РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РАСТЕНИЕВОДСТВА имени Н.И. ВАВИЛОВА

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, том 167

(основаны Р.Э. Регелем в 1908 г)

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2011

BULLETIN OF APPLIED BOTANY, OF GENETICS AND PLANT BREEDING, vol. 167

(founded by Robert Regel in 1908)

ST. PETERSBURG
2011

ВИР

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК

ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
РАСТЕНИЕВОДСТВА имени Н.И. ВАВИЛОВА

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ РЕСУРСЫ МАСЛИЧНЫХ И ПРЯДИЛЬНЫХ КУЛЬТУР

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, том 167

Редакционная коллегия

Д-р биол. наук, проф. *Н.И. Дзюбенко* (главный редактор), д-р биол. наук *О.П. Митрофанова* (зам. главного редактора), д-р биол. наук *С.М. Алексанян*, д-р биол. наук *И.Н. Анисимова*, д-р с. х. наук, проф. *В.И. Буренин*, д-р биол. наук *В.А. Гаврилова*, д-р биол. наук, проф. *А.В. Конарев*, д-р биол. наук *С.Д. Киру*, д-р биол. наук *И.Г. Лоскутов*, д-р биол. наук *Е.Е. Радченко*, канд. биол. наук *Т.Н. Смекалова*, д-р биол. наук *О.В. Солодухина*, канд. с. х. наук *Н.П. Лоскутова* (секретарь редколлегии)

Ответственный за выпуск – д-р биол. наук *В.А. Гаврилова*

САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
2011

УДК 633.85:633.5:631.523:631.527

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. 208 с.

Приведены результаты многолетнего и всестороннего изучения генетических ресурсов масличных и прядильных культур. Имеется обзор исторических и новейших сведений об основных направлениях изучения наследования количественных признаков. Обсуждаются методические вопросы по сравнительной оценке данных разных лет и мест выращивания образцов по количественным признакам, а также методы цитологического анализа фертильности пыльцы. Отражена работа по внутривидовой систематике *Linum usitatissimum* L. Представлены новые сведения о генетическом контроле признаков у линий льна и подсолнечника и пополнении генетической коллекции идентифицированными генотипами. Охарактеризованы образцы коллекции по хозяйственно ценным признакам, в том числе признакам устойчивости к новым болезням или новым расам уже известных патогенов, в публикациях, посвященных хлопчатнику, подсолнечнику, льну, конопле и рапсу. Одна из статей посвящена результатам изучения коллекции мака. В кратких сообщениях описаны образцы коллекции подсолнечника и клещевины, которые могут использоваться как декоративные.

Для ресурсоведов, генетиков, селекционеров и специалистов, работающих в области мобилизации, сохранения, изучения и использования генетических ресурсов растений.

Рецензенты:
д-ра биол. наук М.А. Вишнякова, Б.В. Ригин (ВИР)

RUSSIAN ACADEMY OF AGRICULTURAL SCIENCES STATE SCIENTIFIC CENTRE N.I.VAVILOV ALL-RUSSIAN RESEARCH INSTITUTE OF PLANT INDUSTRY

BULLETIN OF APPLIED BOTANY, OF GENETICS AND PLANT BREEDING, vol. 167

Editor-in-charge Dr. Biol.Sc.V.A. Gavrilova

The book presents the results of comprehensive research into oil and fibre crops genetic resources carried out for many years. A review is made of both historical and most recent data reflecting major trends in studying inheritance of quantitative characters. Discussion is provided on the methodologies used for comparative assessment of the data collected over different years and sites where crop accessions were studied for their quantitative characteristics as well as cytological methods of pollen fertility analysis. The efforts to give more accurate definitions in the intraspecific taxonomy of *Linum usitatissimum* L. are also presented. New information is provided concerning genetic control of characters in flax and sunflower lines and replenishment of the genetic collection with identified genotypes. In the articles dedicated to cotton, sunflower, flax, hemp and rapeseed, the accessions are characterized according to their economic properties, including resistance to new diseases and new races of the known pathogens. One of the articles features the results of researching the collection of poppy. Brief communications describe the accessions of sunflower and castor oil plant collections that may be used as ornamental plants.

The publication is addressed to PGR experts, geneticists, breeders and the scientific community involved in PGR collecting, conservation, study and utilization.

Reviewers:
Drs. Biol. Sc. M.A. Vishnyakova, B.V. Rigin (VIR)

ISSN 0202–3628

© Всероссийский НИИ растениеводства имени Н.И. Вавилова (ВИР), 2011

УТОЧНЕНИЕ ВОПРОСОВ ВНУТРИВИДОВОЙ КЛАССИФИКАЦИИ КУЛЬТУРНОГО ЛЬНА (*LINUM USITATISSIMUM* L.)

С. Н. Кутузова
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru

РЕЗЮМЕ

Приведены результаты полного циклического скрещивания между 10 формами льна, представляющими все возможные таксономические единицы вида *Linum usitatissimum* L., изучения скрещиваемости между ними и плодовитости гибридов F_1. На основании морфологических особенностей форм и их скрещиваемости с *L. angustifolium* Huds. предложена новая классификация культурного льна, в соответствии с которой долгунцы, межеумки, кудряши, карликовые льны из Эфиопии и колхидский лен являются разновидностями в рамках подвида *usitatissimum* L. Крупносемянные льны Средиземноморья и *L. bienne* Mill. сохраняют ранг подвидов по классификации Н. М. Черноморской (1987). *L. crepitans* Dum. и *L. angustifolium* Huds. являются самостоятельными видами рода *Linum* L. Дикорастущий вид *L. angustifolium* является вероятным предком культурного льна.

Ключевые слова: подвиды, разновидности льна, гибридизация, скрещиваемость, продуктивные коробочки, число гибридных семян.

RECONSIDERATION OF SOME INTRASPECIFIC TAXONOMY ASPECTS FOR CULTIVATED FLAX (*Linum usitatissimum* L.)

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

SUMMARY

Presented here are the results of full cyclic crossing between 10 flax forms representing all possible taxonomic units of the species *Linum usitatissimum* L., analysis of their crossability and fertility of F_1 hybrids. Researching morphological features of the forms and their crossability with *L. angustifolium* Huds. made it possible to suggest a new classification of cultivated flax where fibre forms, crosses, oil forms, dwarfs from Ethiopia and Colchidian prostrate forms are varieties within subsp. *usitatissimum* L .Large-seed Mediterranean flaxes and *L. bienne* Mill. retain the rank of subspecies according to the classification by N. M. Chernomorskaya (1987). *L. crepitans* Dum. and *L. angustifolium* Huds. are independent species of the genus *Linum* L. The wild species *L. angustifolium* is a probable ancestor of cultivated flax.

Key words: subspecies, flax forms, hybridization, crossability, productive capsules, number of hybrid seeds.

ВВЕДЕНИЕ

Культурный лен *Linum usitatissimum* L. исключительно полиморфен благодаря широкому распространению на Земном Шаре - практически от северных границ земледелия до его южных пределов. С доисторических времен (за 4–5 тыс. лет до н.э.) широко возделывался в Юго-Западной Азии на семена, в Колхиде на волокно и в Средиземноморье на семена и волокно (за 2–3 тыс. лет до н.э.) (Эллади, 1928). Позднее распространился в более северные районы Азии и по всей Европе. На Американский континент, в Австралию и Японию завезен переселенцами. В настоящее время культурный лен широко возделывается на всех континентах.

Дифференциация внутри вида протекала под воздействием различных географических и почвенно-климатических условий, в результате чего возникло большое разнообразие разновидностей и форм культурного льна (Вавилов, 1926; Сизов, 1955). В условиях сухого и жаркого климата сформировались кудряши – растения с короткими стеблями, большим числом боковых побегов и многочисленными коробочками, они используются для производства семян. Под влиянием умеренного климата и продолжительного светового дня северных широт возникли льны-долгунцы с высоким неветвящимся стеблем и компактным соцветием, они содержат большое количество ценнейшего волокна, ради которого и возделываются. Наиболее благоприятный район Земного Шара для формирования долгунцов – северо-западная зона России (Сизов, 1955). Здесь, по мнению Геродота (цит. по Тоблер, 1931) прядильный лен возделывался еще за 6 тыс. лет до н.э. Именно здесь в результате естественного отбора и непрерывной народной селекции были выведены лучшие долгунцы, ставшие родоначальниками всех долгунцов Европы и Америки. К этому же выводу, основанному на археологических документах, пришел Г. Гельбек (Helbaek, 1959). На северо-востоке и юго-западе зоны высота растений уменьшается, урожайность и качество волокна снижаются. В зоне возделывания, находящейся между кудряшами и долгунцами, выращиваются межеумки, имеющие более разветвленное, чем у долгунцов, соцветие, больший урожай семян и меньшее содержание волокна. В более южных районах возделывания по своим морфологическим признакам они приближаются к кудряшам, в более северных – к долгунцам. Межеумки выращивают, как правило, на семена, но возможно и двустороннее использование. В районах Средиземноморья произрастают крупноцветковые крупносемянные льны, относящиеся к межеумкам, а в Абиссинии - мелкоцветковые мелкосемянные карликовые льны – кудряши. В некоторых районах Малой Азии и Колхидской низменности встречаются стелющиеся полуозимые эндемичные формы льна. В странах южной Европы когда-то культивировался растрескивающийся лен. Имеется широкое разнообразие льна по размеру, форме и окраске цветков, размеру и цвету семян, размеру и числу листьев, высоте растений и величине соцветия, по числу боковых побегов, количеству коробочек на растении и многим другим признакам.

В связи с наличием переходных форм между долгунцами и межеумками, межеумками и кудряшами и существованием других разнообразных форм, внутривидовая систематика культурного льна затруднена и различными авторами представляется по-разному. Чаще всего она основана на географическом принципе и морфологических различиях – структура цветка, окраска лепестков, степень раскрытия коробочек и др., которые не всегда имеют диагностическое значение. Каждая новая попытка создать систему вида наряду с исправлением недочетов предыдущих систем часто вносила свои ошибки. В. Кульпа и С. Даннерт (Kulpa, Danert, 1962) привели подробный исторический обзор исследований по классификации льна, начиная с работы H. Bock, опубликованной в 1552г. и заканчивая собственными предложениями. К. Линней (цит. по Kulpa, Danert, 1962) в 1753г. разделил культурный лен на 4 «разновидности» (α, β, γ, ζ), не все из которых удается сопоставить с современными таксонами. Единственный экземпляр в гербарии Линнея, обозначенный как *L. usitatissimum,* относится к межеумку. Далее П. Миллер в 1768г. из *L. usitatissimum* выделил другой культурный вид – *L. humile* Mill, практически идентичный *L. usitatissimum* γ L. По мнению В. Кульпа и С. Данерта, это внесло значительную путаницу в систематику льна. Ф. Алефельд (Alefeld, 1866) описал 11 разновидностей культурного льна, основываясь на окраске лепестков и семян, величине цветков и коробочек, а также высоте растений.

По классификации О. Геер (Heer, 1872) *L. usitatissimum* разбит на следующие группы: однолетний культурный лен (нерастрескивающийся и растрескивающийся), озимый лен (*L. hyemale-romanum* Heer), дикорастущий (*L. ambiguum* Jordan) и узколистный (*L. angustifolium* Huds.).

Г. Л. Говард и А. Раман (Howard, Rahman,1924), описывая индийские культурные льны, выделили 123 родственные группы, которые объединили в 26 разновидностей на основании цвета семян, семядолей, тычиночных нитей и пыльников, степени раскрытия цветков и формы лепестков. Два последних признака особенно важны, т.к. среди индийских

льнов часто встречаются формы с полураскрытыми трубчатыми или совсем закрытыми цветками и узкими лепестками.

Е. Шиллинг (Schilling, 1930, 1942) создал шкалу, в которой описаны все видимые признаки льна и по каждому признаку представлено естественное разнообразие. Эта шкала является ценной при определении принадлежности растений к определенной группе, однако сами группы автором не описаны, поэтому использование шкалы может привести к присвоению различных наименований для одних и тех же форм.

Все описанные группировки культурного льна были сделаны на основе морфологических признаков и являются сугубо искусственными. А. С. Дилман (Dillman 1936) сделал попытку естественной классификации льна. Он выделил 9 групп, которые представляют разнообразие форм из важнейших областей возделывания льна-долгунца и 2 группы, представляющие растрескивающийся лен и дикорастущий лен. Кроме долгунцов он описал следующие группы масличного льна: промежуточный лен, русский, аргентинский, индийский, абиссинский льны и «золотой» лен с белыми узкими лепестками. Позднее (Dillman, 1953) он разработал таблицу признаков этих групп и ключ для определения принадлежности важнейших сортов к группам, однако с их помощью однозначно установить принадлежность сортов не удалось.

Наиболее подробную систему культурного льна, впервые созданную на основе изучения огромного мирового разнообразия этой культуры, предложила Е. В. Эллади (1940). Система учитывает географические, морфологические и генетические аспекты. Все известные формы льна включены ею в один сборный вид *L. usitatissimum* (L.) Vav. *conspecies nova,* который разделен на 2 «вида». Все культивируемые нерастрескивающиеся льны она отнесла к виду *L. indehiscens* (Neilr.) Vav. et Ell. и разделила на 5 подвидов (subspecies), представляющих собой крупные эколого-географические, морфологически хорошо отличимые и генетически обоснованные группы, имеющие определенный ареал: ssp. *indo-abyissinicum* Vav. et Ell. (кудряши), ssp. *eurasiaticum* Vav. et Ell. (долгунцы, межеумки, кудряши), ssp. *mediterraneum* Vav. et Ell. (крупносемянные), ssp. *hindustanicum* Ell. (кудряши), ssp. *transitorium* Ell. (промежуточный). Для выделения подвида использован комплекс географически локализованных признаков – величина цветков, коробочек, семян и проростков, степень раскрытия цветков, характер сбрасывания лепестков, наличие антоциановой окраски плодов и проростков. Внутри подвидов выделены более мелкие таксоны (proles и subproles), всего 119, при этом принимались во внимание мало значимые признаки – цвет и форма лепестков, цвет семян, наличие ресничек и ширина перегородок коробочки, время созревания семян и др. Все растрескивающиеся льны отнесены к виду *L. dehiscens* Vav. et Ell. В него входят настоящий дикарь ssp. *angustifolium* (Huds.) и культивируемый лен ssp. *crepitans* Vav. et Ell., который разделен на 5 разновидностей (subv.) на основе их местообитания. Благодаря богатейшим экспедиционным сборам Н. И. Вавилова, в распоряжении Е. В. Эллади было огромное разнообразие культурного льна, которое позднее было частично утрачено (Синская, 1953). Однако такое множество градаций на основе столь мелких признаков, не имеющих таксономического значения и игнорирование синонимики последующими исследователями льна поддержано не было (Синская, 1954; Сизов, 1955; Хржановский, 1979; Черноморская, 1987). Так И. А. Сизов (1955) считал логически не обоснованным разделение кудряшей на 3 разных подвида и наличие в Евроазиатском подвиде долгунцов, межеумков и кудряшей.

С. В. Юзепчук (1949) разделил культурный лен на 3 самостоятельных вида: *L. bienne* (полуозимые), *L. usitatissimum (*долгунцы *)* и *L. humile* (кудряши), что по мнению И. А. Сизова (1955) неправомерно, т.к. четкой границы между ними провести невозможно, поскольку льны в сильной степени изменяются под влиянием условий выращивания. Истинно озимых форм льна не существует, все культурные льны легко скрещиваются между собой и не имеют качественных различий.

Е. Н. Синская (1954) относит весь культурный лен к одному виду *L . usitatissimum* L. и дифференцирует его на 3 филогенетических ветви (3 независимых очага вхождения в

культуру): индо-афганскую (родоначальницу европейских льнов), индо-абиссинскую и переднеазиатскую. Эти линии эволюционировали от медленно растущих, сильно ветвящихся и длинностадийных форм в сторону быстрорастущих, слабо ветвистых и короткостадийных форм. Во всех трех ветвях имеются аналогичные формы кудряшей и межеумков. Классификация Е. Н. Синской также не была поддержана исследователями (Сизов, 1955; Хржановский, 1979).

И. А. Сизов (1955), изучив около 4 тыс. сортов и форм, также отнес весь культурный лен к одному виду *L. usitatissimum* L. и выделил внутри вида 5 разновидностей: долгунцы, межеумки, кудряши (горные), крупносемянные и полуозимые. Для более четкой дифференциации многообразия форм культурного льна с точки зрения их селекционной ценности лен-долгунец он разделил на 2 группы: I – наиболее высокорослые и наиболее ценные льны типа псковских, II – более низкорослые льны типа местных республики Коми и Смоленской области. В отдельную разновидность он вычленил лен-прыгунец – *L. crepitans*. И. А. Сизов считал выделенные им группы льна разновидностями, так как в процессе исследований с помощью «короткого» дня получал из долгунца ветвистые растения, а из кудряша на «длинном» дне – одностебельные. Высота растений также легко изменялась под влиянием длины дня.

Классификация И. А. Сизова признана наиболее рациональной селекционерами и практиками льноводства, однако она не была официально оформлена в соответствии с Международным кодексом ботанической номенклатуры.

Ф. Плонка (Plonka, 1956) на основании изучения 700 образцов, имеющих различное происхождение, разделил весь лен на 3 группы: средиземноморский, евроазиатский и индо - абиссинский. В каждой группе описано широкое разнообразие форм льна, приуроченных к определенным областям возделывания и включающих культивируемые и дикорастущие, крупносемянные и мелкосемянные, яровые и «озимые», стелющиеся и прямостоячие типы. Такое разделение не внесло ясность в классификацию вида.

В. Кульпа и С. Даннерт (Kulpa, Danert, 1962), создавая свою систему культурного льна, стремились к тому, чтобы каждый новый сорт можно было четко классифицировать, несмотря на гибридное происхождение, предопределяющее возможность широкого разнообразия морфологических признаков в результате смешения разных подвидов. Это заведомо искусственное разделение культурного льна, так как естественные границы между подвидами в результате селекционной деятельности людей стерлись. Все возделываемые льны авторы отнесли к одному виду - *L. usitatissimum* L. и разделили его на 4 подвида: растрескивающийся лен - convar. *crepitans*, долгунец - convar. *elongata*, промежуточный масличный лен - convar. *mediterranium* и масличный лен - convar. *usitatissimum*, в который включены все остальные льны. Деление на разновидности осуществлялось на основании морфологических признаков – степень растрескивания коробочек, высота и разветвленность стебля, цвет и форма лепестков, характер раскрытия цветков, величина и цвет семян, всего выделено 28 разновидностей. По каждому признаку были созданы шкалы разнообразия, а также предложены ключи для определения подвидов и разновидностей.

Более поздние авторы (Черноморская, Стинкевич, 1987), поддерживая в основном классификацию И. А. Сизова (1955), выделенные им разновидности считают подвидами, основываясь на том, что каждая из них занимает вполне определенную часть ареала вида. Таким образом, по последней классификации вид *L. usitatissimum* L. включает 5 подвидов: **subsp. *usitatissimum*** – **долгунец**, **subsp. *humile*** (L.) Czernom. comb. nova – **кудряш, subsp. *latifolium*** (L). Stankev. comb. nova. – **крупносемянный, subsp. *intermedium*** Czernom. subsp. nova. – **межеумок, subsp. *bienne*** (Mill.) Stankev. comb. nova. – **полуозимый** лен. Последний подвид – наиболее примитивный тип культурного льна, стоящий ближе других к дикорастущему *L. angustifolium* (Huds.), но имеющий нерастрескивающиеся коробочки. Растрескивающийся лен *L. crepitans* они считают формой культурного льна. Однако и в этой классификации допущен ряд неточностей. Например, средиземноморский крупносемянный лен они считают «особой группой кудряшей», хотя по типу растения он приближается к

межеумкам: растения чаще одностебельные, высотой 60 – 70 см, соцветие компактное, занимает верхнюю треть стебля (Сизов, 1955).

