандарт по размерам листа.

Линия 312/5 (Трапезонд 92 × Трапезонд 1187) – скороспелая желтолистная линия, превышает стандарт по количеству листьев и размерам листа.

Линия 530/3 (Трапезонд 162 × Трапезонд 219) – среднеспелая линия, многолистная, обладает интенсивным типом созревания листьев.

Линия 443/2 (Трапезонд 162 × Трапезонд 92) – среднеспелая линия (количество дней от посадки до созревания 1-й ломки 58), крупнолистная.

Линия 601/1 (Трапезонд 204 × Трапезонд 1187) – скороспелая линия (количество дней от посадки до созревания листьев 1-й ломки 55), крупнолистная.

Линия 713/2 (Трапезонд 204 × Трапезонд 92) – скороспелая линия, отличается интенсивным типом созревания листьев.

Линия 724/4 (Юбилейный × Кубанский 143) – среднеспелая желтолистная линия, многолистная, крупнолистная, обладает сближенным созреванием листьев.

Линия 726/2 (Остролист 1519 × Кубанский 143) – скороспелая зеленолистная линия (количество дней от посадки до созревания листьев 1-й ломки – 52), многолистная, превосходит стандарт по количеству листьев на растении.

Линия 727/3 (Остролист 1519 × Юбилейный) – среднеспелая желтолистная линия (период от посадки до созревания листьев 1-й ломки – 65 дней). Линия отличается интенсивным созреванием листьев.

Таблица 2. Характеристика лучших линий гибридов табака F5 (Краснодар, 2011 г.)

Линия	Дни от посадки до 1-й ломки	Количество листьев		Размеры листа			
		шт.	V, %	длина, см	V, %	ширина, см	V, %
716/3 Трапезонд 204 × Трапезонд 219	60	38	1,1	39	2,6	21	1,7
717/2 Трапезонд 204 × Трапезонд 92	58	30	3,1	40	4,5	20	4,7
721/1 Трапезонд 15 × Трапезонд 1187	55	28	2,4	39	2,9	23	9,3
723/2 Трапезонд 15 × Трапезонд 92	55	36	1,5	38	6,4	19	1,5
124/1 Трапезонд 1187 × Трапезонд 362	55	31	5,0	39	7,5	24	8,5
312/5 Трапезонд 92 × Трапезонд 1187	54	32	7,8	36	8,5	22	8,2
530/3 Трапезонд 162 × Трапезонд 219	60	36	1,1	32	2,6	20	1,7
443/2 Трапезонд 162 × Трапезонд 92	58	26	3,1	40	4,5	19	4,7
601/1 Трапезонд 204 × Трапезонд 1187	55	26	2,4	39	2,9	23	9,3
713/2 Трапезонд 204 × Трапезонд 92	55	30	1,5	36	6,4	20	1,5
Трапезонд 15(ст.)	60	1,1	23	20	2,1	17	1,3
724/4 Юбилейный × Кубанский 143	58	38	10,5	34	3,1	19	3,2
726/2 Остролист 1519 × Кубанский 143	52	32	5,0	26	1,3	16	2,6
727/3 Остролист 1519 × Юбилейный	65	34	0,7	40	4,1	22	3,5
621/1 Остролист 360 × Кубанский 143	60	42	10,5	30	3,1	20	3,2
626/4 Остролист 215 × Шептальский	65	38	5,0	38	1,3	24	2,6
627/3 Остролист 360 × Шептальский	65	40	0,7	32	4,1	19	3,5
Остролист 215 (ст.)	65	25	0,7	22	1,1	17	1,5

Линия 621/1 (Остролист 360 × Кубанский 143) – среднеспелая зеленолистная линия (период от посадки до созревания листьев 1-й ломки – 65 дней), многолистная, превосходит стандарт по количеству листьев.

Линия 626/4 (Остролист 215 × Шептальский) – среднеспелая желтолистная линия, крупнолистная (длина листа среднего яруса 38 см, ширина – 24 см).

Линия 627/3 (Остролист 360 × Шептальский) – среднеспелая желтолистная линия, многолистная.

В дальнейшем работа с этим материалом будет продолжена в высших звеньях селекционного процесса.

В селекционном питомнике изучали константные линии F6-F8 по комплексу хозяйственно-ценных признаков и свойств.

Характеристика наиболее перспективных линий представлена в таблице 3.