Таким образом, одни авторы разделяют культурный лен на разновидности, другие те же формы считают подвидами. Существует еще целый ряд разногласий:

1. Дикорастущий лен *L. angustifolium* (Huds.), вероятный предок культурного льна, одни авторы считают самостоятельным видом (Ascherson, Graeber, 1914; Юзепчук, 1949; Синская, 1953; Сизов, 1955; Kulpa, Danert, 1962; Хржановский и др., 1979), а другие причисляют к формам культурного льна в ранге подвида (Heer, 1872; Schilling, 1930; Эллади, 1940; Plonka, 1956; Yermanos, 1969; и др.).
2. *L. bienne* Mill. многими исследователями определен как озимая форма культурного льна (Ascherson, Graeber, 1914; Тоблер, 1931; Юзепчук, 1949), другие считают подвидом культурного льна (Lemesh at all, 2001; Hammer, 1986), однако некоторые авторы относят его к одному виду с *L. angustifolium* (Huds.) (Kulpa, Danert, 1962), а четвертые считают самостоятельным видом (Хржановский и др., 1979).
3. Растрескивающийся лен *L. crepitans* одни исследователи относят к группе культурного льна в ранге подвида или разновидности (Alefeld, 1866; Ascherson, Graeber, 1914; Эллади, 1928; Тоблер, 1931; Сизов, 1955; Kulpa, Danert, 1962), другие считают самостоятельным видом (Хржановский и др., 1979), третьи – формой культурного льна (Синская, 1954; Черноморская, Стинкевич, 1987).
4. Современными исследователями не обсуждается таксономическая принадлежность колхидского льна, который характеризуется мелкими нерастрескивающимися коробочками, очень сильными кустистостью и облиственностью, позднеспелостью, пространностью в начале роста, но сильно отличается от *L. bienne* Mill., имея большее сходство с культурным льном.
5. Карликовые льны Абиссинии, по мнению В. Е. Писарева (1937), являются обособленной группой, а Абиссиния с соседними горными районами Восточной Африки – возможным самостоятельным районом происхождения культурного льна. В связи с этим возникает вопрос, не следует ли карликовые льны этого региона выделить в самостоятельный подвид или разновидность по аналогии с крупносемянными льнами?
6. Целый ряд образцов в коллекции ВИР, полученных из стран южной Европы, носят название Ozimi. Необходимо уточнить, являются они особой формой культурного льна, или это обычные межеумки, которые высевают под зиму в странах с мягким климатом.

Для ответа на поставленные вопросы были использованы статистические и генетические методы исследования – проведено изучение представителей всех спорных таксонов по морфологическим и хозяйственно ценным признакам при выращивании на разных площадях питания (см. статью в этом сборнике, стр. 41 – 57), а также осуществлено полное циклическое скрещивание между ними и изучение гибридов F_1 и F_2.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В качестве исходного материала использовали по одному типичному представителю от каждого изучаемого таксона льна: сорт льна-долгунца К-6 (к-6815), сорт межеумка Воронежский 1308 (к-5579), сорт кудряша Бахмальский 1055 (к-6056), образец крупносемянного льна из Марокко (к-7131), образец карликового льна из Эфиопии (к-2161), югославский сорт масличного льна Ozimi (к-5538), растрескивающийся лен *L. crepitans* из Германии (к-7689), Колхидский 1 (и-099849), однолетний образец *L. bienne* из США (и-303794) и однолетний образец *L. angustifolium* из Германии (и-099849).

Родительские формы изучали при разреженном посеве (междурядье 30 см, 100 семян на погонном м) по следующим признакам: продолжительность вегетационного периода, длина семядолей, лепестков, настоящих листьев и коробочек; число продуктивных стеблей и коробочек, общая высота, степень растрескивания коробочек; и масса 1000 семян, пространность стеблей. Изучение признаков проводили в соответствии с методическими

указаниями (Изучение коллекции льна, 1988). Отмечали время подъема пространных стеблей у Колхидского 1, *L. bienne* и *L. angustifolium.*

Гибридизацию проводили в 2002–2004гг. после предварительной кастрации с изоляцией опыленных бутонов. Родительские формы также кастрировали, после чего опыляли пыльцой того же образца. Созревающие гибридные коробочки растрескивающихся льнов фиксировали с помощью обертывания фольгой. При обмолоте подсчитывали число продуктивных и непродуктивных гибридных коробочек и количество полноценных семян в них.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Использованные в исследовании образцы контрастны по целому ряду признаков: с самыми крупными в мировой коллекции льна и самыми мелкими семядолями, листьями, лепестками, коробочками и семенами; высокие и низкие, одностебельные и ветвистые, раннеспелые и очень поздние, прямостоячие и склонные к пространности, с закрытыми и растрескивающимися коробочками (табл. 1).

Таблица 1. Морфологические и хозяйственно ценные признаки родительских форм
Table 1. Morphological and economically important characters of parental forms

Образец	Подвид (по Черноморской, 1987)	Длина, мм				Вегетационный период, сут.	Коробочки		Масса 1000 семян, г	Пространность, балл	Общая высота, см	Число стеблей
		Семядоли	Листья	Лепестки	Коробочки		Число	Растрескивание, балл				
К-6	долгунец	12	29	11	7	81	28*	0,5	4,9	0	94*	1*
Воронежский	межеумок	12	39*	12	8	83	44*	0	6,0	0	70	2
Бахмальский	кудряш	13	36	13	8	85	40	0	6,8	0	61	3
к - 7131	крупносем.	14*	39*	17*	9*	99*	33	0	11,0*	0	64	2
к -2161	кудряш	12	36*	11	7	76	50*	0	5,4	0	66	3
Ozimi	межеумок	13	34*	13	7	82	38	0	5,2	0	66	2
L.crepitans	прыгунец	14*	32	11	7	69*	27	9,0*	4,8	0	68	1*
L.bienne	полуозим.	6*	23*	9*	5*	76	66*	0,5	2,1*	5*	64	4*
L.angustifolium	дикораст.	5*	16*	10	5*	99*	15*	3,5*	1,7*	9*	38*	5*
Колхидский 1	полуозим.	9	31	10	6	91*	35	0,2	3,4*	3*	69	3

* - различия между образцами достоверны при 0,5%-ной вероятности по t-критерию Стьюдента

Изучение скрещиваемости между образцами

Различия между формами определяли по их способности скрещиваться с другими образцами. В качестве критерия оценки различий принимали разницу % продуктивных коробочек у реципрокных гибридов F_0 между образцами в среднем за 3 года (табл. 2). Поскольку при опылении родительских форм их пыльцой завязываемость коробочек сильно различалась, данные выражены в % к среднему между родителями (табл. 3).

Установлено, что между сортами К-6, Воронежский 1308, Бахмальский 1055, образцами из Эфиопии и Ozimi нет принципиальных различий, кроме повышенной продуктивности гибридов двух последних с образцом из Эфиопии (рис. а, б). Они почти одинаково успешно скрещивались между собой и с Колхидским 1, очень трудно - с *L. bienne и L. angustifolium,* если использовались в качестве отцовской формы, но были более продуктивными с участием в качестве материнской формы.

Таблица 2. Завязываемость продуктивных гибридных коробочек в F_0 (на 20 скрещиваний) в среднем за 3 года, %
Table 2. Setting ability of productive hybrid capsules in F_0 (for 20 crosses), average for 3 years, %

Родители		К-6	Воронежский	Бахмальский	к-7131 из Марокко	к-2161 из Эфиопии	Ozimi	*L.crepitans*	*L.bienne*	*L.angustifo-lium*	Колхидский1
К-6	♀	70,0									
	♂	70,0									
Воронежский	♀	56,0	90,0								
	♂	57,5	90,0								
Бахмальский	♀	75,0	80,0	55,0							
	♂	70,0	55,0	55,0							
к-7131 из Марокко	♀	38,3	62,5	35,0	31,7						
	♂	51,7	70,0	72,5	31,7						
к-2161 из Эфиопии	♀	65,0	82,5	70,0	22,5	35,0					
	♂	55,0	82,5	60,0	47,5	35,0					
Ozimi	♀	90,0	70,0	55,0	42,5	90,7	65,0				
	♂	85,0	90,0	80,0	37,5	90,0	65,0				
L.crepitans	♀	70,0	65,0	50,0	43,3	30,0	30,0	65,0			
	♂	95,0	90,0	65,0	22,5	85,0	80,0	65,0			
L.bienne	♀	15,0	30,0	20,0	21,7	27,5	16,5	30,0	25,0		
	♂	82,5	58,0	77,5	36,7	85,0	65,0	52,5	25,0		
L.angustifolium	♀	13,3	8,3	8,3	21,6	6,7	16,7	23,3	6,7	20,0	
	♂	65,0	65,0	42,5	21,7	65,0	42,5	20,0	20,0	20,0	
Колхидский 1	♀	30,0	35,0	50,0	15,0	50,0	50,0	30,0	28,5	25,0	40,0
	♂	85,0	70,0	90,0	57,5	50,0	60,0	60,0	32,5	23,3	40,0

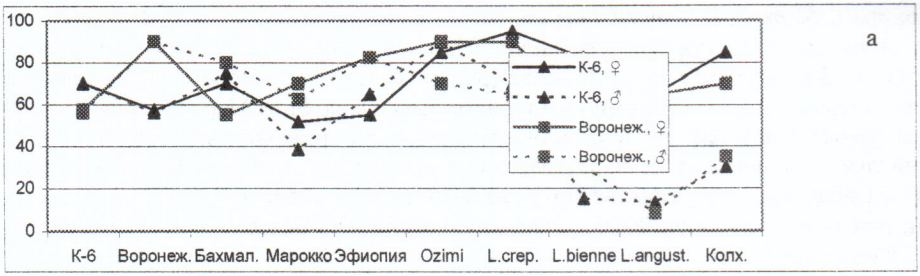
Таблица 3. Число семян в гибридной коробочке F_0 (среднее на 20 скрещиваний)
Table 3. Number of seeds in a hybrid capsule in F_0 (average for 20 crosses)

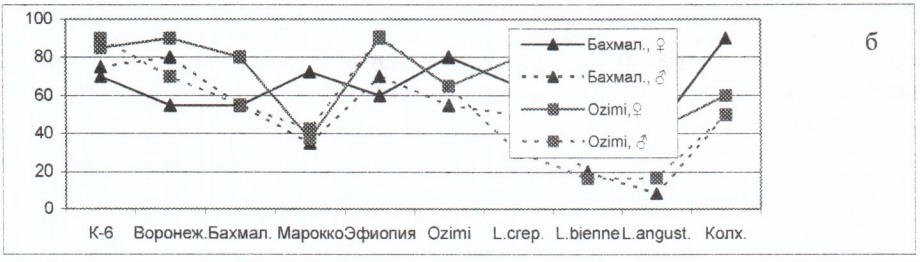
Родители		К-6	Воронежский	Бахмальский	к-7131 из Марокко	к-2161 из Эфиопии	Ozimi	*L.crepitans*	*L.bienne*	*L.angustifolium*	Колхидский1
К-6	♀	3,4									
	♂	3,4									
Воронежский	♀	6,8	5,7								
	♂	4,1	5,7								
Бахмальский	♀	5,1	5,7	4,2							
	♂	3,5	4,1	4,2							
к-7131 из Марокко	♀	1,0	1,1	1,0	2,9						
	♂	2,6	3,3	1,9	2,9						
к-2161 из Эфиопии	♀	2,0	4,3	3,3	2,1	2,5					
	♂	2,8	5,9	3,3	2,6	2,5					
Ozimi	♀	5,3	4,4	2,6	3,5	4,9	3,3				
	♂	4,0	7,3	5,3	0,6	3,8	3,3				
L.crepitans	♀	6,0	2,0	1,6	1,1	2,5	1,0	4,2			
	♂	4,7	6,9	4,3	0,5	5,0	4,6	4,2			
L.bienne	♀	3,3	2,7	1,8	1,3	2,5	1,9	2,0	1,7		
	♂	3,3	5,7	3,0	2,1	3,7	2,9	2,2	1,7		
L.angustifolium	♀	0,7	1,0	1,4	2,3	0,8	0,5	0,9	1,3	1,3	
	♂	4,2	2,2	1,7	2,2	3,9	1,6	1,6	3,0	1,3	
Колхидский 1	♀	2,9	3,4	2,5	0,5	2,3	2,5	1,5	2,6	1,5	1,7
	♂	6,3	2,6	6,6	0,9	2,2	3,0	1,7	1,4	3,1	1,7

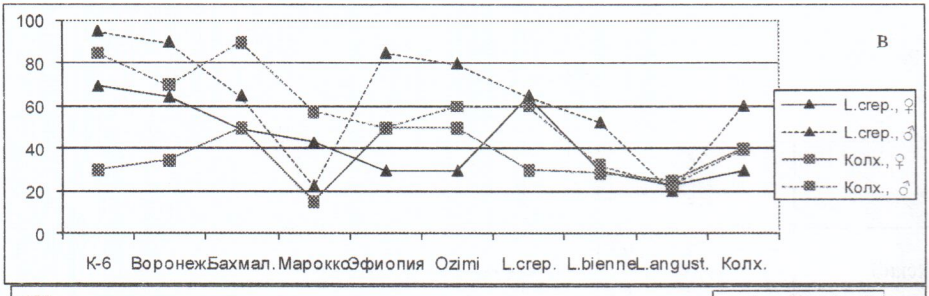
Образец из Эфиопии отличался от другого кудряша – сорта Бахмальский, а Ozimi - от другого межеумка - сорта Воронежский еще меньшей продуктивностью при гибридизации с образцом из Марокко и повышенной скрещиваемостью с *L. bienne* и *L. angustifolium* если использовались в качестве отца (рис. в).

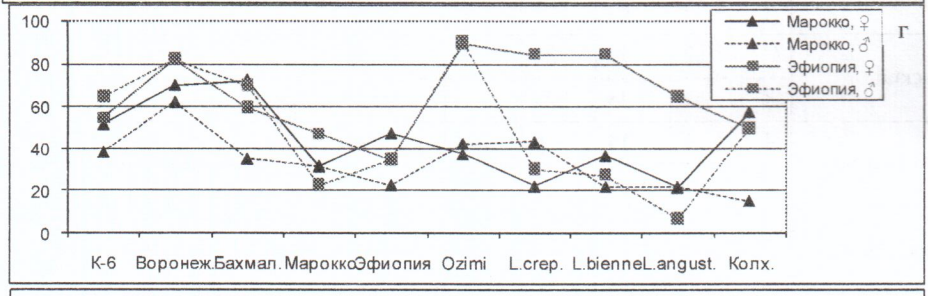
Образец из Марокко существенно отличался от всех других (рис. в) более низкой продуктивностью, в том числе при самоопылении. Несколько лучше завязывались коробочки при его использовании в качестве отцовской формы.

L. crepitans, растрескивающийся лен, в отличие от культивируемых льнов лучше завязывал коробочки, будучи в роли отца, хуже них скрещивался с образцом из Марокко, отличался повышенной продуктивностью гибридов с образцом из Эфиопии (рис. г).









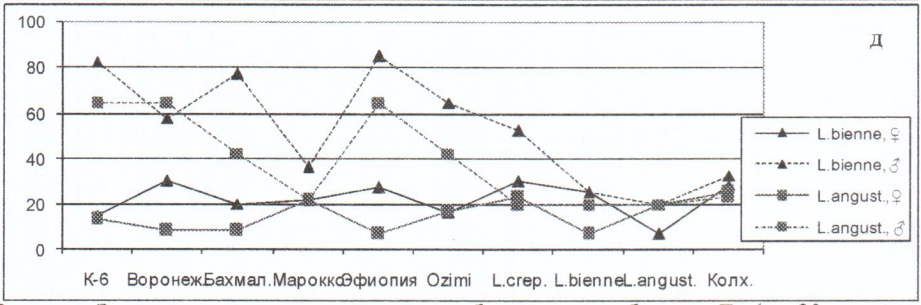


Рисунок. Завязываемость продуктивных гибридных коробочек в F_0 (на 20 скрещиваний) в среднем за 3 года, %

Figure. Setting ability of productive hybrid capsules in F_0 (for 20 crosses), average for 3 years, %

Образцы *L. bienne и L. angustifolium* мало отличались друг от друга и от Колхидского льна (рис. д), однако продуктивность гибридов с *L. angustifolium* всегда была значительно ниже других, а с Колхидским – намного выше (рис. г). В качестве отцовского родителя все они хорошо скрещивались с образцами культурного льна. Образец из Марокко отличался от других культурных льнов тем, что в качестве материнской формы был менее продуктивен. Колхидский лен, в отличие от двух других, был сходен с образцом из Эфиопии и мало отличался от Ozimi. Таким образом, несмотря на значительное сходство между этими тремя образцами, они имеют различия. Колхидский лен значительно более схож с культурными льнами. *L. bienne и L. angustifolium* скрещивались между собой с большим трудом в обоих направлениях.

По числу семян в гибридной коробочке (табл. 3) и по числу гибридных семян на 20 скрещиваний, где были учтены непродуктивные коробочки (табл. 4), практически повторились все закономерности, отмеченные на основании процента продуктивных коробочек у гибридов.

Таблица 4. Число гибридных семян, полученных в результате 20 скрещиваний
Table 4. Number of hybrid seeds from 20 crosses

Родители		К-6	Воронежский	Бахмальский	к-7131 из Марокко	к-2161 из Эфиопии	Ozimi	*L.crepitans*	*L.bienne*	L.angustifolium	Колхидский1
К-6	♀	35									
	♂	35									
Воронежский	♀	76	63								
	♂	37	63								
Бахмальский	♀	62	54	28							
	♂	51	48	28							
к-7131 из Марокко	♀	3	14	9	32						
	♂	31	47	25	32						
к-2161 из Эфиопии	♀	30	54	47	10	74					
	♂	40	72	50	24	74					
Ozimi	♀	54	36	24	33	59	46				
	♂	46	76	59	8	51	46				
L.crepitans	♀	54	13	13	13	50	4	60			
	♂	66	91	54	4	62	49	60			
L.bienne	♀	10	16	5	4	9	6	8	6		
	♂	55	66	46	12	63	38	24	6		
L.angustifolium	♀	4	3	3	4	2	6	8	4	5	
	♂	54	26	14	10	17	34	3	8	5	
Колхидский 1	♀	20	27	14	11	11	13	11	6	10	10
	♂	98	34	64	12	20	38	10	11	10	10

Изучение гибридов первого поколения

При изучении F_1, которое проводилось в 2006г., было обнаружено, что гибридные семена всех комбинаций скрещиваний дали всходы, развились в полноценные растения и дали семена F_2 со всеми родительскими формами, кроме *L. angustifolium* (табл. 5).

Таблица 5. Выщепление «гаплоидных» растений в F_1
Table 5. Excision of "haploid" plants in F_1

Комбинация	% «гаплоидных» гибридных растений	Продолжительность жизни «гаплоидных» растений
L. angustifolium × К-6	30	проростки
К-6 × *L. angustifolium*	0	
Воронежский × *L. angustifolium*	10	до цветения
L. angustifolium × Воронежский	0	
к-2161 × *L. angustifolium*	100	до цветения
L. angustifolium × к-2161	90	проростки
L. crepitans × *L. angustifolium*	100	проростки
L. angustifolium × *L. crepitans*	100	проростки
L. bienne × *L. angustifolium*	100	проростки
L. angustifolium × *L. bienne*	0	

Гибриды *L. angustifolium* с образцом из Эфиопии и *L. crepitans* в прямом и обратном скрещивании дали карликовые растения, по-видимому, гаплоидные, причем гибриды с образцом из Эфиопии дожили до цветения, но не завязали семян. Всходы F_1 *L. crepitans* × *L. angustifolium* и реципрокного скрещивания погибли в фазу елочки. Часть потомства F_1 *L. angustifolium* × К-6 также цвела очень мелкими цветками, которые не завязали коробочек ни при самоопылении, ни при искусственном опылении пыльцой других образцов. Гибрид К-6 × *L. angustifolium* нормально развивался и завязал полноценные семена F_2. Среди гибридной популяции Воронежский × *L. angustifolium* отмечены единичные «гаплоидные» растения, дожившие до цветения, в обратном скрещивании все растения были нормальными. Гибрид *L. angustifolium* × *L. bienne* дал нормальный урожай семян, тогда как растения от обратного скрещивания погибли до цветения. Во всех других комбинациях F_1 с *L. bienne* получена нормальная репродукция.