Таблица 3. Характеристика лучших линий гибридов табака F6-F8 (Краснодар, 2011 г.)

Линии	Дни от посадки до 1 ломки	Количество листьев, шт.	Размер листа, см		Урожай листьев с 1 растения, г	Выход сырья 1-го товарного сорта, %
			длина	ширина		
747/2 F7[F2 (Трапезонд 41 × Златолистный игар) × Трапезонд 11]	56	34	20	19	23,4	85,5
748/1 F6[F2(Трапезонд 41 × Трапезонд 1867) × Трапезонд 162]	59	29	22	18	19,7	85,0
750/3 F8[F2(Трапезонд 1187 × Трапезонд Кубанец) × Трапезонд 11]	55	25	25	19	21,3	90,0
Трапезонд 15 (ст.)	60	23	20	17	18,3	85,0
751/2 F7[F2(Остролист 78 × Остролист 36) × Американ 2920]	60	22	30	25	30,5	95,0
753/4 F8[F2(Остролист 215 × Юбилейный) × Остролист 1519]	60	21	31	24	29,8	90,0
Остролист 215 (ст.)	65	25	22	17	27,3	85,5

Линия 747/2 – скороспелая желтолистная линия (период от посадки до созревания листьев 1-й ломки – 56 дней), отличается многолистностью, превосходит стандарт по урожаю листьев с 1 растения.

Линия 748/1 – среднеспелая зеленолистная линия. Отличается сближенным созреванием листьев на растении.

Линия 750/3 – скороспелая желтолистная линия (период от посадки до созревания листьев 1-й ломки – 55 дней). Крупнолистная, превосходит стандарт по размерам листа. Отличается интенсивным типом созревания листьев.

Линия 751/2 – среднеспелая (период от посадки до созревания листьев 1-й ломки – 60 дней), отличается сближенным созреванием листьев, превосходит стандарт по размерам листа, урожаю с одного растения и качеству сырья.

Линия 753/4 – среднеспелая, крупнолистная линия, превосходит стандарт по размерам листа, урожаю с одного растения и качеству сырья.

В дальнейшем выделенные перспективные линии гибридов табака F6-F8 будут изучаться в высших звеньях селекционного процесса.

В предварительном сортоиспытании проходили оценку перспективные сорта Трапезонд 59 – среднеспелый сорт, превышающий стандарт по количеству листьев, их размерам и урожайности, и Трапезонд 1187 – среднеспелый, многолистный сорт. Урожайность этих сортов превышала урожайность стандарта Трапезонд 15 на 4,4 ц/га и 6,6 ц/га, соответственно (табл. 4).

Таблица 4. Характеристика перспективных сортов табака по данным предварительного сортоиспытания, Краснодар (2009–2011 гг.)

Сорт	Дни от посадки до 1 ломки	Кол-во листьев, шт.	Размеры листа, см		Урожайность, ц/га
			длина	ширина	
Трапезонд 15(ст.)	60	25	24,0	19,3	25,8
Трапезонд 59	58	30	32,2	20,0	30,2
Трапезонд 1187	60	32	34,5	21,5	32,4

В Государственном сортоиспытании продолжают проходить оценку два перспективных сорта табака Трапезонд 25 и Шептальский. Сорта среднеспелого типа развития. Трапезонд 25 – зеленолистный, крупнолистный сорт (длина листа среднего яруса около 44 см, ширина около 28 см), урожайность 28–30 ц/га, выход сырья 1-го товарного сорта 90%, устойчив к пероноспорозу, вирусу табачной мозаики, черной корневой гнили. Шептальский-зеленолистный сорт сорто типа Остролист, крупнолистный (длина листа 45 см, ширина 28 см), урожайность 30–35 ц/га.

Обсуждение

В современных условиях при высокой стоимости энергоресурсов актуальным становится получение сортов, сочетающих высокий урожай сырья с ранними и средними сроками развития табачных растений, позволяющими получать готовое сырье не прибегая к искусственной досушке.

Кроме того, небольшие по площади и материально слабообеспеченные крестьянские и фермерские хозяйства нуждаются в сортах, неприхотливых к условиям выращивания, не требующих значительных материальных затрат для получения стабильно высоких урожаев, позволяющих сократить долю ручного труда при их возделывании (сокращение числа ломок без потери урожая). Поэтому к создаваемым сортам предъявляются определенные требования: это скороспелость, высокий темп роста, сближенный период созревания листьев, высокие вкусовые качества и другие хозяйственно-ценные признаки.

Кроме того, сорта должны соответствовать природным особенностям Российской Федерации. Эта проблема чрезвычайно сложна, учитывая специфические почвенно-климатические условия РФ. Поэтому одним из важнейших признаков, определяющих возможность возделывания сорта в конкретных почвенно-климатических условиях, является вегетационный период. С длиной вегетационного периода связана продуктивность, качество сырья, устойчивость к болезням и вредителям. Скороспелость позволяет сорту набрать вегетативную массу за более короткий срок и «уйти» от болезней и вредителей.

Проведенные многолетние исследования позволили получить обширный селекционный материал, отвечающий требованиям современного табачного производства, а также удовлетворяющий потребностям малого бизнеса.

Выводы

1. Мониторинг коллекционных сортообразцов, характеризующихся широким полиморфизмом, позволил выделить сорта-доноры для использования в селекции на оптимальный вегетационный период, продуктивность, качество сырья, устойчивость к болезням.

2. Созданы гибридные комбинации, сочетающие в одном генотипе оптимальный вегетационный период, высокую продуктивность (25–30 ц/га), высокое качество сырья (выход сырья 1-го товарного сорта не менее 85%), устойчивость к основным болезням (пероноспороз, вирус табачной мозаики, черная корневая гниль).

3. В предварительном сортоиспытании проходят оценку два новых перспективных среднеспелых сорта: Трапезонд 59 (урожайность 30,2 ц/га, выход сырья 1-го товарного сорта – 95%, устойчив к черной корневой гнили, пероноспорозу, вирусу табачной мозаики) и Трапезонд 1187 (урожайность 32,4 ц/га, выход первого товарного сорта – 85%, устойчив к черной корневой гнили, вирусу табачной мозаики, пероноспорозу).

4. В системе Государственного сортоиспытания проходят оценку два новых перспективных сорта среднеспелого типа развития: Трапезонд 25 (урожайность 28–30 ц/га, выход сырья 1-го товарного сорта – 90%, устойчив к черной корневой гнили, вирусу табачной мозаики, пероноспорозу), Шептальский (урожайность 30–35 ц/га, выход сырья 1-го товарного сорта – 90%, устойчив к черной корневой гнили, вирусу табачной мозаики, пероноспорозу).

Литература

- Бучинский А. Ф., Асмаев П. Г.* и др. Табаководство. 3-е изд. М.: Колос, 1979. 320 с.
- Дорофеев В. Ф.* Селекция скороспелых сортов: проблемы и исходный материал // Сельскохозяйственная биология. 1983. № 10. С 12–23.
- Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. 350 с.
- Космодемьянский В. Н.* Работы по селекции и семеноводству табака // Институт за 20 лет: Сб. ВИТИМ. Краснодар, 1935. С. 50–56.

СОДЕРЖАНИЕ

Н. И. Вавилов: «Жизнь коротка – надо спешить»

Левитин М. М. Проблемы фитопатологии в научной деятельности Н. И. Вавилова ...	3
Трускинов Э. В. Вопросы интродукционной политики Н.И. Вавилова в связи с политизированной критикой его противников	13

Теория происхождения и эволюция культурных растений: история проблемы и современные направления исследований

Иваницкий К. И., Бучинский А. Ф., Сарычев Ю. Ф. Особенности формообразовательного процесса культуры табака	19
Листер Д. Л., Хант Х. В., Джонс М. К. Филогеографический анализ введения в сельское хозяйство зерновых культур с использованием образцов коллекций, гербарных образцов и археологического растительного материала.....	32
Фадина О. А. Эволюция гена вернализации <i>FRIGIDA</i> у <i>Brassica</i>	45

Прикладная ботаника от Н. И. Вавилова до наших дней

Бурляева М. О., Малышев Л. Л. Применение факторного и дискриминантного анализа для оценки исходного материала сои по урожайности зеленой массы и дифференциации сортов по направлениям использования	55
Синюшин А. А. Вавиловия, горох и другие представители трибы Fabaeae (Fabaceae): родство и сходство	68

Селекция – наука, искусство или технология?