Результаты этого исследования свидетельствуют о том, что *L. angustifolium* в некоторой степени отличается от сортов культурного льна К-6 и Воронежский и имеет существенные различия с образцом из Эфиопии и *L. crepitans,* не позволяющие получить потомство от гибридов с ними. Существуют значительные различия между *L. angustifolium* и *L. bienne.*

Степень растрескивания коробочек в F_2

Как было показано ранее (Кутузова, 2009), степень растрескивания коробочек обусловлена доминантными генами (табл. 6). При анализе F_2 установлено, что этот признак у *L. crepitans* наследуется двумя доминантными генами с наибольшей экспрессивностью. У дикорастущего льна *L. angustifolium* обнаружен один доминантный ген, у *L. bienne,* колхидского льна и долгунца К-6 – также по одному очень слабому доминантному гену растрескиваемости. Все выявленные в нашем исследовании гены проявляются независимо друг от друга и вызывают характерную для них степень растрескивания коробочек. По этому признаку четко выделяется *L. crepitans,* который растрескивается значительно сильнее дикорастущего *L. angustifolium. L. bienne,* Колхидский лен и К-6 меньше отличаются друг от друга. Наиболее устойчив к растрескиванию образец из Марокко, у которого среди гибридных популяций F_2 с растрескивающимися образцами практически отсутствовали растения с оценкой выше 1.

Таблица 6. Число и характер выявленных в исследовании генов растрескиваемости коробочек (Кутузова, 2009г.)
Table 6. Number and type of capsule dehiscence genes identified in the process of research (Kutuzova, 2009)

Образец	№ по каталогу ВИР	Подвид (по Черноморской, 1987)	Гены растрескиваемости коробочек		
			число	характер	экспрессивность
К-6	6815	долгунец	1	доминантный	0,2-0,8
L. crepitans	7689	прыгунец	2	доминантный	3,2-5,3
L. bienne	и*-303794	полуозимый	1	рецессивный	0,7-1,2
Колхидский 1	и-099849	полуозимый	1	доминантный	0,3-1,2
L. angustifolium	и-595850	дикорастущий	1	доминантный	2,3-3,0

* - № по интродукционному каталогу ВИР

Таким образом установлено, что долгунцы, межеумки и кудряши имеют много общих признаков. Они отлично скрещиваются друг с другом, а при гибридизации с другими формами проявляют одинаковые тенденции. Хорошо удаются скрещивания с образцами из Эфиопии, Ozimi и *L. crepitans*, несколько труднее – с образцом из Марокко. Гибриды с *L. angustifolium, L. bienne* и Колхидским 1 дают мало продуктивных коробочек при использовании в качестве материнской формы, но достаточно продуктивны – в качестве отцовской.

Хромосомы долгунцов и масличных льнов имеют не только сходные рисунки C/DAPI-бэндинга и расположения рибосомных генов, но и общие хромосомные перестройки, что указывает на генетическую близость этих форм (Рачинская и др., 2009).

В статье этого сборника (Кутузова, Пороховинова, 2011) при поиске подходов к решению спорных вопросов таксономического статуса некоторых форм льна была изучена степень варьирования признаков при различных условиях произрастания. Установлено, что наименее варьирующими в конкретных условиях, следовательно, наиболее информативными, являются размеры лепестков, коробочек, семян, степень растрескивания коробочек и продолжительность вегетационного периода. В средней и малой степени варьировали признаки величина семядолей, листьев, высота стебля, продолжительность периодов всходы – цветение и цветение – созревание.

В наших исследованиях долгунец К-6, отличался от межеумка Воронежский 1308 и кудряша Бахмальский 1055 более высоким одиночным стеблем, меньшим размером и числом листьев и коробочек на растении и проявлением тенденции к растрескиванию последних. Факторный и кластерный анализы показали обособленность долгунца от масличных льнов (Кутузова, Пороховинова, 2011), что свидетельствует в пользу его некоторой систематической самостоятельности. Однако в мировом генофонде льна имеется большое разнообразие прядильного льна по высоте стебля – от 68 до 121 см (Павлов, 2005). Она в сильной степени изменяется под влиянием природно – климатических факторов, в том числе длины дня, с помощью изменения которой И. А. Сизову (1955) удавалось получать долгунцы из образцов масличного льна и наоборот.

Межеумки Воронежский 1308 и Ozimi, а также кудряш Бахмальский 1055 в нашем исследовании (Кутузова, Пороховинова, 2011) мало различались между собой по морфологическим и хозяйственным признакам – несколько меньшая общая высота и техническая длина стебля, более продолжительный вегетационный период у кудряша. При кластерном анализе все эти формы оказались в одном кластере, однако при факторном анализе кудряш Бахмальский 1055 расположился отдельно от остальных масличных льнов. Вероятно, считать долгунцы, межеумки и кудряши отдельными подвидами нецелесообразно, несмотря на разобщенность их основных ареалов возделывания. Скорее всего, им следует присвоить статус разновидностей в рамках одного подвида.

На основании анализа морфологических признаков и репродуктивных особенностей в наших условиях форма Ozimi относится к обыкновенным межеумкам, которую высевают под зиму в условиях мягкого климата.

Образец карликового кудряша из Эфиопии в условиях Северо – Запада по всем признакам тесно примыкает к межеумкам, расположен в одном с ними кластере и одной плеяде. Однако по способности скрещиваться с другими использованными в исследовании образцами он отличался от других культурных льнов. При гибридизации этого образца с *L. angustifolium* (♂) в F_1 образуется до 100% «гаплоидных» растений, что свидетельствует о серьезных генетических отличиях от межеумка - сорта Воронежский 1308, у гибридов которого с *L. angustifolium* возникают единичные «гаплоидные» растения и от кудряша Бахмальский 1055, все гибридные растения с которым были нормальными. От кудряша они отличаются еще большей вариабельностью под влиянием погодных условий. Так в нашем опыте при ранних сроках посева высота изучаемого образца была 46 см. При более позднем посеве, растения которого попали во влажные условия, она достигла 74 см. Считаем, что кудряши, сформировавшиеся в горах Эфиопии в условиях изоляции, заслуживают статуса разновидности в рамках подвида культивируемых льнов.

Различными методами математической обработки данных подтверждено, что образец из Марокко – типичный представитель крупносемянных льнов, существенно отличается от других форм величиной репродуктивных органов, листьев, особенностями растрескивания коробочек. Он имеет наибольшую среди культивируемых льнов продолжительность вегетационного периода, меньшее число семян в гибридных коробочках (Кутузова, Пороховинова, 2011). По характеру скрещиваемости с другими образцами отличается от всех других форм. Считаем, что крупносемянные льны Средиземноморья являются самостоятельным подвидом культурного льна, обособленным от других масличных льнов.

L. angustifolium Huds.– наиболее близкий к культурным льнам среди дикорастущих видов, относительно легко скрещивается с культурным льном. Ареал вида простирается от Канарских островов до западной Персии и Малой Азии, охватывая все Средиземноморское побережье (Вавилов, 1965). Есть многолетние, двулетние и однолетние формы. Имеет очень тонкие, простратные, сильно ветвящиеся стебли, слегка приподнимающиеся ко времени цветения, мелкие семядоли, цветки, коробочки и семена. Подтверждением сходства с *L. usitatissimum* можно считать их гомостильность, одинаковое число (2n = 30) хромосом и гомологичность их геномов (Yermanos, Gill, 1969), идентичность микроструктуры поверхности семян (Хржановский, 1979), полное сходство по содержанию масла и составу

жирных кислот (Plessers, 1966). Сходны также корреляции между признаками (Diederichsen, 1995, Кутузова, Пороховинова, 2011). Цитологическими методами (Марценицина, 1927) и с помощью RAPD анализа (Лемеш, Хотылева, 2004) установлено, что геномы видов *L. usitatissimum, L. angustifolium* и *L. bienne* морфологически сходны между собой, виды *L. usitatissimum* и *L. bienne* находятся в одном кластере, а *L. angustifolium* примыкает к ним. Использование белковых маркеров не выявило различий между видами (Кутузова и др., 1999). С-дифференциальное окрашивание метафазных хромосом показало, что все три вида сходны по рисунку распределения С-блоков, но различаются по размерам гетерохроматиновых районов. Методами флуоресцентной гибридизации *in situ*, хромосомных и молекулярных маркеров показано сходство локализации рибосомных генов (Муравенко, Лемеш, 2003; Семенова, Амосова, 2004; Roose-Amsales, 2006) у всех трех видов.

Однако между *L. usitatissimum* и *L. angustifolium* существует ряд различий. При сравнительном анатомическом изучении их по важным систематическим признакам были обнаружены достоверные различия, достаточные для выделения их в самостоятельные виды (Шеховцева, 1995). При факторном анализе морфологических и хозяйственных признаков *L. angustifolium* далеко отстоял от всех форм культурного льна, при кластерном анализе он находился отдельно от возделываемых льнов и примыкал к кластеру, объединяющему колхидский лен и *L. bienne* (Кутузова, Пороховинова, 2011). Растения F_1 *L. usitatissimum* × *L. angustifolium* имеют пониженную фертильность пыльцы (Gill, Yermanos, 1967; Эллади, 1940). Как было показано Е. В. Эллади (1940) и подтверждено нами, только при скрещивании *L. angustifolium* с некоторыми таксонами культурного льна в F_1 появляются карликовые, вероятно гаплоидные растения, исключающие возможность получить гибридное потомство. Предполагалось, что *L. usitatissimum* от *L. angustifolium* отличается одной транслокацией, вовлекающей две негомологичные хромосомы (Gill, Yermanos, 1967). Современными методами у *L. angustifolium* выявлена перицентрическая инверсия в 3-й хромосоме, захватывающая локус 5S рДНК (Большева, Юркевич, 2009). Учитывая все эти особенности, следует признать, что *L. angustifolium* безусловно является самостоятельным видом, близким к *L. usitatissimum.*

L. bienne Mill. – однолетник или двулетник, распространен в Абхазии и странах Средиземноморья. По морфологическим признакам близок к *L. angustifolium,* однако его коробочки склонны к растрескаванию, но не растрескиваются, а простратные стебли ко времени цветения поднимаются вертикально. По всем показателям этот вид гораздо ближе к *L. usitatissimum,* чем *L. angustifolium,* поэтому многие авторы считают его полуозимой формой культурного льна. По результатам факторного анализа он расположен отдельно от *L. angustifolium,* при кластерном анализе находится рядом с Колхидским льном и *L. angustifolium* (Кутузова, Пороховинова, 2011). В настоящем исследовании *L. bienne* хорошо скрещивался со всеми образцами культурного льна. Только при гибридизации с *L. angustifolium* при его использовании в качестве отцовской формы F_1 было «гаплоидным», гибриды погибали в стадии проростков. Несмотря на то, что в обратном скрещивании все растения были нормальными, считаем, что приведенные факты опровергают мнение W. Kulpa и S. Danert (1962), объединяющих их в один вид. Вероятно, отличия от *L. usitatissimum* недостаточны, чтобы выделить его в отдельный вид, как предлагают В. Г. Хржановский, С. Ф. Пономаренко и др. (1979), мы поддерживаем мнение В. А. Лемеш и Л. В. Хотылевой (2004), что *L. bienne* следует присвоить ранг подвида *L. usitatissimum.*

L. crepitans Dum., растрескивающийся лен, известен только в культуре, в начале прошлого века возделывался в Западной Европе, в СССР считался засорителем посевов культивируемого льна (Жуковский, 1971). По морфологическим и хозяйственным признакам, кроме растрескивания коробочек, ускоренного прохождения фаз развития и характерных светло-фиолетовых цветков с ярко выраженными темно-фиолетовыми жилками, вид не отличается от культивируемых льнов. Коробочки растрескиваются сильнее, чем у дикорастущего *L. angustifolium,* так как этот признак контролируется двумя доминантными генами. По результатам кластерного анализа (Кутузова, Пороховинова, 2011)

вид располагается в отдельном кластере, связанном с масличными льнами. Отлично скрещивается со всеми формами, но при гибридизации с *L. angustifolium* в обоих направлениях F_1 является на 100% «гаплоидным», что полностью исключает возможность получения гибридного потомства. Исследования с помощью RAPD – PCR анализа показали принадлежность *L. crepitans* к *L. usitatissimum* и генетическое родство с местными формами культурного льна (Lemesh, Khotyljova, 2005). К сожалению, нам не известны работы, в которых бы современными методами изучались морфологические особенности хромосом *L. crepitans,* что позволило бы определить причины резкой несовместимости с *L. angustifolium.* По-видимому, *L. crepitans* является самостоятельным видом, родственным *L. usitatissimum.* Предполагаем, что он произошел в результате мутации культурного льна, приведшей к появлению дополнительного гена растрескивания коробочек и несовместимости с *L. angustifolium.*

Колхидский лен – очень позднеспелое полуозимое растение, встречающееся в Колхиде, Малой Азии и влажных районах Азербайджана. Отличается большим числом простратных до начала бутонизации, тонких, густо облиственных стеблей, мелкими семядолями, цветками, коробочками и семенами. Коробочки проявляют склонность к растрескиванию, но не растрескиваются. Рост медленный, фаза быстрого роста довольно короткая, наступает поздно. По описанию Е. Н. Синской (1954), стадия яровизации наиболее длинная во всей мировой коллекции. По ее мнению, на основании раскопок можно утверждать, что это разновидность культурного льна, которая возделывалась на волокно в Колхиде за 5-6 тыс. лет до н. э., оттуда распространилась в Европу и была предметом широкого экспорта.

Образец, использованный в нашем исследовании, привезен экспедицией из Колхиды в 1982 г. Он развивал до 13 продуктивных боковых побегов и был настолько позднеспелым, что в условиях Пушкинских лабораторий ВИР (г. Пушкин Ленинградской обл.) для получения зрелых семян требовалось доращивание растений в теплице. После многочисленных репродукций сложилась популяция, вызревающая в полевых условиях. Растения имеют до 5 боковых побегов высотой до 70 см, которые довольно быстро выпрямляются. От всех других форм культурного льна отличается мощной облиственностью. Описанные И. А. Сизовым (1955) образцы, классифицированные им как полуозимый лен, имеют короткие, довольно толстые стебли, крупные листья, цветки, коробочки и семена, обычные для кудряша сроки цветения и ничем не похожи на изучаемую форму из Колхиды. Вероятно, при подзимнем посеве они образуют распластанный куст. Образец Колхидский 1 скрещивается с другими культивируемыми льнами и подчиняется тем же закономерностям. Считаем, что колхидский лен, сильно отличающийся от других возделываемых льнов, расположенный в одном кластере с *L. angustifolium* и *L. bienne*, но гораздо больше последнего сходный с культурными льнами, должен иметь статус разновидности в рамках подвида культурных льнов.

Таким образом, на основании результатов нашего изучения представителей различных таксономических групп и анализа литературных данных предлагаем ввести в роде *L. usitatissimum* три ранга таксонов – вид, подвид, разновидность. Долгунцы, межеумки и кудряши, классифицированные Н. М. Черноморской и А. К. Станкевич (1987) как подвиды, считаем разновидностями подвида *usitatissimum* L., разновидность – долгунец логичнее считать – var. e*longatum* Ell. (табл. 7).

Изучение ботанического таксона по одному представителю не дает права интерпретировать результаты на весь таксон, однако мы использовали в исследовании наиболее типичные формы для каждой группы, выявленные в результате многолетнего изучения мирового генофонда льна (более 7 тыс. образцов), поэтому считаем наши выводы правомерными.

Таблица 7. Предлагаемая классификация *L. usitatissimum* L. и близких видов
Table 7. Suggested classification of *L. usitatissimum* L. and related species

№ каталога ВИР	Образец	Происхождение	Вид	Подвид	Разновидность
6815	К-6	Россия	*Linum usitatissimum* L.	*usitatissimum* L.	*elongatum* Ell.
5579	Воронежский 1308	Россия			*intermedium* Czern.
5538	Ozimi	Югославия			*intermedium* Czern.
6056	Бахмальский 1055	Россия			*humile* L. Czern.
2161	местный	Эфиопия			*nanum* Sinsk.
и-099849	Колхидский 1	Абхазия		*bienne* (Mill), Stankev.	*colchicum* Sinsk.
и-303794	*L.bienne* Mill.	США		*L. bienne* Mill	
7131	местный	Марокко		*latifolium* L., Stankev.	
7689	*L.crepitans* Dum.	Германия	*L.crepitans* Dum.		
и-595850	*L.angustifolium* Huds.	Германия	*L.angustifolium* Huds.		

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате полного циклического скрещивания между 10 формами льна, представляющими все возможные таксономические единицы вида *Linum usitatissimum* L., изучения скрещиваемости между ними и плодовитости гибридов F_1 установлено, что различия между долгунцами, межеумками и кудряшами недостаточны для присвоения им статуса подвидов. Предлагается считать их разновидностями в рамках одного подвида – *usitatissimum* L.

Учитывая практически 100%-ное образование карликовых растений, по-видимому, гаплоидов, в F_1 от скрещивания льна из Эфиопии с *L. angustifolium,* несмотря на отсутствие существенных морфологических различий с кудряшами, предлагается выделить эту форму в качестве разновидности в рамках того же подвида (var. *nanum* Sinsk.). Колхидскому льну, довольно близкому к культурному, но существенно отличающемуся по морфологическим признакам и скрещиваемости с *L. angustifolium* от других форм культурного льна, считаем правомерным присвоение ранга разновидности (var. *colchicum* Sinsk.).

Крупносемянные льны Средиземноморья и *L. bienne* Mill. сохраняют ранг подвидов по классификации Н. М. Черноморской (1987).

Поскольку гибриды *L. crepitans* Dum. в прямых и обратных скрещиваниях с *L. angustifolium* в F_1 были полностью стерильными, а также учитывая другие особенности этой формы, считаем ее самостоятельным видом *L. crepitans* Dum., возникшим, вероятно, в результате мутации культурного льна.

L. angustifolium Huds. является самостоятельным дикорастущим видом рода *Linum*, вероятным предком культурного льна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Большева Н. Л., Юркевич О. Ю., Носова И. В.* и др. Кариосистематическое исследование рода *Linum* L. // Кариолог. и молекуляр. системат. СПб., 2009. С. 21 – 23.
2. *Вавилов Н. И.* Центры происхождения культурных растений // Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1926. Т. 16. В. 2. С. 54 – 71.
3. *Вавилов Н. И.* Линнеевский вид как система // Избранные труды. М.-Л., Наука. 1965. Т. 5. С. 233–252.
4. *Жуковский П. М.* Культурные растения и их сородичи. М., Колос. 1971.
5. *Изучение коллекции льна* (*Linum usitatissimum* L.): Методические указания // Составители: *Кутузова С. Н., Питько Г. Г.* 1988. 29 с.
6. *Кутузова С. Н., Гаврилюк И. П., Егги Э. Э,* Перспективы использования белковых маркеров в уточнении систематики и эволюции рода *Linum* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1999. Т. 156. С. 29 – 39.
7. *Кутузова С. Н.* Наследование степени растрескивания коробочек у подвидов культурного льна *Linum usitatissimum* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 2009. Т. 166. С. 156 – 162.
8. *Кутузова С. Н., Пороховинова Е. А.* Внутривидовая изменчивость *L. usitatissimum* L. по морфологическим и хозяйственно ценным признакам // Тр. по прикл. бот., ген. и сел., Т. 167. С. 41 – 57.
9. *Лемеш В. А., Хотылева Л. В.* Изучение генетического родства льна культурного и его ближайших сородичей с использованием RAPD маркеров // Генетика в 21 веке: современное состояние и перспективы развития. М., 2004. С. 108.
10. *Лемеш В. А., Шут М. В.* RAPD – анализ межвидового полиморфизма льна (род *Linum*) // Вестник ВОГиС, 2005. Т. 9. № 4. С. 490 – 494.
11. *Марценицина К. К.* Хромосомы некоторых видов рода *Linum* L. // Тр. по прикл. бот., ген.и сел., 1927. Т. 17 (3). С. 253 – 265.
12. *Муравенко О. В., Лемеш В. А., Саматадзе Т. Е.* и др. Сравнение геномов трех близкородственных видов льна и их гибридов с использованием хромосомных и молекулярных маркеров // Генетика. 2003. Т. 34. № 4. С. 510 – 518.
13. *Павлов А. В.* Взаимосвязь содержания и качества волокна у льна-долгунца // Сел. льна-долгунца – важнейший фактор повышения конкурентоспособн. продукт. льноводства. Псков, 2005. С. 28 – 32.
14. *Писарев В. Е.* Основные моменты в селекции льна-долгунца // Теоретич. основы сел. раст. Л., 1937. С. 503 – 544.
15. *Рачинская О. А., Большева Н. Л., Юркевич О. Ю.* и др. Межсортовой хромосомный полиморфизм льна по молекулярно-цитогенетическим маркерам // Кариолог. и молекул. системат. СПб, 2009. С. 24–28.
16. *Семенова О. Ю., Амосова Л. В., Саматадзе Т. Е.* и др. Цитогенетическое исследование видов льна из секции *Linum* // Генет. в 21 веке: современ. сост. и перспект. развития. М., 2004. С. 301.
17. *Сизов И. А.* Лен. 1955. 256 с.
18. *Синская Е. Н.* Биологические и физиологические основы классификации культурного льна // Доклады АНСССР, 1953. Т. 92. № 4. С. 855 – 858.
19. *Синская Е. Н.* Классификация льна как исходного материала для селекции и его эволюция // Сб. работ по биол. развития и физиол. льна. М., 1954. С. 45 – 102.
20. *Тоблер Ф. К.* Лен как прядильное и масличное растение. Л., 1931. 239 с.
21. *Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф., Догузашвили В. А.* К вопросу о происхождении и эволюции рода *Linum* L.сем. *Linaceae* // Известия АН СССР. Сер. Биол., № 5. М., 1979. С. 696 – 713.
22. *Черноморская Н. М., Станкевич А. К.* К вопросу о внутривидовой классификации льна обыкновенного (*Linum usitatissimum* L.) // Сел. и ген. технич. культ. Л., 1987. Т. 113. С. 53 – 63.
23. *Шеховцева О. С.* Сравнительное анатомическое изучение *Linum usitatissimum* L. и *L. angustifolium* Huds. // Генофонд культ. раст. для целей сел. СПб, 1995. В. 234. С.30 – 31.
24. *Эллади Е. В.* Лен. Л., 1928. С. 14 – 48.

25. *Элладu Е. В. Linum usitatissimum* L. var. consp. nov. // Лен. Культурная флора СССР, 1940. Т. 5. С. 109 – 207.
26. *Юзепчук С. В.* Льновые – *Linaceae* // Флора СССР. М.-Л., 1949. Т.14. С. 86 – 103.
27. *Alefeld F.* Landwirtschaftliche Flora. 1866. Berlin.
28. *Ascherson P., Grauber P.* Synopsis der mitteleuropäichen // Flora.1914. Bd. 7. Leipzig und Berlin.
29. *Diederichsen* A., *Hammer K.* Variation of cultivared flax (*Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum*) and its wild progenitor pale flax (subsp. *angustifolium* (Huds.) Thell. // Genetic Pesources and Crop Evolution. 1995. V. 42. P. 263 – 272.
30. *Dillman A .C.* Improvement in flax. Yearb Agricult. Washington, 1936. P. 745 – 784.
31. *Dillman A .C.* Classification of flax varieties. // U.S. Dep. Agric. Techn. Bull. 1953. P. 1064.
32. *Gill K. S., Yermanos D. M.* Cytogenetic studies of the genus *Linum* L. Hybrids among taxa with 15 as the haploid chromosome number // Crop Sci., 1967. V. 7. № 6. P. 623 – 631.
33. *Hammer K. J. Linaceae* Verzeichnis landwirtschaft und gärtnerischer Kulturpflanzen // Berlin, 1986. Bd 2.
34. *Heer O.* Uber den Flachs und die Flachskultur im Alterthum // Neujahrsbl. naturforsch. Ges. Zurich., 1872. V. 74. S. 1 – 26.
35. *Helbeak H.* Domestication of food plants in the Old World // Science, Washington, 1959. V. 130. P. 365 – 372.
36. *Howard G. L. C., Rahman Khan A.* Studies in Indian oil seeds / No. 2 Linseed // Mem. Dep. Agric. India, 1924 / Bot. ser. 12. P. 135 – 182.
37. *Hegi G.* Illustrierte Flora von Mittel- Europa. Munchen, 1925. Bd. V 1.
38. *Kulpa W., Danert S.* Zur Systematic von *Linum usitatissimum* L. // Die Kulturpflance, 1962. B. 3. S. 341 – 388.
39. *Lemesh V. A., Khotyljova L. V.* Phylogenetic relationships among varieties of cultivated flax and its wild relatives // Biodiversity and dynamics of ecosystems in North Eurasia. 2000. V. 1. P. 70 – 72.
40. *Plessers A.* G. The variation in fatty acid composition of the seed of *Linum* species //Canad. journ. of gen. and cytol., 1966. V. 8. № 2. P. 328 – 335.
41. *Plonka F.* Les varietes de lin. Paris, 1956. P. 29 – 51.
42. *Ray* C. Cytological studies on the flax genus *Linum* // Amer. Journ. of Botani. 1944. V. 31. P. 241 – 248.
43. *Roose-Amsaleg C., Cariou-pham E., Vautrin D.* Polymorphic microsatellite loci in *Linum usitatissimum* // Molecular Ecologu Notes. 2006. V. 6. P. 796 – 799.
44. *Schilling E.* Botanik und Kultur des Flachses // Technologie der Textilfasern. Berlin, 1930. Bd. 5.
45. *Schilling E.* Die Faserleistung und Olleistung verschiedener Leinformen // Angew. Botanik. 1942. V. 24. S. 194 – 220.
46. *Tammes T.* The Genetics of the Genus *Linum* // Bibliographia Genetica. 1928. № 4. P. 1 – 34.
47. *Yermanos D. M., Gill K. S.* Cytology of autotetraploids of *Linum usitatissimum* L. and *Linum angustifolium* Huds. and their amphidiploid hybrids // Crop. Sci., 1969. V.9. № 2. P. 249 – 250.

Посвящается памяти А. Ф. Мережко

РАЗВИТИЕ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ
(обзор)

Н. Б. Брач
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: n.brutch@vir.nw.ru

РЕЗЮМЕ

В обзоре представлены основные вехи развития математических методов исследования генетики количественных признаков, а также приведены примеры использования некоторых из них для анализа результатов изучения ряда хозяйственно ценных признаков льна (*Linum usitatissimum* L.).

Ключевые слова: количественные признаки, наследование, математические методы в генетике, история изучения генетики

Devoted to the memory of A. F. Merezhko

DEVELOPMENT OF METHODS FOR INVESTIGATION OF QUANTITATIVE CHARACTERS INHERITANCE
(Review)

N. B. Brutch
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St Petersburg, Russia, e-mail: n.brutch@vir.nw.ru

SUMMARY

This review presents major milestones in the development of mathematical methods for researching genetics of quantitative characters and features some examples of their use to analyse the results of evaluating a number of agronomic characters in flax (*Linum usitatissimum* L.).

Key words: Quantitative characters, inheritance, mathematical methods in genetics, genetic research history.

Изучение наследования количественных признаков является одним из самых сложных и в то же время чрезвычайно важных разделов генетики. Многие признаки как растений, так и животных относятся именно к этой категории. Большинство хозяйственно ценных признаков – количественные. Понимание характера их наследования имеет огромное значение для успеха селекции.

В данном обзоре представлены основные вехи развития математических методов исследования генетики количественных признаков, а также приведены примеры использования некоторых из них для анализа результатов изучения ряда хозяйственно ценных признаков льна (*Linum usitatissimum* L.).

Сначала следует четко определить, что же мы понимаем под термином «количественные признаки» живых организмов. Исходя из способа описания биологических систем различают дискретные (прерывные) и континуальные (непрерывные) признаки. В свою очередь дискретные признаки могут быть альтернативными, так называемые «менделевские» признаки, и счетными, характеризующими, например, число частей растения.

Континуальные признаки подразделяют на мерные и временные (Малецкий и др., 2004). Однако с точки зрения менделевской генетики, основное значение для анализа наследования имеет характер расщепления фенотипических классов во втором поколении. По этому принципу признаки делятся на две группы: образующие в F_2 альтернативные

классы, т.е. качественные, и дающие непрерывный ряд изменчивости, возникающий за счет значительной паратипической изменчивости, – количественные.

Объективности ради надо сказать, что различия между качественными и количественными характеристиками не являются принципиальными (Лобашев, 1967; Тихомирова, 1990). Они основаны на методике оценки – с помощью измерения или без него. На практике признаки могут переходить из одного типа в другой. Большие различия по мерным признакам можно классифицировать визуально, а для качественных показателей всегда можно найти шкалу измерения. Кроме того, условия среды влияют на проявление не только «количественных», но и «качественных» признаков.

Методы генетического анализа альтернативных признаков давно разработаны и успешно применяются уже почти 150 лет, а относительно генетической природы количественных характеристик среди ученых до сих пор нет единого мнения. В данном обзоре мы увидим, что к концу 20-го столетия даже разработка очень сложного математического аппарата мало продвинула нас по пути понимания генетической природы количественных признаков, и только в последние годы бурного развития молекулярной биологии и эпигенетики что-то начинает проясняться.

Вопрос о природе изменчивости количественных признаков встал перед генетиками практически сразу после переоткрытия законов Менделя. Уже в 1903г. датский ученый В.Иогансен в классическом исследовании семян фасоли показал, что непрерывная изменчивость имеет частично средовую, частично генетическую основу и впоследствии ввел понятия фенотип и генотип. В 1906г. математик Дж. Юл высказал предположение о том, что количественные признаки определяются несколькими локусами, каждый из которых имеет небольшой эффект. Через 2 года эта догадка была подтверждена Г. Нильсоном-Эле (Айала, Кайгер, 1988). Изучая наследование интенсивности окраски зерен пшеницы, он впервые описал взаимодействие трех генов по типу кумулятивной полимерии. Расщепление в F_2 составило 1 : 6 : 15 : 20 : 15 : 6 : 1.

Однако уже в конце 20-х – начале 30-х годов Ю. А. Филипченко (1934) установил, что: 1) гены, контролирующие количественный признак, могут иметь разную силу; 2) они могут различным способом приводить к одинаковому значению результирующего признака; 3) существуют как основные гены, так и гены-модификаторы; 4) часть из них обладает плейотропным эффектом; 5) локусы могут быть сцеплены между собой. Иными словами, они обладают теми же свойствами, что и гены качественных признаков. В своей работе автор отмечал сложность генетического анализа непрерывной изменчивости и настаивал на обязательном изучении семей отдаленных потомков скрещиваний (F_3 и F_4), а также на расширении программ гибридизации.

Специальные способы устранения влияния паратипической изменчивости на результаты генанализа количественных признаков предложил А. С. Серебровский (1970). Он разработал три таких метода. Первый – менделестический, принцип которого состоял в замене отдельной особи группой ее единообразных потомков. Второй – алгебраический, или метод решения уравнений, был основан на различном влиянии числа генов, степени доминирования, силы генов и т.д. на кривые распределения семей различного типа. Третий – метод сигналий или маркерных генов, сцепленных с изучаемыми характеристиками.

Другие ученые пошли по пути разработки сложного математического аппарата, позволяющего комплексно оценивать вклад генотипа в изменчивость. В 1936г. Дж. Лаш предложил термин «наследуемость», определяющий долю генотипической составляющей в наблюдаемых вариациях. Он ввел символ h^2, предложенный в 1921г. С. Райтом для обозначения детерминации признака наследственностью. Изучение наследуемости хозяйственных признаков на примере различных типов популяций показало, что она варьирует в широких пределах, начиная от нулевой отметки, которая соответствует полной гомо- или гетерозиготности. Стало понятным, что коэффициент наследуемости по сути своей связан со степенью генетической гетерогенности, то есть генотипического разнообразия (Лобашев, 1967; Инге-Вечтомов, 1989). Эта характеристика стала применяться в селекции

для прогноза эффективности отбора по фенотипу. В настоящее время используют два параметра:

h^2 – наследуемость в широком смысле:

$$h^2 = \sigma^2_G / (\sigma^2_G + \sigma^2_E) = \sigma^2_G / \sigma^2_P$$

σ^2_G – генотипическая варианса
σ^2_E – паратипическая варианса
σ^2_P – фенотипическая варианса

и h^2_1 – наследуемость в узком смысле, учитывающая не всю генотипическую изменчивость, а лишь один её аддитивную компоненту:

$$h^2_1 = \sigma^2_A / (\sigma^2_G + \sigma^2_E) = \sigma^2_A / \sigma^2_P$$

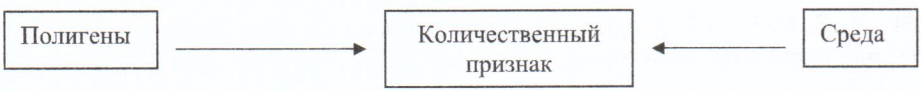
σ^2_A – аддитивная варианса

Развитие биометрических методов разделения составляющих изменчивости нашло свое отражение в разработке теории общей и специфической комбинационной способности (ОКС и СКС) Б. Гриффинга (Griffing, 1956). Под КС понимают способность генотипов вызывать гетерозис у своих гибридов F_1. Б. Гриффинг подробно разработал 4 метода определения КС в системах диаллельных скрещиваний:

1. в анализе участвуют родители и их прямые и реципрокные гибриды F_1 (всего m^2 генотипов),
2. в анализе участвуют родители и их прямые гибриды F_1 (всего $m(m+1)/2$ генотипов),
3. в анализе участвуют прямые и реципрокные гибриды F_1 (всего $m(m-1)$ генотипов),
4. в анализе участвуют прямые гибриды F_1 (всего $m(m-1)/2$ генотипов).

Этот подход не дает возможности непосредственно изучать наследование признаков, но позволяет отобрать лучший исходный материал для селекции. Кроме того, метод дает возможность подсчитать коэффициент наследуемости (Турбин и др., 1974).

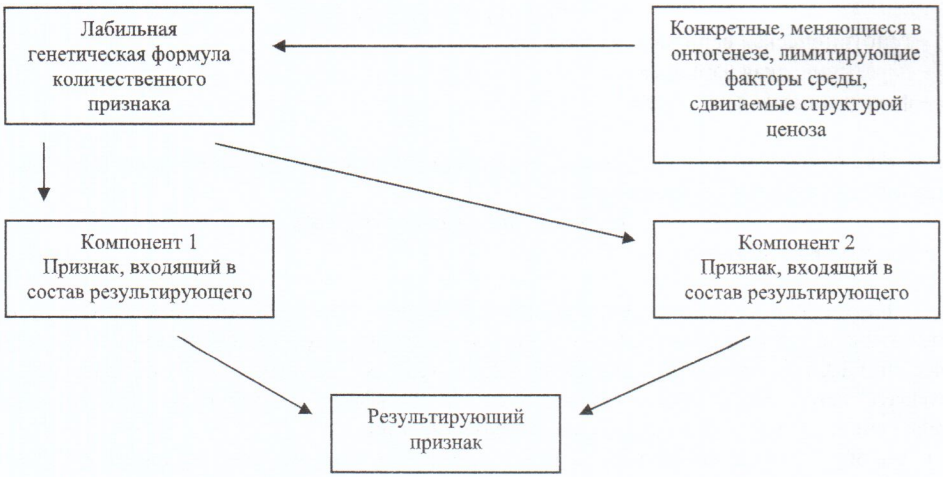
Развитие представлений о генетической природе непрерывной изменчивости привело к формированию модели Фишера – Мазера – Райта – Лаша (Мазер, Джинкс, 1985). Она подразумевает проявление количественного признака, контролируемого рядом полигенов, в конкретных условиях окружающей среды. Причем отдельные гены могут иметь различное влияние на фенотип, а также вступать друг с другом в любого рода аллельные и неаллельные взаимодействия.



Различные методы статистического анализа, разработанные в рамках этой системы Мазером и Джинксом, а также Хейманом, позволяют оценить адекватность аддитивно-доминантной модели наследования признака, т.е. отсутствие любых генных взаимодействий, кроме доминантности и аддитивности; определить тип суммарного взаимодействия генов в случае наличия такового; ранжировать родительские генотипы по количеству доминантных генов, влияющих на признак; разделить и количественно оценить аддитивную, доминантную и средовые компоненты дисперсии; определить примерное количество генов, контролирующих признак.

Позднее в нашей стране была разработана эколого-генетическая модель наследования количественных признаков (Драгавцев, Утемишева, 1975; Драгавцев, Аверьянова, 1983; Литун, 1984; Драгавцев и др., 1984; Драгавцев, 2005). В ее основу легли скопившиеся к этому времени многочисленные данные, полученные как на растениях, так и на животных, о том, что некоторые гены работают по-разному или вообще включаются только в определенных условиях среды. Авторы предложили понятие лабильной генетической формулы признака, которая рассматривается как совокупность генетических детерминантов,

обусловливающих изменчивость признака, спектр которой может меняться при смене лимитирующих факторов внешней среды. Таким образом, предполагается возможность переопределения генетической формулы.



Изменения 1 и 2 компонентов под влиянием окружающей среды в конечном итоге изменяют результирующий признак. Авторы считают, что описанный ранее феномен «взаимодействие генотип×среда» имеет в своей основе механизм переопределения генетических формул количественного признака (Драгавцев, Аверьянова, 1983).

Математический аппарат модели Фишера – Мазера – Райта – Лаша хорошо разработан, и мы остановимся подробнее на некоторых методах Мазера и Джинкса (1985). Одним из предложенных способов установления адекватности аддитивно-доминантной модели наследования признака является использование тестов масштабности, которые анализируют равенство нулю с точностью до выборочной ошибки параметров A, B и C при условии равенства дисперсий всех используемых для анализа семей.

$$A = 2F_{B1} - P_1 - F_1 \qquad V_A = 4V_{FB1} + V_{P1} + V_{F1}$$

$$B = 2F_{B2} - P_2 - F_1 \qquad V_B = 4V_{FB2} + V_{P2} + V_{F1}$$

$$C = 4F_2 - 2F_1 - P_1 - P_2 \qquad V_C = 16V_{F2} + 4V_{F1} + V_{P1} + V_{P2},$$

где P_1, P_2, F_1, F_2, F_{B1} и F_{B2} – средние значения признака в семьях родителей, гибридов первого и второго поколений и беккроссах, а V_{P1}, V_{P2}, V_{F1}, V_{F2}, V_{FB1} и V_{FB2} – их дисперсии.

В случае адекватности модели можно вычислить параметры средних значений:

$$m = \frac{P_1 + P_2}{2}$$

$$[d] = \frac{P_1 - P_2}{2}$$

$$[h] = F_1 - \frac{P_1 - P_2}{2}$$

где m – среднее между генотипами родителей, [d] – суммарные по всем генам фенотипические различия между доминантными и рецессивными гомозиготами, [h] – суммарное отклонение фенотипов гетерозигот от среднего m. Аддитивная (D), доминантная (H) и средовая (E) компоненты дисперсии вычислялись как:

$$E = (V_{F1} + V_{P1} + V_{P2}) : 3$$

$$V_{F2} = 0{,}5D + 0.25H + E$$

$$V_{FB1} + V_{FB2} = 0.5D + 0.5H + E$$

Число генов (K_1), контролирующих признак, вычисляют по формулам:

$$K_1 = \frac{(P_1 - P_2)^2}{4D}$$

или

$$K_1 = \frac{[d]^2}{D}$$

или

$$K_1 = \frac{[h]^2}{H}$$

Все эти оценки дают заниженное число генов, кроме тех случаев, когда один из родителей имеет аллели генов, только увеличивающие признак, а другой – только уменьшающие, и все d и h не варьируют по локусам.

В 1988г. мы изучали гибриды первого и второго поколений, а также оба беккросса комбинации линий генколлекции льна ВИР гк2 × гк15 (табл. 1). Дисперсии средних значений признака всех семей по данным дисперсионного анализа не различались. Это дало возможность применить к анализу данного скрещивания тесты масштабности К. Мазера и Дж. Джинкса. Все три параметра – A, B и C с точностью до выборочных ошибок средних значений признака были равны нулю, что свидетельствовало об адекватности аддитивно-доминантной модели.

Таблица 1. Средние значения технической длины стебля льна в семьях скрещивания гк2 (Россия) × гк15(Россия) (1988г., Ленинградская обл.)
Table 1. Average values of the flax stem technical length in the combination gk2 (Russia) × gk15 (Russia) (1988, Leningrad province)

Семья	Техническая длина растений, см
гк2	82,9±0,83
гк15	49,7±0,55
F_1 гк2 × гк15	63,7±0,41
F_2 гк2 × гк15	63,9±0,23
F_{B1} гк2 × (гк2 × гк15)	70,4±0,62
F_{B2} гк15 × (гк2 × гк15)	55,3±0,40

Исходя из данной модели, были вычислены компоненты средних значений признака: m = 67,2; [d] = 17,1; [h] = -1,8 и компоненты их дисперсии: E = 19,11; D = 16,34; H = -20,00. Минимальное количество генов, контролирующих признак, составило 18.