Абугалиева А. И., Сариев Б. С., Жундибаев К. К., Савин Т. В., Нурпеисов М. Характеристика селекционного и коллекционного материала овса по содержанию и качеству жира	76
Добротворская Т. В., Мартынов С. П. Сравнительный генеалогический анализ сортов яровой пшеницы Поволжья и Северной Америки, различающихся по устойчивости к предуборочному прорастанию	83
Киру С. Д., Костина Л. И., Рогозина Е. В., Ясько А. А., Чалая Н. А., Жигadlo Т. Э. Итоги изучения генофонда картофеля и перспективы его использования в селекции.....	91
Новикова Л. Ю., Дюбин В. Н., Лоскутов И. Г., Зуев Е. В., Ковалева О. Н., Пороховинова Е. А., Сеферова И. В., Булынец С. В., Артемьева А. М., Киру С. Д., Рогозина Е. В., Наумова Л. Г. Анализ динамики хозяйственно-ценных признаков сортов сельскохозяйственных культур в условиях изменения климата	102
Сюков В. В., Захаров В. Г., Кривобочек В. Г., Никонов В. И., Василова Н. З., Ганеев В. А., Кочетков Д. В. Метод экологического вектора в селекции яровой мягкой пшеницы	120
Хомутова С. А. Создание качественно нового исходного материала на основе мобилизации генетических ресурсов коллекции табака	127

CONTENT

N. I. Vavilov: «One ought to hurry as the life is short»

Levitin M. M. Phytopathology problems in Vavilov's research activities	3
Truskinov E. V. Questions of N. I. Vavilov introduction policy in relation with politic criticism of his opponents	13

Theory of crop origin and evolution: history of the problem and modern research trends

Ivanitskii K. I., Buchinskii A. F., Sarychev Y. F. Peculiarities of tobacco morphogenesis	19
Lister D. L., Hunt H. V., Jones M. K. Crop phylogeographic studies of the spread of agriculture utilizing germplasm, herbarium specimens and archaeological plant material....	32
Fadina O. A. Evolution of the vernalization gene <i>FRIGIDA</i> in <i>Brassica</i>	45

Applied botany from Vavilov to the present days

Burlyaeva M. O., Malyshev L. L. Application of factor and discriminant analysis for evaluation of the source material of soybean for green manure yield and differentiation of varieties by direction of utilization	55
Sinjushin A. A. Vavilovia, pea and other representatives of tribe fabeae (fabaceae): relation and similarity	68

Plant breeding: science, art or technology?

Abugalieva A. I., Sariev B. S., Zhundibaev K. K., Savin T. V., Nurpeisov M. Characterisation of breeding lines and oat accessions for fat content and its quality.....	76
Dobrotvorskaya T. V., Martynov S. P. Comparative genealogical analysis of resistance to preharvest sprouting of spring wheat varieties from Volga region and North America ...	83
Kiru S. D., Kostina L. I., Rogozina E. V., Yas'ko A. A., Chalaya N. A., Zhigadlo T. E. Results of studying VIR potato germplasm and the prospects of its use in breeding	91
Novikova L. Yu., Dyubin V. N., Loskutov I. G., Zuev E. V., Kovaleva O. N., Porokhovinova E. A., Seferova I. V., Bulyntsev S. V., Artemieva A. M., Kiru S. D., Rogozina E. V., Naumova L. G. Analysis of economical valuable characters of cereals cultivars under climate change conditions	102
Syukov V. V., Zakharov V. G., Krivobochechek V. G., Nikonov V. I., Vasilova N. Z., Ganeev V. A., Kochetkov D. V. Ecological vector method in breeding of spring bread wheat.....	120
Homutova S. A. Production of qualitatively new initial material by mobilization of genetic resources of tobacco collection	127

Научное издание

**ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ,
ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ**
том 173

В авторской редакции
Технический редактор *В. Г. Лейтан*
Компьютерная верстка *Л. Ю. Шипиловой*
Корректоры *Л. Ю. Лачинова, А. И. Rogozin*

Подписано в печать 30.10. 2013.
Формат бумаги 70×100^{1/16}
Бумага офсетная. Печать офсетная
Печ. л. 8,75. Тираж 300. Зак. 26/13

Сектор редакционно-издательской деятельности ВИР
190000, Санкт-Петербург, Большая Морская ул., 44

ООО «Р-Копи»
Санкт-Петербург, пер. Гривцова, 6Б