Другой метод определения адекватности аддитивно-доминантной модели наследования признака основан на дисперсионном анализе равенства разностей между ковариацией (W_r) среднесемейных значений признака в строке диаллельной таблицы со средними значениями для родителей и дисперсией (V_r) этих средних значений, а также тестировании равенства единице коэффициента линейной регрессии W_r на V_r.

Применение этой методики возможно при условии равенства объемов выборок всех изучаемых семей. В случае неадекватности аддитивно-доминантной модели форма графика зависимости W_r от V_r дает возможность определить тип взаимодействия генов. Если кривая имеет выпуклую форму, то имеет место дупликатный тип взаимодействия, при вогнутом графике – комплементарный. В группу дупликатных входят такие взаимодействия, при которых параметр [h], характеризующий суммарное доминирование генов, имеет тот же знак, что и [l], учитывающий гетерозиготно-гетерозиготные взаимодействия. При

комплементарных взаимодействиях [h] и [l] имеют противоположные направления. Если график зависимости W_r от V_r – прямая неединичного наклона, то определить характер взаимодействия генов не представляется возможным. Положение точек графика относительно начала координат в любом случае дает информацию о наличии у линий большого количества доминантных генов (если они приближены к началу координат) и рецессивных (в случае удаления от него).

В 1988 и 1990гг. нами были изучены результаты диаллельных скрещиваний четырех линий генколлекции льна ВИР, различавшихся по ряду количественных признаков. Методом К. Мазера и Дж. Джинкса проанализировали соотношения ковариаций родитель – потомок (W_r) и дисперсий (V_r) для членов одного и того же ряда диаллельной таблицы, включавшей родителей и гибриды первого поколения. В 1988г. установили недостоверность аддитивно-доминантной модели наследования продолжительности периода всходы – цветение первого цветка. График зависимости W_r от V_r имел вид вогнутой кривой, что указывало на присутствие комплементарных взаимодействий генов, при которых суммарный эффект доминирования имеет то же направление, что и суммарные взаимодействия неаллельных генов в гетерозиготном состоянии (рис. 1). В 1990г. характер наследования продолжительности фазы всходы – цветение соответствовал аддитивно-доминантной модели (рис. 2.). Однако расположение линий на графике относительно начала координат осталось сходным. Рано цветущая линия гк15 имела наибольшее количество доминантных генов. Самая поздно цветущая линия гк103 занимала промежуточное положение по их количеству. Наибольшее число рецессивных генов несла сравнительно рано цветущая гк2.

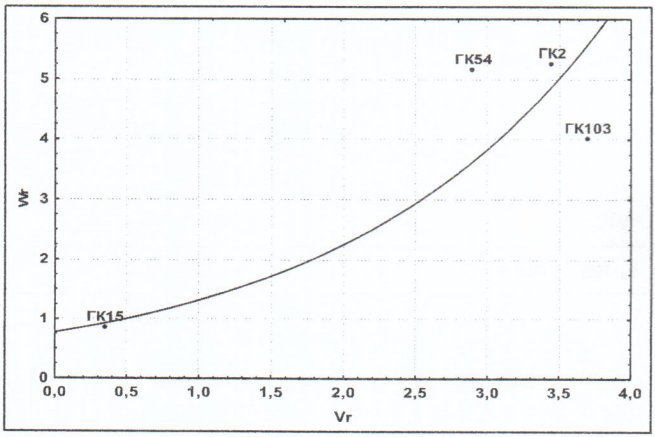


Рисунок 1. График зависимости между дисперсией ряда диаллельной таблицы (Vr) и ковариацией родитель – потомок (Wr) по признаку всходы – цветение первого цветка (1988г., Ленинградская обл.)

Figure 1. Dependency between deviation of a diallel table row (Vr) and parent – offspring covariance (Wr) for the character "germination – flowering of the first flower" (1988, Leningrad province)

Методом К. Мазера и Дж. Джинкса были проанализированы соотношения ковариаций родитель-потомок (W_r) и дисперсий (V_r) для членов одного и того же ряда диаллельной таблицы, включавшей родителей и гибриды первого поколения по высоте растений. В 1988г. он показал недостоверность аддитивно-доминантной модели наследования признака. График зависимости W_r от V_r имел вид выпуклой кривой, что говорило о присутствии дупликатных взаимодействий, при которых суммарный эффект доминирования генов имеет противоположное направление по сравнению с взаимодействием неаллельных генов в гетерозиготном состоянии (рис. 3). В 1990г. характер наследования высоты соответствовал

аддитивно-доминантной модели (рис. 4). Однако расположение линий на графике относительно начала координат осталось сходным. Самая высокая линия гк2 имела наибольшее количество доминантных генов. Больше всего рецессивных генов несла гк54.

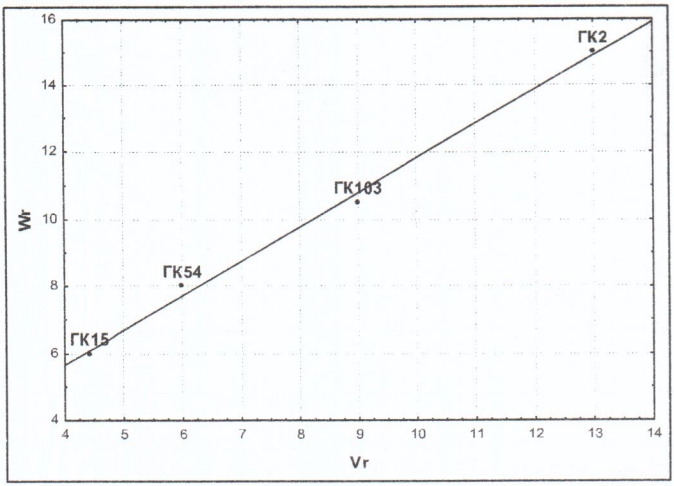


Рисунок 2. График зависимости между дисперсией ряда диаллельной таблицы (Vr) и ковариацией родитель – потомок (Wr) по признаку всходы – цветение первого цветка (1990г., Ленинградская обл.)

Figure 2. Dependency between deviation of a diallel table row (Vr) and parent – offspring covariance (Wr) for the character «germination – flowering of the first flower» (1990, Leningrad province)

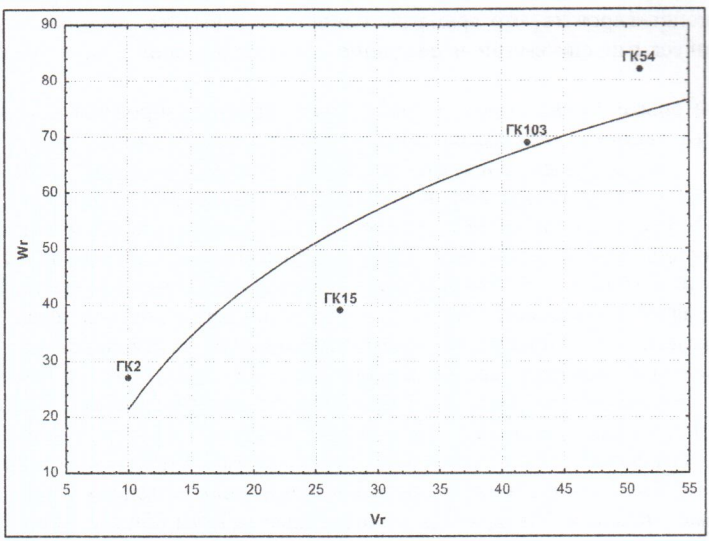


Рисунок 3. График зависимости между дисперсией ряда диаллельной таблицы (Vr) и ковариацией родитель – потомок (Wr) по признаку техническая длина растений (1988г., Ленинградская обл.)

Figure 3. Dependency between deviation of a diallel table row (Vr) and parent – offspring covariance (Wr) for the character «stem technical length» (1988, Leningrad province)

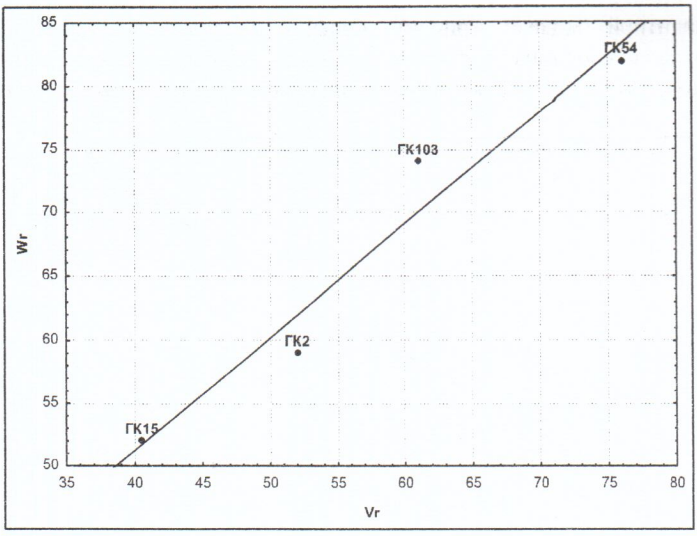


Рисунок 4. График зависимости между дисперсией ряда диаллельной таблицы (Vr) и ковариацией родитель – потомок (Wr) по признаку высота растений до первой коробочки (1990г., Ленинградская обл.)

Figure 4. Dependency between deviation of a diallel table row (Vr) and parent – offspring covariance (Wr) for the character «plant height up to the first ball» (1990, Leningrad province)

Важно отметить, что использование данного метода позволяет сравнить характер наследования различных признаков. Это важно как для понимания физиологической природы их формирования, так и для планирования селекционного процесса. В нашем случае можно констатировать, что время цветения льна и высота растений контролируются разными генетическими системами и селекцию на эти признаки можно вести независимо друг от друга.

В другом опыте, проведенном в 2002г., были проанализированы признаки всходы – цветение первого цветка и количество листьев у шести других линий льна. Считается, что облиственность стебля ниже соцветия является физиологическим показателем срока цветения. Для времени цветения график зависимости ковариаций родитель – потомок (Wr) от дисперсий (Vr) для членов одного и того же ряда диаллельной таблицы, включавшей родителей и гибриды первого поколения, имел вид прямой линии, но ее наклон к оси абсцисс не был единичным (рис. 5.). В таком случае определить характер взаимодействия генов невозможно. График зависимости Wr от Vr для количества листьев имел вид вогнутой кривой, что указывало на присутствие комплементарных взаимодействий, при которых суммарные эффекты доминирования имеют тот же знак, что и гетерозиготно – гетерозиготные взаимодействия (рис. 6.). Ранжирование линий по числу доминантных генов, контролирующих число листьев, полностью совпало с их распределением по продолжительности фазы всходы – цветение первого цветка. Такой результат говорит о том, что системы контроля цветения и числа листьев в значительной степени сходны.

Некоторые ученые, анализируя многочисленные методы «биометрической генетики», приходят к выводу о полной несостоятельности статистического подхода к изучению количественных признаков и призывают к использованию только менделевских принципов (Хатт, 1969; Thompson, 1975; Гинзбург, Никоро, 1982). Мы не разделяем столь категоричного суждения и не считаем, что построение подобных моделей полностью отвергает классические представления о наследовании признаков, даже если сами авторы заявляют об этом (Фолконер, 1985 и др.).

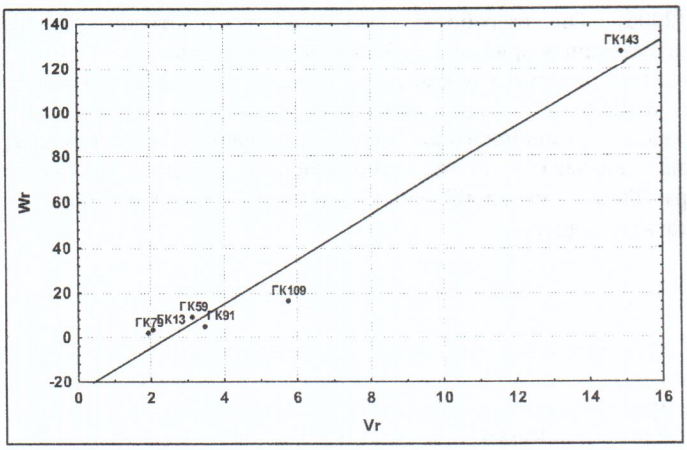


Рисунок 5. График зависимости между дисперсией ряда диаллельной таблицы (Vr) и ковариацией родитель – потомок (Wr) по признаку всходы – цветение первого цветка (2002г., Ленинградская обл.)

Figure 5. Dependency between deviation of a diallel table row (Vr) and parent – offspring covariance (Wr) for the character «germination – flowering of the first flower» (2002, Leningrad province)

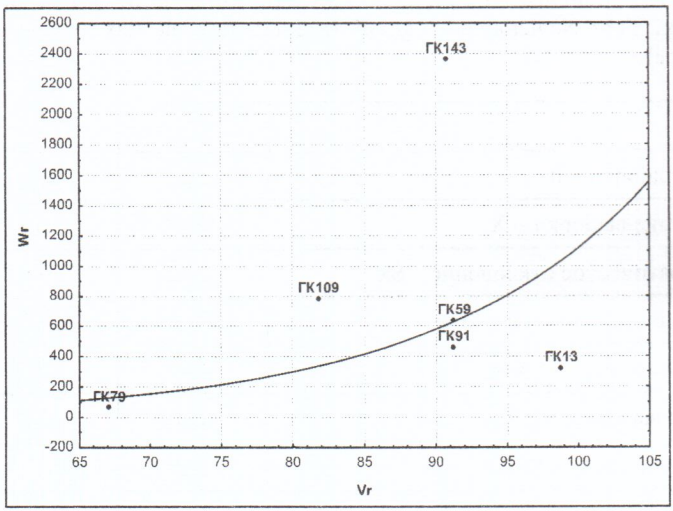


Рисунок 6. График зависимости между дисперсией ряда диаллельной таблицы (Vr) и ковариацией родитель – потомок (Wr) по признаку число листьев на стебле (2002г., Ленинградская обл.)

Figure 6. Dependency between deviation of a diallel table row (Vr) and parent – offspring covariance (Wr) for the character «number of leaves on the stem» (2002, Leningrad province)

Перечисленные методы анализа не позволяют идентифицировать конкретные гены, контролирующие измеряемые характеристики, но вполне могут быть использованы для предварительного определения типа наследования у слабо изученных культур и сложных признаков.

И все же использование менделевских принципов в генетике количественных признаков действительно необходимо. Огромную работу в этом направлении проделал

А. Ф. Мережко (2005). Он разработал несколько компьютерных программ анализа наследования количественных признаков, но сохранились только две.

Одна из них предназначена для анализа степени доминирования признака в первом поколении – hp, связанной с менделевским законом единообразия гибридов первого поколения и правилом доминирования. Она показывает в числовом выражении ранг среднего значения признака у F_1 по отношению к средним значениям признака у родительских форм (Pmin – "меньший" родитель и Pmax – "больший" родитель). Показатель hp можно рассчитать по формуле:

$$hp = (2\ F_1 - Pmin - Pmax) / (Pmax - Pmin)$$

Важно то обстоятельство, что, если мы зададим значения Pmin, Pmax и hp, то приведенное уравнение можно решить относительно F_1 и вычислить его среднее значение. Таким же путем, через задание трех параметров, можно определить среднее значение любого генотипа, что было использовано в дальнейшем при моделировании наследования количественных признаков. Программа высчитывает и основные статистические параметры семей (табл. 2).

Таблица 2. Анализ доминирования F_1 по признаку всходы – цветение первого цветка при скрещивании линий генетической коллекции льна гк2 (Россия) × гк103 (Нидерланды) (1990, Ленинградская обл.)

Table 2. Analysis of F_1 dominance for the character «germination – flowering of the first flower» in hybrid of lines gk2 (The Netherlands) × gk103 (Russia) from the flax genetic collection (1990, Leningrad province).

Параметры	P_{min}	P_{max}	F_1
Численность выборки – n	33	29	26
Среднее значение выборки – X	42,94	48,10	46,00
Среднее квадратическое отклонение – Sx	2,091	1,896	2,040
Ошибка выборочной средней – Sош.	0,364	0,352	0,400
Коэффициент вариации – Cv%	4,87	3,94	4,43
Максимальная варианта – Max	47,0	51,0	50,0
Минимальная варианта – Min	38,0	44,0	43,0
Нижний доверительный интервал X-3Sx	36,7	42,4	39,9
Верхний доверительный интервал X+3Sx	49,2	53,8	52,1
Показатель доминирования – Hp			0,2

Другая программа – «Полиген А» – предназначена для анализа расщепления в F_2. С ее помощью можно: 1) анализировать расщепление по варьирующим признакам во втором поколении гибридов моно-, ди-, три-, тетра- и пентагибридных скрещиваний; 2) выдвигать предположение о характере генетических различий скрещиваемых форм по изучаемому признаку; 3) предлагать наиболее рациональную стратегию индивидуального отбора в селекционном процессе. Степень приближения теоретического распределения к экспериментальному контролируется путем сравнения фактического значения критерия согласия χ^2 с табличным.

В 1988г. с помощью описываемой программы нами было проанализировано наследование продолжительности периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки в скрещивании двух линий генетической коллекции льна. Было установлено, что родительские генотипы различаются по трем генам, не имеющим доминирования. Причем один из них в 3 раза сильнее двух других (табл. 3).

Таблица 3. Наследование продолжительности периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки в F_2 от скрещивания между линиями генколлекции льна гк-2 (Россия) × гк-54 (Россия) в 1988г., Ленинградская обл.

Table 3. Inheritance of the duration of the period «flowering of the first flower – ripening of the first ball» in F_2 in hybrid of lines gk-2 (Russia) × gk-54 (Russia) from the flax genetic collection (1988, Leningrad province).

Параметры наследования	Значения
Доминирование гена A – h1a	0,00
Доминирование гена B – h1b	0,00
Доминирование гена C – h1c	0,00
Доминирование гена D – h1d	–
Доминирование гена E – h1e	–
Доминирование F1 – h1cp.	0,00
Относительный эффект гена A – Ia	3,00
Относительный эффект гена B – Ib	1,00
Относительный эффект гена C – Ic	1,00
Относительный эффект гена D – Id	–
Относительный эффект гена E – Ie	–
Доминантный эпистаз гена A – A > B	0,00
Доминантный эпистаз гена B – B > A	–
Доминантный эпистаз гена A – A > C	0,00
Доминантный эпистаз гена A – A > D	–
Доминантный эпистаз гена B – B > C	0,00
Доминантный эпистаз гена B – B > D	–
Доминантный эпистаз гена C – C > D	–
Рецессивный эпистаз гена a – a > B	0,00
Рецессивный эпистаз гена a – a > C	0,00
Рецессивный эпистаз гена b – b > A	0,00
Рецессивный эпистаз гена b – b > C	0,00
Рецессивный эпистаз гена c – c > A	0,00
Рецессивный эпистаз гена c – c > B	0,00

Если родительские линии различаются не только по количественным, но и по качественным признакам, то можно попытаться найти связь между ними. Для этого сначала

популяцию F_2 разделяют на группы по качественным признакам. Затем сравнивают значения количественного признака у этих групп с использованием t-критерия Стьюдента и, если различия значимы, подтверждают их с помощью – бисериального коэффициента корреляции (r_{bs}) (Лакин, 1990).

$$r_{bs} = \frac{(x_{-p1} - x_{-p2})}{S_x} \sqrt{\frac{n_1 n_2}{N(N-1)}}$$; где:

x_{cp1}, x_{cp2} – средние арифметические альтернативных по окраске групп;
n_1, n_2 – объемы этих групп;
$N = (n_1+n_2)$ – общее число наблюдений или объем выборки;
S_x – среднее квадратичное отклонение для всей выборки.

Значимость выборочного r_{bs} оценивают с помощью t-критерия Стьюдента. Нулевую гипотезу отвергают если:

$$t_ф = r_{bs} \sqrt{\frac{(N-2)}{(1-r_{bs}^2)}} \geq t_{st}$$ для k=N-2 и 5%-го уровня значимости.

В одном из проведенных нами скрещиваний родительские линии льна различались по аллелям генов *wf1,* определяющего в гомозиготе белую окраску лепестков, а в гетерозиготе – осветление пигментации, и *s1,* контролирующего белые звездчатые цветки с желтыми пыльниками и желтые семена. С помощью бисериального коэффициента корреляции было установлено, что белая окраска венчика ассоциируется с ранним цветением (табл. 4).

Таблица 4. Сравнение генотипических классов расщепления по длительности периода всходы – цветение первого цветка в F_2 от скрещивания гк136 (Чехия, *Wf1Wf1 s1s1*)×гк109 (Аргентина, *wf1wf1 S1S1*) (1998г., Ленинградская обл.)
Table 4. Comparing genotypic classes of F_2 segregation in the hybrid gk136 (Czech, *Wf1Wf1 s1s1*) × gk109 (Argentine, *wf1wf1 S1S1*) for the duration of the period «germination – flowering of the first flower» (1998, Leningrad province)

Характеристика 1-го генотипа			Характеристика 2-го генотипа			$t_ф$	t_{st}	r_{bs}	$t_ф$	t_{st}
генотип	x_{cp}±mx	n	генотип	x_{cp}±mx	n					
WF1WF1	43,6±0,48	57	*WF1wf1*	41,8±0,40	89	2,81	2,00	0,23	2,91	1,96
WF1wf1	41,8±0,40	89	*wf1wf1*	39,7±0,38	53	3,81	2,00	0,28	3,60	1,96
WF1WF1	43,6±0,48	57	*wf1wf1*	39,7±0,38	53	6,31	2,00	0,52	7,34	1,98
S1-	41,5±0,30	160	*s1s1*	42,6±0,57	39	0,06	1,96			

Случай обнаружения связи качественного признака с количественным можно рассматривать как пример метода «сигналий», разработанного А. С. Серебровским. Самым современным вариантом этого метода является использование генетических карт, насыщенных ДНК-маркерами, для установления их связей с количественными признаками – QTL (Knapp, 1989).

Рассмотрев более чем вековую историю изучения количественных признаков можно сказать, что развитие сложного математического аппарата генанализа к началу 21 века вновь

вернулось к рассмотрению проблемы в свете менделевской генетики. Правильность такого подхода подтверждается идентификацией все новых и новых генов, отвечающих за количественные признаки. Обнаружено и множество генов, контролирующих пределы влияния окружающей среды на их проявление. Пожалуй, самым наглядным примером этого могут служить системы генов контроля яровизации и фотопериодизма, участвующие в определении времени цветения у растений. Таким образом, и паратипическая изменчивость, в конечном итоге, сводится к менделевским генам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Айала Ф., Кайгер Дж.* Современная генетика. Вып. 3. М.: Мир, 1988. Т. 2. 368 с.
2. *Гинзбург Э. Х., Никоро З. С.* Разложение дисперсии и проблемы селекции. Новосибирск: Наука, 1982. 168 с.
3. *Драгавцев В. А.* Новый метод генетического анализа полигенных количественных признаков растений // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб., 2005. С. 20 – 35.
4. *Драгавцев В. А., Аверьянова А. Ф.* Механизмы взаимодействия генотип – среда и гомеостаз количественных признаков растений // Генетика. 1983. Т. 19. № 11. С. 1806 – 1810.
5. *Драгавцев В. А., Аверьянова А. Ф.* Переопределение генетических формул количественных признаков пшеницы в разных условиях среды // Генетика. 1983. Т. 19. № 11. С. 1811 – 1817.
6. *Драгавцев В. А., Литун П. П., Шкель Н. М., Нечипоренко Н. Н.* Модель эколого – генетического контроля количественных признаков растений // Доклады АН СССР. 1984. Т. 274. № 3. С. 720 – 723.
7. *Драгавцев В. А., Утемишева Н. В.* К проблеме онтогенетической изменчивости генетико – статистических параметров в растительных популяциях // Генетика. 1975. Т. 11. № 11. С. 128 – 140.
8. *Инге-Вечтомов С. Г.* Генетика с основами селекции. М.: В.Ш., 1989. 591 с.
9. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: В.Ш., 1990. 351 с.
10. *Литун П. П.* Эколого – генетическая модель количественного признака и ее значимость для теории селекции // Селекция и семеноводство. Киев, 1984. В. 56. С. 40 – 45.
11. *Лобашев М. Е.* Генетика. Л.: Издательство ленинградского университета, 1967. 751 с.
12. *Мазер К., Джинкс Дж.* Биометрическая генетика. М.: Мир, 1985. 463 с.
13. *Малецкий С. И., Левитес Е. В., Батурин С. О. и др.* Репродуктивная биология покрытосеменных растений (генетический словарь). Новосибирск, 2004. С. 68 – 69.
14. *Мережко А. Ф.* Использование менделеевских принципов в компьютерном анализе наследования количественных признаков // Экологическая генетика культурных растений: Материалы школы молодых ученых 20 – 25 июня 2005г. Краснодар, 2005. С. 107 – 117.
15. *Серебровский А. С.* Генетический анализ. М.: Наука, 1970. 342 с.
16. *Тихомирова М. М.* Генетический анализ. Л.: ЛГУ, 1990. 280 с.
17. *Турбин Н. В., Хотылева Л. В., Тарутина Л. А.* Диаллельный анализ в селекции растений. Минск, 1974. 181 с.
18. *Филипченко Ю. А.* Генетика мягких пшениц. М. – Л.: Сельхозгиз, 1934. 263 с.
19. *Фолконер Д. С.* Введение в генетику количественных признаков. М.: Агропомиздат, 1985. 486 с.
20. *Хатт Ф.* Генетика животных. М: Колос, 1969. С. 281.
21. *Griffing B.* Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system // Australian journal of biological science. 1956. V. 9. N 4. P. 463 – 493.
22. *Knapp S. J.* Quasi-Mendelian analyses of quantitative traits using molecular marker linkage maps // Science for plant breeding. Proceedings of the XII congress of EUCARPIA. Berlin: Paul Parey Scientific Publishers, 1989. P. 51 – 67.
23. *Thompson J.* Quantitative variation and gene number // Nature. 1975. N 5537. P. 665 – 668.

МЕТОД СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА РЕЗУЛЬТАТОВ ИЗУЧЕНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ОБРАЗЦОВ РАСТЕНИЙ, ВЫРАЩЕННЫХ В РАЗЛИЧНЫЕ ГОДЫ (МЕТОД ПРИВЕДЕННЫХ СРЕДНИХ)

Н. Б. Брач, Е. А. Пороховинова
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: n.brutch@vir.nw.ru

РЕЗЮМЕ

В работе представлено обоснование и описание разработанного авторами метода сравнения результатов изучения количественных признаков образцов растений, выращенных в разные годы. Метод приведенных средних основан на сравнении характеристик оцениваемого генотипа с единым стандартом, высеваемым постоянно не менее 8 лет.

Ключевые слова: внутривидовое разнообразие растений, многолетние наблюдения, методы математической обработки данных

METHOD OF COMPARATIVE ANALYSIS USED TO ASSESS THE RESULTS OF EVALUATING QUANTITATIVE CHARACTERS OF PLANT ACCESSIONS GROWN IN DIFFERENT YEARS (METHOD OF REDUCED AVERAGE VALUES)

N. B. Brutch, E. A. Porokhovinova
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St Petersburg, Russia, e-mail: n.brutch@vir.nw.ru

SUMMARY

Substantiation and description are given to the method of comparing the results of quantitative characters research developed by the authors to evaluate plant accessions grown in different years. The method of reduced average values is based on the comparison between the characteristics of the evaluated genotype and a single standard variety planted continuously for no less than 8 years.

Key words: intraspecific plant diversity, many years of observations, mathematical data procession methods

ВВЕДЕНИЕ

Изучение внутривидового разнообразия растений по количественным признакам и эффективный подбор исходного материала для селекции, проводимые с использованием больших коллекций генетических ресурсов, осложняется невозможностью одновременного высева всех образцов для полевой оценки. Данное обстоятельство делает невозможным прямое сравнение генотипов, выращенных в различные годы. На преодоление этой проблемы направлено использование в каждом опыте сорта или сортов стандартов, с которыми сравниваются остальные образцы. Одним из методов такого сопоставления является выражение количественных признаков в процентах по отношению к его величине у стандарта (Доспехов, 1985). Однако такой способ не дает представления о реальных значениях признаков. Использование предлагаемого метода позволяет нивелировать это неудобство.

Приведенное среднее значение признака вычисляют по формуле:

$$x_{прив.ср.} = \frac{x_{ст.ср.} \times x_{ср}\%}{100}, \text{ где:}$$

$X_{прив.ср.}$ – приведенное среднее значение признака изучаемого образца,
$X_{ст.ср.}$ – среднее многолетнее значение признака у стандарта,

$X_{ср}$% – средний процент выраженности признака образца по отношению к стандарту, выращенному одновременно с ним (за все годы изучения линии).

Ошибку приведенного среднего значения признака вычисляют по формуле, основанной на методах определения ошибок значений величин, полученных на основе нескольких других варьирующих показателей (Урбах, 1963):

$$m_{прив.ср.} = x_{прив.ср.} \times \sqrt{(m_{ст.ср.} / x_{ст.ср.})^2 + (m_{ср.\%} / x_{ср.}\%)^2}$$

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Для подтверждения адекватности использования метода приведенных средних значений признаков в сравнительном изучении образцов больших коллекций, выращенных в разные годы, были использованы 36 линий генетической коллекции ВИР. Их высевали различными блоками на полях Пушкинского филиала ВИР на делянках площадью 1 $м^2$, при густоте стояния, соответствующей производственным посевам, с 1988 по 1991 и с 1999 по 2005гг. Каждую линию оценивали от 2 до 8 лет. Вместе с изучаемыми линиями выращивали стандартный сорт льна-долгунца белорусской селекции Призыв 81. Полевое изучение проводили по стандартной Методике (Изучение коллекции льна, 1988). Технологическую оценку содержания и качества волокна проводили в технологической лаборатории опытного хозяйства «Большевик» (г. Истра Московской обл.) в соответствии с ГОСТом (Методы технологической оценки льна и конопли, 1981).

Для каждого генотипа оценивали продолжительность периодов вегетации: от всходов до цветения (Вс – Цв, сут.), от цветения до ранней желтой спелости (Цв – Соз, сут.) и от всходов до ранней желтой спелости (Вс – Соз, сут.); общую (Во, см) и техническую высоту (Вт, см); урожай соломы (УрСол, г) и семян (УрСем, г); вес 1000 семян (В1000, г). По данным технологического анализа определяли выход всего (%ВсВ, % от массы соломы) и длинного волокна (%ДлВ, % от массы соломы); номер длинного волокна (NB); его разрывную нагрузку (РазН, Ньютон), гибкость (Гибк, мм), линейную плотность (ЛинПл, текс) и ОРН (ОРН).

Для математической обработки полученных результатов использовали стандартные статистические параметры оценки выборок и корреляционный анализ (Лакин, 1990). Сравнение корреляционных матриц проведено с помощью F-преобразования Фишера (Ростова, 1985).

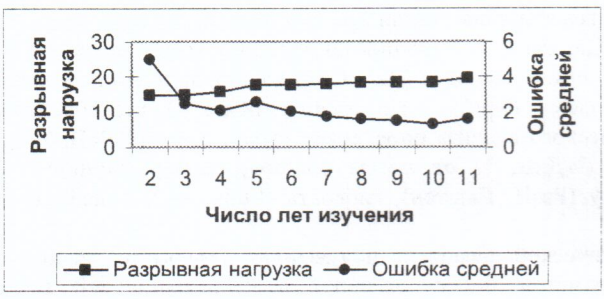
РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Оценка адекватности параметров изучения стандарта

Для нивелирования влияния варьирования стандарта в различные годы изучения на изменчивость приведенных средних значений признаков линий необходимо набрать достаточное количество наблюдений. По нашим данным изучение стандарта необходимо проводить не менее 8 – 9 лет. При таком количестве оценок среднее значение признаков по годам стабилизируется, а его ошибка минимизируется и при дальнейшем увеличении числа наблюдений меняется мало. Это можно проиллюстрировать (рисунок) на примере наиболее сильно варьирующих у льна признаков: урожай семян с делянки (CV у стандарта за 11 лет изучения составил 27,3%), выход длинного волокна (CV = 17,8%) и разрывная нагрузка волокна (CV = 25,6%).

А

Б



В

Рисунок. Изменение среднего значения признаков и его ошибки у стандартного сорта Призыв 81 в зависимости от количества лет изучения по урожаю семян (А), выходу длинного волокна (Б), разрывной нагрузке волокна (В).

Figure. Variation of the average values of characters and their errors in the standard variety Prizyv 81 depending on the number of evaluation years as regards seed yield (A), long fibre yield (B) and fibre breaking load (C).

Адекватность приведенных средних значений для оценки признаков

Теоретически для комплексной оценки характеристик линий, изучавшихся несколько лет, можно использовать среднее конкретных значений признаков, средний процент отклонений от стандарта соответствующего года и приведенное среднее значение. Подсчет корреляций между различными средними величинами по каждому из изучавшихся признаков показал, что средний процент отклонений от стандарта и приведенное среднее всегда совпадают. Сходство реального среднего с двумя другими средними варьирует от 0,96 для технической высоты до 0,58 для выхода всего волокна и разрывной нагрузки (табл. 1).

Таблица 1.Корреляции реальных средних, средних отклонений от стандарта и приведенных средних значений некоторых признаков льна

Table 1. Correlations of real average values, average deviations from the standard and reduced average values for a number of flax characters.

Признак	Показатели средних значений	Средний процент отклонений от стандарта	Реальное среднее	Приведенное среднее
Общая высота	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,89*	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,89	1,00
Техническая высота	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,96	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,96	1,00
Всходы – цветение	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,72	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,72	1,00
Цветение – созревание	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,92	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,92	1,00
Всходы – созревание	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,81	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,81	1,00
Урожайность соломы	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,83	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,83	1,00
Урожайность Семян	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,92	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,92	1,00
Масса 1000 Семян	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,99	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,99	1,00
Выход длинного волокна	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,89	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,89	1,00
Выход Всего волокна	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,58	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,58	1,00
Номер чесаного волокна	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,73	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,73	1,00
Разрывная нагрузка	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,58	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,58	1,00
Гибкость	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,74	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,74	1,00
Линейная плотность	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,77	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,77	1,00
ОРН	Средний процент отклонений от стандарта	1,00		
	Реальное среднее	0,64	1,00	
	Приведенное среднее	1,00	0,64	1,00

*Уровень значимости корреляций 0,42 при $P \leq 0,01$

Глубокий анализ количественных признаков подразумевает изучение не только изменений количественных признаков, но и их взаимосвязей. Матрицы корреляций признаков, подсчитанные на основе средних отклонений от стандарта и приведенных средних значений практически полностью совпали (табл. 2.).

Таблица 2.Сходство матриц корреляций признаков льна, подсчитанных на основе реальных средних, средних процентных отклонений от стандарта и приведенных средних значений
Table 2. Similarity of the correlation matrixes of flax characters calculated on the basis of real average values, average per cent deviations from the standard and reduced average values.

	Реальное среднее	Средний процент отклонений от стандарта	Приведенное среднее
Реальное среднее	1,00		
Средний процент отклонений от стандарта	0,87	1,00	
Приведенное среднее	0,87	1,00	1,00

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, использование приведенных средних значений признаков позволяет напрямую сравнивать характеристики различных образцов, выращенных в разные годы, но с одним и тем же стандартом. Кроме того, данный метод дает возможность проводить различные виды математических анализов с большим количеством генотипов. С другой стороны, использование приведенных средних значений, конечно, не позволяет решить все проблемы анализа больших баз данных. Например, нивелируя влияние изменений среды на величину признаков, метод не позволяет изучать воздействие погодных условий на фенотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. М., 1985. 351 с.
2. *Изучение* коллекции льна (*Linum usitatissimum* L.): Метод. указания // Сост. *С. Н. Кутузова, Г. Г. Питько.* Л.: ВИР, 1988. 30 с.
3. *Лакин Г. Ф.* Биометрия М.: Высшая Школа, 1990. 351с.
4. *Методы* технологической оценки льна и конопли М., 1981. С. 5 – 67.
5. *Ростова Н. С.* Сравнительный анализ корреляционных структур // Исследование биологических систем математическими методами: Тр. Биол. НИИ ЛГУ. Л., 1985. № 37. С. 35 – 50.
6. *Урбах В. Ю.* Математическая статистика для биологов и медиков. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 323 с.

ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *LINUM USITATISSIMUM* L. ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ

С. Н. Кутузова, Е. А. Пороховинова
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru

РЕЗЮМЕ

Изучали варьирование морфологических и хозяйственно ценных признаков при разреженном и загущенном посеве у 10 образцов льна, включающих по одному типичному представителю от каждого из 5 подвидов, а также 5 форм, систематическая принадлежность которых требует уточнения. Установлено, что наименьший коэффициент вариации внутри образца характерен для для признаков: степень растрескивания коробочек, длина семядолей, лепестков и коробочек, масса 1000 семян, общая высота растений и продолжительность вегетационного периода. Эти признаки являются самыми информативными для систематики и наиболее доступными для изучения их наследования. Тесные корреляции между рядом хозяйственно ценных и морфологических признаков предполагают возможность использования последних в качестве маркеров для раннего отбора в гибридных популяциях при селекции.

Ключевые слова: подвиды льна, морфологические и хозяйственные признаки, площадь питания, степень варьирования, корреляции, систематическая принадлежность, генотип

INTRASPECIFIC VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL AND ECONOMIC CHARACTERS IN *LINUM USITATISSIMUM* L.

S. N. Kutuzova & E. A. Porokhovinova
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St. Petersburg, Russia, e-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru

SUMMARY

Variation of morphological and economically useful characters was studied using sparse and dense planting techniques in 10 flax accessions: typical representatives of each of the five subspecies plus five forms with yet unspecified taxonomic attribution. The least variation coefficient within an accession was found for the following characters: capsule dehiscence degree; length of cotyledons, petals and capsules; weight of 1000 seeds; total plant height, and duration of the growing period. These characters are the most informative for taxonomic systemization and the most accessible for studying their inheritance. Close correlations between a number of morphological and economic characters make it possible to use the latter ones as markers for early selection within hybrid populations in breeding process.

Key words: flax subspecies, morphological and economic characters, growing space, variation degree, correlations, taxonomic attribution, genotype

ВВЕДЕНИЕ

Вид *Linum usitatissimum* L. имеет широчайший ареал – от крайних северных пределов земледелия до южных, что обусловливает исключительный полиморфизм по морфологическим и хозяйственно ценным признакам. Таксономическое деление вида затруднено, многие признаки обладают широкой вариабельностью и часто образуют непрерывный ряд, поэтому среди систематиков существуют разногласия по поводу систематического статуса и принадлежности некоторых форм.

Генетика льна также изучена недостаточно. Наиболее подробно исследовано наследование признаков, контроль которых осуществляется небольшим числом доминантных генов: окраска и форма органов цветка и семян (Tammes, 1928; Shaw, 1931; Plonka, 1956; Брач, Пороховинова, 2005), устойчивость к ржавчине (Flor, 1942, 1972; Misra, 1966; Islam, 1991; Кутузова, 2005) и фузариозному увяданию (Broadfut, 1926; Gorau, Khosla, 1987; Рожмина, 2005). Большая часть важных хозяйственно ценных признаков, по-видимому, наследуется большим числом полимерных генов, поэтому изучение их генотипа затруднено. Обычно при этом используется метод К. Мазера и Дж. Джинкса и определяется участие в контроле признака аддитивных и доминантных генных эффектов и другие взаимодействия генов (Полонецкая, Хотылева, 1998; Брач, 1999).

Наименее варьирующие признаки являются наиболее значимыми в систематике растений (Вавилов, 1928) и более доступными при изучении их наследования (Мережко, 1994). Знание амплитуды варьирования различных признаков у подвидов вида *L. usitatissimum* в зависимости от условий произрастания может способствовать решению целого ряда теоретических и практических вопросов.

Важными факторами, влияющими на рост и развитие растений льна, являются продолжительность освещения, температура и влажность. Установлено, что при выращивании на коротком дне снижается высота стебля, резко повышается облиственность растений, усиливается степень ветвления, увеличивается размер соцветия, при этом значительно повышается продуктивность по семенам (Вавилов, 1928; Сизов, 1963). При прохождении периода от всходов до цветения при t 10 – 15^{0}С у долгунцов, межеумков и полуозимых льнов при достаточном количестве влаги происходит задержка закладки генеративных органов, при этом продолжает увеличиваться высота и техническая длина стебля. При более высоких температурах (17 – 25^{0}С) ускоряется прохождение световой стадии, фаз быстрого роста и формирования генеративных органов, что приводит к снижению высоты растений (Шаров, 1963). При недостатке влаги ускоряется развитие растений, снижается их высота, уменьшается число коробочек на растении, число семян в коробочке и масса 1000 семян (Сизов, 1955, 1958; Пономарева, Платонова, 1982).

Многочисленные географические испытания различных подвидов льна в северных и южных регионах страны подтвердили эти закономерности (Вавилов, 1926; Синская, 1954; Сизов, 1955; Давидян, 1975; Кутузова, Брач и др., 1991).

Значительное влияние на рост и развитие льна оказывают плодородие почвы, густота стояния растений и другие условия. По данным И. А. Сизова в разреженных посевах увеличивается толщина стебля, падает урожай волокна, может несколько увеличиваться высота стебля, но снижается техническая длина, резко повышается количество коробочек и урожай семян. При этом окраска цветка и семян, крупность коробочек и семян, содержание масла в семенах почти не изменяются.

Во всех приведенных исследованиях подробно изучалась изменчивость важнейших хозяйственно ценных признаков, однако влияние различных условий произрастания на менее важные в хозяйственном отношении, но важные в систематическом плане морфологические признаки льна при этом практически не рассматривалось.

В задачи настоящего исследования входило определение размаха варьирования морфологических и хозяйственно ценных признаков у подвидов льна (по Черноморской, Станкевич, 1987) и форм, систематическую принадлежность которых следует уточнить. Так дикорастущий лен *L. angustifolium* большая часть систематиков считает самостоятельным видом, однако некоторые причисляют его к формам культурного льна в ранге подвида. *L. bienne* одни авторы считают озимой формой культурного льна, другие – подвидом культурного льна, третьи объединяют в один вид с *L. angustifolium*, четвертые – относят к самостоятельному виду. *L. crepitans* многие исследователи относят к культурному льну в ранге подвида или разновидности, другие считают самостоятельным видом, третьи – растрескивающейся формой культурного льна. Современные авторы не обсуждают систематическую принадлежность колхидского льна, который по многим признакам похож

на *L. bienne*, но имеет гораздо большее сходство с культурным льном. Карликовые льны Абиссинии, являясь обособленной группой, возможно, представляют самостоятельный подвид. Этот вопрос требует всестороннего изучения. Необходимо уточнение систематического положения форм льна из стран Южной Европы, носящих название Ozimi. В качестве первого шага для ответа на поставленные вопросы была изучена степень варьирования их признаков при разреженном и загущенном посеве.

Цели исследования – выявить наименее варьирующие признаки как основные для уточнения систематики вида, определить значимость различий между долгунцом, межеумком, кудряшом и некоторыми другими формами растений для уточнения их систематического статуса – определить важные для селекционного использования корреляции морфологических и хозяйственно ценных признаков.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для настоящего исследования было отобрано по одному наиболее характерному представителю каждого подвида (табл. 1): долгунец, межеумок, кудряш, крупносемянный. В качестве представителя subsp. *bienne* (Mill.) Stankev. – полуозимого льна мы использовали однолетний образец *L. bienne* (Mill.) из США, который морфологически почти не отличается от *L. angustifolium*, но имеет нерастрескивающиеся коробочки. Кроме них в изучение включили образцы, систематическая принадлежность которых пока не совсем ясна – *L. angustifolium*, *L. bienne, L.crepitans*, колхидский лен, кудряш из Эфиопии и Ozimi из бывшей Югославии.

Таблица 1. Формы культурного льна, использованные в исследовании
Table 1. Forms of cultivated flax used in the research

№ по каталогуВИР	Обозначение	Вид	Подвид	Образец	Происхождение
6815	fibre	*Linum usitatissimum* L.	*usitatissimum* L. Czern. – долгунец	Сорт К-6	Россия
5579	intrm		*intermedium* Czern. – межеумок	Воронежский1308	”
5538	winter			Ozimy	Югославия
6056	oil		*humile* L. Czern. – кудряш	Бахмальский 1055	Россия
2161	Ethp			местный	Эфиопия
7131	Maroc		*latifolium* L. Stankev. – крупносемянный	”	Марокко
и-099849[1]	Kolkh			”	Колхида
и-303794	bienne	*L. bienne* Mill.	*bienne* (Mill.) Stankev – полуозимый	*L. bienne* Mill.	США
7689	crep	*L. crepitans* Dum.	_	*L. crepitans* Dum.	Германия
и-595850	ang	*L. angustifolium* Huds.	_	*L. angustifolium* Huds.	Германия

[1] - и – номер интродукционного каталога

Использованные образцы характеризуются контрастными значениями всех изучавшихся признаков. Изучение проводилось в 2006 г. в условиях Пушкинского филиала ВИР (г. Пушкин Ленинградской обл.) при различной густоте стояния: 2 тыс. растений на 1 $м^2$ (междурядье 8 см, расстояние между растениями в рядке 0,6 см) – загущенный посев; 150 растений на $м^2$ (междурядье 30 см, расстояние между растениями в рядке 2,0 см)– разреженный посев. Изучение осуществляли в соответствии с методическими указаниями (Изучение коллекции льна, 1988): оценивали по 20 растений каждого образца по 30 признакам (табл. 2). Математическая обработка данных проведена методами дисперсионного, корреляционного, факторного и кластерного анализов при использовании программ MC Excel 7.0, PLEY1_02.XLS (автор П. А .Лесин) и Statistica 7.0 (Ивантер, Коросов, 2003; Лакин, 1990; http://www.statistica.ru).

Таблица 2. Изучаемые признаки и их сокращенное обозначение
Table 2. Characters under study and their abbreviations

Обозначение	Признак	Обозначение	Признак
CotL	Семядоли – длина, мм	NB	Число коробочек, шт.
CotW	Семядоли – ширина, мм	BL	Коробочка – длина, мм
LL	Лист – длина, мм	BW	Коробочка – ширина, мм
LW	Лист – ширина, мм	BDeh	Коробочка – растрескивание, балл
PetL	Лепестки – длина, мм	Sd/B	Число семян в коробочке, шт.
PetW	Лепестки – ширина,мм	Sd/Pl	Масса семян с растения, г
H	Высота общая, см	m1000	Масса 1000 семян, г
H1к	Высота до 1-й коробочки, см	CotL/W	Семядоли: длина/ширина
Ht	Высота техническая, см	LL/W	Лист: длина/ширина
Infl	Соцветие – длина, см	PetL/W	Лепестки: длина/ширина
IntN	Междоузлие – длина, см	BL/W	Коробочка: длина/ширина
mStrow	Масса, стебля, г	S-G	Посев–всходы, сут
NL	Число листьев на тех. части, шт.	G-Fl	Всходы–цветение, сут
Nstem	Число стеблей, шт.	Fl-M	Цветение–созревание, сут
StemD	Диаметр стебля, мм	G-M	Всходы–созревание, сут

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как показали исследования, довольно сильно (Cv > 20) варьировали, особенно при разреженном посеве, такие важные хозяйственные признаки как масса стебля, число стеблей, число коробочек и урожай семян с растения, определяющие продуктивность образцов по семенам и соломе, а также диаметр стебля и длина междоузлия, существенно влияющие на содержание и качество волокна. В наиболее сильной степени – Cv = 50 и более эти признаки варьировали у неотселектированных культурных образцов и дикорастущих видов льна (табл. 3). При загущенном посеве параметры признаков оставались без изменения или

проявлялась тенденция к увеличению числа листьев на главном стебле и несколько возрастала длина междоузлия, уменьшались число стеблей и их диаметр, число коробочек, масса семян с растения и масса стебля. Коэффициент вариации числа семян в коробочке у культивируемых подвидов не превышал 20, в то время как у *L. angustifolium* и Колхидского льна он был высоким.

Таблица 3. Признаки льна, варьирующие в сильной степени (Cv > 20)
Table 3. Flax characters with the highest variation (Cv > 20)

Образец	Тип посева	Число				Диаметр стебля		Длина междоузлия		Число				Масса			
		листьев		стеблей						коробочек		семян в коробочке		семян с раст., г		стебля, г	
		ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv
fibre	P[1]	91	9	1	21	2,56*	14	0,76*	14	28*	47	8,8	6	1,14	48	3,4	50
	З[2]	88	14	1	0	2,30	13	0,85	9	15	37	8,4	7	0,59	37	2,1	36
Intrm	P	67	9	2*	41	2,24*	11	0,65*	12	44*	42	9,0	11	2,16*	31	3,2	45
	З	67	15	1	0	1,62	17	0,75	11	12	44	8,5	11	0,58	49	0,9	36
oil	P	67*	12	3*	50	2,26*	12	0,53*	14	40*	45	8,0	15	2,06*	44	2,7	38
	З	65	17	1	44	1,75	18	0,67	9	14	48	7,3	15	0,2	51	1,3	55
Maroc	P	85	19	2*	51	2,48*	16	0,53*	17	33*	30	6,7*	12	2,33*	25	3,3	44
	З	85	14	1	0	1,81	22	0,67	11	10	48	5,6	17	0,62	57	1,4	52
Ethp	P	67*	21	3*	22	2,31*	16	0,62*	27	50*	43	8,8	8	2,26*	40	3,4	51
	З	73	3	1	0	1,54	22	0,66	6	14	58	8,6	10	0,6	62	0,8	58
Winter	P	63	14	2*	40	2,11*	16	0,6*	11	38*	43	8,6	6	1,62*	43	2,3	48
	З	70*	12	1	50	1,68	15	0,74	13	16	38	8,1	13	0,61	43	1,3	67
crep	P	53	8	1	47	2,52*	19	0,71*	8	27*	35	8,8	16	1,18*	32	2,6	45
	З	53	11	1	0	1,9	15	0,8	8	14	31	8,6	12	0,59	34	1	41
bienne	P	73*	13	4*	29	1,76*	10	0,43*	13	66*	40	8,1	16	1,06*	41	2,5	48
	З	89	13	1	36	1,5	18	0,51	12	16	50	8,1	11	0,23	76	0,8	51
ang	P	52*	24	5*	55	1,45*	29	0,47	22	15*	96	5,4	30	0,05*	125	3,1	63
	З	60	33	1	64	0,94	21	0,46	26	1	90	5,2	66	0,01	108	0,1	65
Kolkh	P	102*	18	3*	33	2,13*	8	0,44	19	35*	50	5,2	41	0,53*	77	5	47
	З	115	10	2	55	1,93	11	0,45	11	15	46	5,9	19	0,27	72	1,5	55

Здесь и далее: [1] – разреженный посев, [2] – загущенный посев, * – различия между разреженным и загущенным посевом достоверны при 5%-ом уровне значимости по t-критерию Стьюдента

В средней степени (Cv < 20) независимо от площади питания изменялись длина и ширина семядолей, причем достоверными были только различия у неотселектированных форм, *L. bienne* и *L. angustifolium*. Размер настоящих листьев достоверно уменьшался почти у всех представителей подвидов. Общая высота стебля, длина до первой коробочки и

техническая длина достоверно изменялись не у всех образцов, коэффициент вариации превышал 20% только у дикорастущего вида *L. angustifolium* (табл. 4).

Таблица 4. Признаки, варьирующие в средней степени (Cv < 20)
Table 4. Characters with medium degree of variation (Cv < 20)

Образец	Тип посева	Семядоли, мм				Листья, мм				Высота стебля, см					
		длина		ширина		длина		ширина		общая		до 1-й кор.		технич.	
		ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv
fibre	P[1]	12	10	7	9	28,6	14	3,1	18	94	11	82	11	69	12
	З[2]	12	13	7	11	28,7	12	3,4	17	97	5	87	6	74	10
Intrm	P	12	12	7	12	39,5*	12	4,1*	16	70	10	56	11	43*	12
	З	13	9	8	13	31,9	8	3,5	14	70	9	60	13	51	19
oil	P	13	13	7	14	35,9	13	4,1	16	61*	12	46*	14	36*	18
	З	14	14	8	8	35,0	13	3,7	23	67	7	55	12	43	21
Maroc	P	14	11	7	14	39,0*	12	4,0	12	64*	8	54*	12	45*	15
	З	15	14	8	13	32,1	17	3,6	24	69	10	65	10	57	13
Ethp	P	12	7	7	12	36,4*	12	3,8*	9	66	9	53*	14	40*	18
	З	12	10	7	12	30,2	18	3,2	27	66	7	59	7	48	5
Winter	P	13	10	7	19	34,3*	7	3,3*	24	66*	9	50*	15	38*	15
	З	12	15	7	9	28,1	16	2,8	20	72	6	62	8	51	10
crep	P	14	9	7	9	32,4*	13	4,4*	18	68	12	49*	9	38*	10
	З	14	12	8	13	27,7	11	3,8	18	64	8	54	8	42	11
bienne	P	6*	18	5	22	22,9	13	2,3	18	64	10	40*	16	31*	18
	З	7	12	5	15	21,8	11	2,4	17	64	9	52	11	46	13
ang	P	5*	18	3*	20	15,9*	16	2,4	22	38*	27	29	21	24	23
	З	6	21	5	21	13,3	19	2,3	20	30	19	26*	24	26	26
Kolkh	P	9	14	6	15	31,0	17	3,4	22	69	9	53*	10	44*	12
	З	10	20	6	12	28,4	14	3,2	20	66	12	58	10	51	10

Среди морфологических признаков мало вариабельны размер лепестков, коробочек и семян, а также степень растрескивания коробочек (табл. 5), при этом размах изменчивости некоторых признаков у невозделываемых подвидов льна был значительно выше, чем у культивируемых сортов.

Продолжительность вегетационного периода изменялась незначительно или не изменялась в зависимости от площади питания, но значительно различалась у представителей разных подвидов (табл. 6).

Таблица 5. Признаки, варьирующие в наименьшей степени
Table 5. Characters with the least variation

Образец	Тип посева	Лепестки, мм				Коробочка, мм				Масса 1000 семян, г		Растрескивание коробочек	
		длина		ширина		длина		ширина					
		ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv	ср.	Cv
fibre	Р	11	9	9,0	8	7,1	4	6,6	5	4,9	7	0,50	0
	З	11	6	9,1	7	7,0	4	6,6	6	4,7	7	0,50	0
Intrm	Р	12	7	9,0	7	7,8	5	7,1	7	6,0	9	0	0
	З	12	8	8,9	8	7,7	4	6,8	5	5,8	7	0	0
oil	Р	13	8	9,7	8	8,0	7	6,8*	5	6,8	10	0	0
	З	13	7	8,9	9	8,2	7	7,1	4	6,9	8	0	0
Maroc	Р	17	6	14,0	8	8,9	3	7,5	4	10,9	6	0	0
	З	17	5	14,0	6	9,0	3	7,5	5	11,3	4	0	0
Ethp	Р	11	7	7,7	10	7,5	4	6,5	6	5,4	10	0	0
	З	11	7	7,7	9	7,8	4	6,5	5	4,9	6	0	0
Winter	Р	13	5	9,8	8	7,5	4	6,5	4	5,2	8	0	0
	З	12	7	9,5	11	7,2	6	6,5	4	5,1	15	0	0
crep	Р	11	6	7,7	7	7,4	3	7,8	6	4,8	8	9,00	0
	З	11	7	6,1	6	7,5	4	7,4	5	4,8	8	9,00	0
bienne	Р	9,3*	8	7,2	9	5,4	7	5,3	7	2,1	6	0,50	0
	З	10	3	7,2	9	5,6	3	5,3	4	2,1	11	1,00	0
ang	Р	10*	7	6,6*	7	4,7	7	4,1	9	1,7*	17	3,50	0
	З	7,6	16	5,3	19	4,8	10	4,6	16	0,8	5	3,50	0
Kolkh	Р	10	10	8,2	15	6,1	6	5,7	10	3,4	12	0,25	0
	З	9,5	10	7,7	13	6,0	7	5,8	6	3,4	14	0,25	0

Таблица 6. Продолжительность межфазных периодов при разреженном и загущенном посевах

Table 6. Duration of inter-phase periods under thinned and close sowing conditions

Образец	Тип посева	Посев – всходы		Всходы – цветение		Цветение – созревание		Всходы – созревание	
		сут	Cv	сут	Cv	сут	Cv	сут	Cv
fibre	Р	13	25	45	9	36*	3	81	5
	З	12	30	45	11	33	3	78	7
Intrm	Р	12	30	43	8	40*	6	83	7
	З	11	24	45	12	37	3	82	6
oil	Р	14	30	43	12	41	4	85	5
	З	12	8	45	14	43	1	88	1
Maroc	Р	15	34	46	12	53*	4	99	7
	З	16	4	46	1	57	4	103	2
Ethp	Р	16	38	37	15	39	10	76	11
	З	14	19	37	5	38	9	75	7
Winter	Р	13	34	44*	15	38	2	82*	7
	З	17	12	36	8	38	8	74	0
crep	Р	14	36	33	18	45*	3	69	7
	З	13	15	36	13	42	1	78	5
bienne	Р	16	29	45	8	31*	9	76*	8
	З	14	19	46	2	37	2	83	2
ang	Р	20*	5	44	6	54	3	99*	1
	З	16	9	47	5	56	5	102	1
Kolkh	Р	17	19	48*	4	43	17	91	8
	З	17	12	50	2	43	3	93	0

Продолжительный период посев – всходы характерен для дикорастущего вида *L. angustifolium* (до 20 сут.), к нему приближаются по максимальным величинам *L. bienne* и Колхидский 1. Самым коротким он был у селекционных сортов (не более 15 суток). Короткий период всходы – цветение характерен для *L. crepitans* и образца из Эфиопии, при загущенном посеве – у Ozimi. Самыми позднеспелыми являются *L. angustifolium* и образец из Марокко, продолжительность периода всходы – созревание у которых около 103 суток и 107 суток соответственно. Для последнего образца, по-видимому, в условиях проведения опыта тепла недоставало, так как не все завязавшиеся семена были выполненными.

Продолжительность периода посев – всходы отличается высокой вариабельностью у всех изучавшихся образцов, что связано с их разными потребностями к теплу и влаге. Для других межфазных периодов коэффициент вариации не превышал 20, самым низким он был для периода цветение – созревание (Cv < 10) и общей длины вегетационного периода (Cv не > 11). В коллекции льна ВИР имеется большое разнообразие культурного льна по длине вегетационного периода (64 – 111 сут. среди долгунцов и до 130 сут. среди масличных льнов), поэтому, несмотря на низкий коэффициент вариации, для уточнения систематической принадлежности форм этот признак не всегда пригоден. Его наследование, возможно, осуществляется небольшим числом генов.

При изучении динамики роста образцов, выращенных при разреженном посеве (рис. 1), установлено, что наиболее энергичный прирост в период быстрого роста характерен для долгунца. У вида *L. crepitans* этот период наступает и заканчивается значительно раньше. Медленнее всех рос дикорастущий лен *L. angustifolium*. Энергия роста *L. bienne* и Колхидского льна до фазы цветения была примерно одинаковой, но прирост у последнего продолжался значительно дольше, в итоге он достиг высоты всех масличных льнов (рис. 1*а*). Темпы роста всех других образцов были примерно одинаковы. Начиная с фазы полного цветения рост образцов прекратился. В итоге наибольшая техническая длина отмечена у сорта К-6 (80 см), самая короткая – у *L. angustifolium* (27 см) и *L. bienne* – 40 см, у всех остальных образцов – от 47 до 55 см (рис. 1*б*). Таким образом, существенные различия темпов роста выявлены у долгунца К-6, *L. angustifolium* и *L. bienne,* остальные образцы по этому признаку не различались.

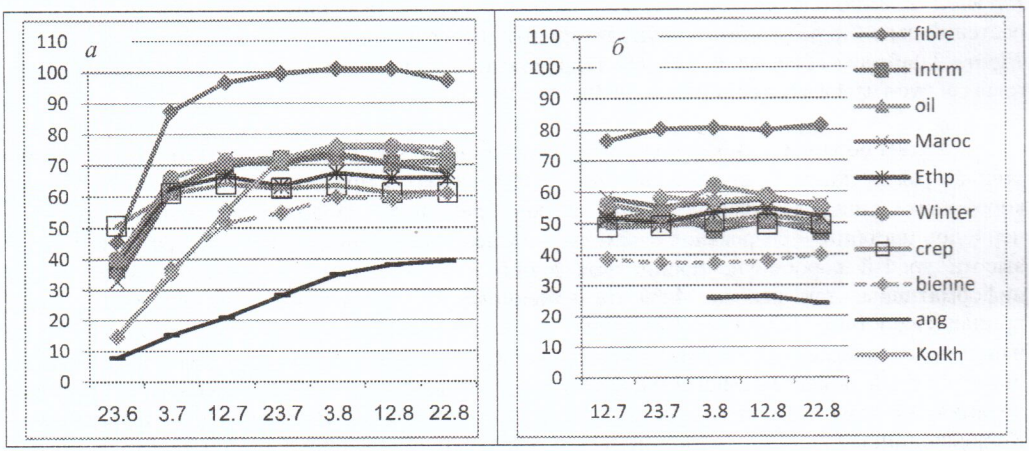


Рисунок 1. Динамика роста образцов при разреженном посеве: *а*) общая высота, *б*) техническая длина

Figure 1. Growth dynamics of the accessions at sparse planting: a) total height, b) technical length

Исследование показывает, что присущая образцам льна изменчивость всех признаков в зависимости от площади питания связана в основном с их генотипом, соответствующим систематической принадлежности. Характер изменения признаков у всех представителей подвидов был одинаков, различалась только степень проявления. Как показал дисперсионный анализ (рис 2), признаки – длина семядолей, длина и ширина лепестков, общая высота растения, ширина коробочки, продолжительность периода всходы – созревание более чем на 80% зависят от их систематической принадлежности. Длина коробочки, масса 1000 семян и продолжительность периода цветение – созревание зависят от систематической принадлежности на 90%, а степень растрескивания коробочек – на 100%.

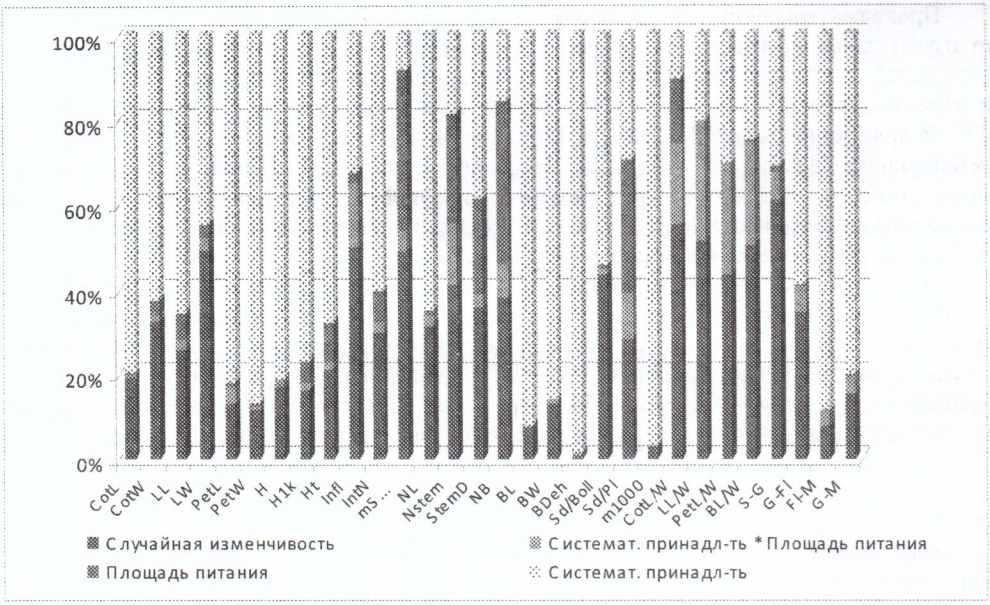


Рисунок 2. Влияние систематической принадлежности и площади питания на признаки растений льна (по результатам двухфакторного дисперсионного анализа по 30 признакам).
Figure 2. Influence of taxonomic attribution and growing space upon flax plant characters (according to the results of two-factor analysis of variance for 30 characters)

Таким образом, наиболее ценными диагностическими признаками для льна являются степень растрескивания коробочек и масса 1000 семян, ширина и длина лепестков, размер коробочек, длина семядолей, общая высота растения, продолжительность межфазных периодов цветение – созревание и всходы – созревание. Такие признаки как размер листьев, высота до 1-й коробочки, техническая длина и величина междоузлия несколько менее информативны, так как до 40% их изменчивости не связаны с их систематической принадлежностью. Ширина настоящих листьев и число семян в коробочке, только наполовину зависящие от принадлежности к определенному подвиду, а также масса стебля, число стеблей и масса семян с растения, в очень сильной степени связанные с площадью питания, не могут служить для уточнения внутривидовой систематики *L. usitatissimum.* Корреляционный анализ показал тесную зависимость между длиной и шириной у семядолей, листьев (r = 0,97 и 0,87 соответственно), лепестков (r = 0,94) и коробочек (r = 0,91), что указывает на стабильность проявления формы частей растения; общей высотой растения и высотой до первой коробочки (r = 0,95); общей высотой и технической длиной (r = 0,92); высотой до первой коробочки и технической длиной (r = 0,99). Поэтому в дальнейших обсуждениях результатов опыта будут рассмотрены только показатели длины и общая высота растения.

У образцов льна выявились тесные корреляции длины семядолей с длиной листьев (r = 0,89), длиной лепестков (r = 0,70), коробочек (r = 0,96), междоузлий (r = 0,74) и соцветия (r = 0,58), массой 1000 семян (r = 0,85) и урожаем семян с растения (r = 0,96) (рис. 3).

Длина листьев имеет положительную связь с длиной лепестков (r = 0,72), общей высотой растения (r = 0,67), длиной соцветия (r = 0,69), диаметром стебля (r = 0,67), длиной коробочки (r = 0,87), урожаем семян с растения (r = 0,90), массой 1000 семян (r = 0,76) и отрицательную корреляцию (r = – 0,71) со степенью растрескивания коробочек.

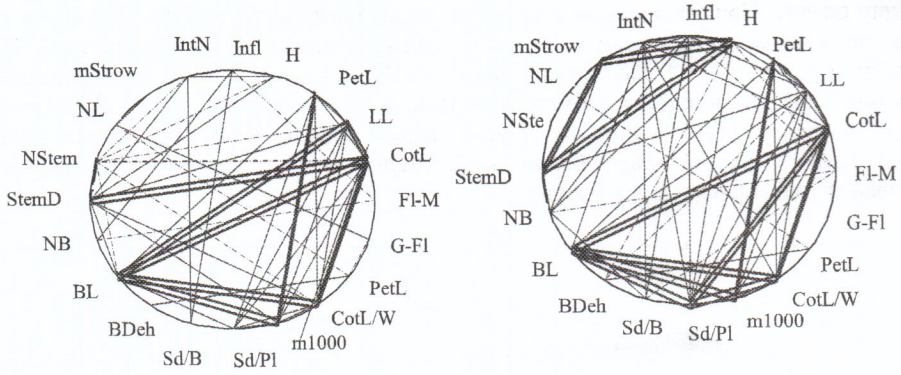


Рисунок 3. Корреляции между 20 признаками у образцов льна при разреженном (*а*) и загущенном (*б*) посеве ($r > 0,63$, $df = 8$, $p = 0,05$)——— - $0,63 > r > 0,70$, ═══ - $1 > r > 0,70$, —·—·— $r < 0$.

Figure 3. Correlations between 20 characters in flax accessions at sparse (a) and dense (b) planting ($r > 0,63$, $df = 8$, $p = 0,05$)——— - $0,63 > r > 0,70$, ═══ $1 > r > 0,70$, —·—·— $r < 0$.

Длина лепестков связана с размером коробочки ($r = 0,89$), урожаем семян с растения ($r = 0,74$) и массой 1000 семян ($r = 0,98$).

Общая высота растения льна положительно коррелирует с длиной междоузлия ($r = 0,80$), длиной соцветия ($r = 0,68$), массой стебля ($r = 0,91$), диаметром стебля ($r = 0,9$), числом коробочек ($r = 0,77$), урожайностью семян с растения ($r = 0,68$) и отрицательно – с длиной периода цветение – созревание ($r = -0,91$).

Длина соцветия в обоих вариантах опыта положительно связана с длиной междоузлия ($r = 0,69$), массой стебля ($r = 0,64$) и его диаметром ($r = 0,72$), числом коробочек ($r = 0,87$), числом семян в коробочке ($r = 0,81$), урожаем семян с растения ($r = 0,74$) и отрицательно – с продолжительностью периода цветение – созревание ($r = –0,79$).

Длина междоузлия коррелирует с числом семян в коробочке ($r = 0,68$) и урожаем семян с растения ($r = 0,82$), а масса стебля – с диаметром стебля ($r = 0,95$) и числом коробочек на растении ($r = 0,65$).

По соотношению между длиной семядолей и их шириной можно прогнозировать размер лепестков ($r = 0,79$) и коробочек ($r = 0,94$), урожайность семян с растения ($r = 0,93$) и массу 1000 семян ($r = 0,83$).

Факторный анализ полученных данных выявил три основных фактора. Первый фактор – размера. Он влияет почти на все основные морфологические (длина семядолей, листьев, лепестков и междоузлий, общая высота растения и диаметр стебля) и хозяйственно ценные (масса стебля и 1000 семян, число коробочек и урожай семян с растения) признаки. Второй фактор – ветвления – объединяет число коробочек и стеблей и противопоставляет им длину междоузлия. Третий фактор – длительности фаз вегетационного периода. В него входят длина межфазных периодов всходы – цветение и цветение – созревание и связанное с первым число листьев на технической части стебля. Третий фактор оказывает отрицательное влияние на длину соцветия и число семян в коробочке, а также на соотношение длины и ширины лепестков. Как видно из графиков (рис. 4), факторный анализ выявил наличие нескольких плеяд, объединяющих изучаемые формы льна. По взаимодействию между факторами (рис. 4 – I*б*) в одну плеяду попали межеумок, кудряш, образцы Ozimi и из Эфиопии при загущенном посеве, *L. crepitans* при разреженном посеве, довольно близко от них расположен крупносемянный при загущенном посеве. При разреженном посеве также в одной плеяде оказались межеумок, кудряш, Ozimi, образец из Эфиопии и вместе с ними долгунец, у которого значительно увеличились длина соцветия и урожай семян с растения. Крупносемянный расположен отдельно. Колхидский лен и *L. bienne* при разреженном посеве

вошли в одну плеяду. При загущенном посеве отдельные плеяды образовали долгунец и *L. crepitans* и независимо от площади питания и других образцов – *L. angustifolium*. По взаимодействию между 1 и 3 факторами (рис. 4 – II*б*) при разреженном и загущенном посевах четко выделилась плеяда, объединяющая межеумок, кудряш, Ozimi, карлик из Эфиопии и долгунец. Обособленно от других форм расположились крупносемянный, Колхидский 1, *L. bienne, L. angustifolium* и *L. crepitans,* что свидетельствует об их систематической удаленности друг от друга.

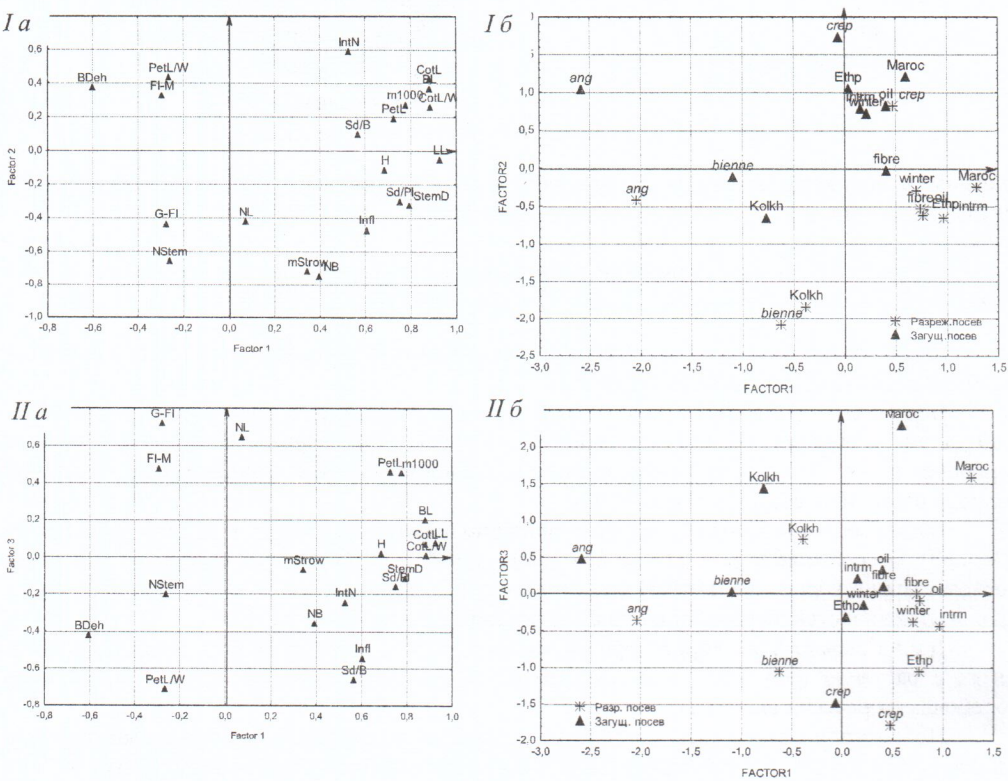


Рисунок 4. Результаты факторного анализа по 20 признакам у образцов Воронежский (Intrm), Бахмальский (oil), Ozimy (winter), к-2161 из Эфиопии (Ethp), к-7131 из Марокко (Maroc) и К-6 (fibre) при разреженном и загущенном посеве: I –взаимодействие между факторами 1 и 2, *а* – признаки, *б* – образцы; II – взаимодействие между факторами 1 и 3, *а* – признаки, *б* – образцы.

Figure 4. Factor analysis results for 20 characters of the accessions Voronezhsky(Intrm), Bakhmalsky(oil), Ozimi(winter), k-2161 from Ethiopia (Ethp), k-7131 from Morocco (Maroc) and K-6 (fibre) at sparse and dense planting: I – interaction between factors 1 and 2, a – characters, b – accessions; II – interaction between factors 1 and 3, a – characters, b – accessions

Дополнительно был проведен факторный анализ между межеумком, кудряшом, Ozimi, образцом из Эфиопии, а также крупносемянным и долгунцом, в некоторых случаях входящими в одну плеяду с ними (рис. 5). Первый фактор выявил антагонизм продолжительности периода цветение–созревание, длины семядолей, листа, лепестка и коробочки, массы 1000 семян с одной стороны, числом семян в коробочке и длины междоузлия, с другой. Второй фактор – продуктивности, он влияет на число коробочек, стеблей, число семян на растении, длину соцветия и массу стебля. Третий фактор обусловливает признаки стебля – его высоту, диаметр, массу, число листьев и длительность

фазы всходы – цветение, т. е. время, когда закладывается основная длина растения. Обнаружилось противопоставление этих признаков с соотношением длины и ширины лепестка.

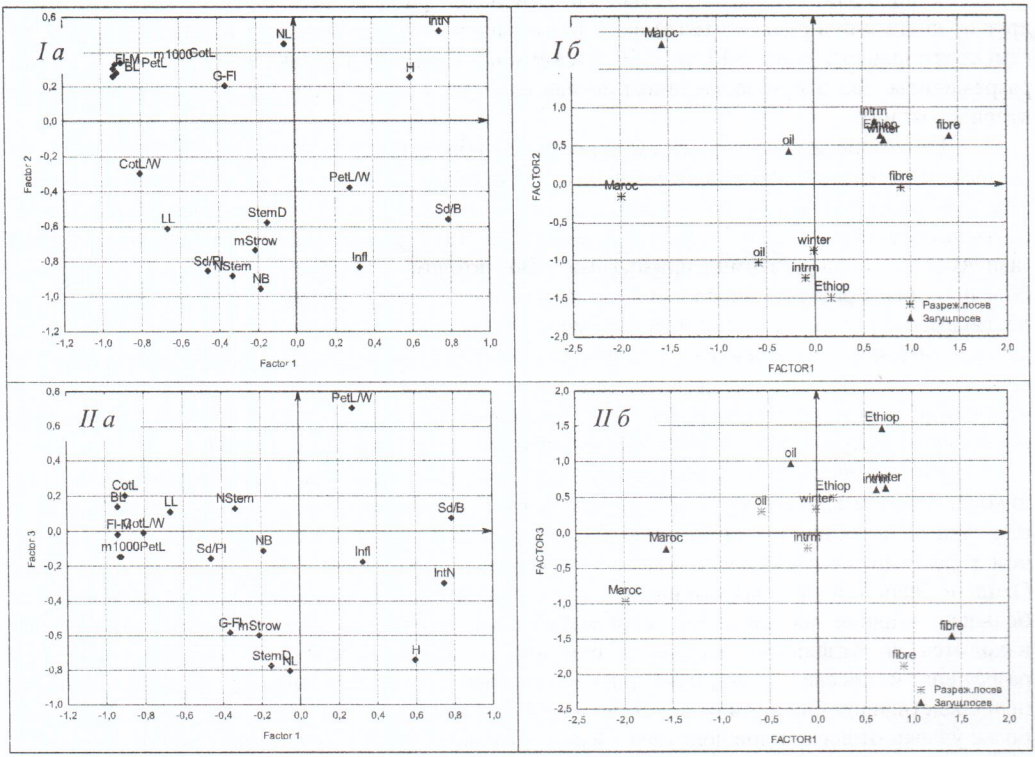


Рисунок 5. Результаты факторного анализа по 19 признакам у образцов Воронежский (Intrm), Бахмальский (oil), Ozimy (winter), к-2161 из Эфиопии (Ethp), к-7131 из Марокко (Maroc) и К-6 (fibre) при разреженном и загущенном посеве: I –взаимодействие между факторами 1 и 2, *а* – признаки, *б* – образцы; II – взаимодействие между факторами 1 и 3, а – признаки, б – образцы.
Figure 5. Factor analysis results for 19 characters of the accessions Voronezhsky(Intrm), Bakhmalsky(oil), Ozimi(winter), k-2161 from Ethiopia (Ethp), k-7131 from Morocco (Maroc) and K-6 (fibre) at sparse and dense planting: I – interaction between factors 1 and 2, a – characters, b – accessions; II – interaction between factors 1 and 3, a – characters, b – accessions

При взаимодействии 1-го и 2-го факторов (рис. 5-I*а*) возникли две плеяды признаков. Первая объединила диаметр стебля и его массу, число стеблей, число коробочек и массу семян с растения. Во второй плеяде оказались признаки продолжительность периода цветение-созревание, длина семядолей, лепестков и коробочек, а также масса 1000 семян. Отдельно от всех других признаков расположились длина листа, междоузлия и соцветия, общая высота растения, число листьев на технической части стебля, число семян в коробочке, соотношение длины и ширины лепестков и семядолей и продолжительность периода всходы-цветение.

При взаимодействии между 1-м и 3-м факторами (рис. 5-II*а*) также образовались две плеяды. Первая плеяда включает продолжительность периода всходы – цветение, число листьев, диаметр стебля и его массу, вторая – продолжительность периода цветение – созревание, длину семядолей, лепестков и коробочек, соотношение длины и ширины семядолей и массу 1000 семян. Не связаны между собой и с другими плеядами те же

признаки, что при взаимодействии между 1-м и 2-м факторами, а также число стеблей и коробочек и масса семян с растения.

Установлено, что крупносемянный лен и долгунец во всех случаях далеко отстоят друг от друга и от представителей всех других форм, что подтверждает их систематическую самостоятельность (рис. 5-I*б* и II*б*). Межеумок, Ozimi и карлик из Эфиопии как при разреженном, так и при загущенном посеве находятся в одной плеяде, кудряш расположен отдельно от них.

Для уточнения значимости сходства между образцами был проведен кластерный анализ данных, в результате которого признаки сгруппировались в несколько кластеров. В одном кластере оказались масса 1000 семян, длина семядолей, лепестков, листьев, коробочек и соотношение между длиной и шириной семядолей, что подтверждает наши прежние выводы о зависимости между этими признаками. Во втором кластере, связанном с первым, объединились признаки число семян в коробочке, длина соцветия и междоузлия, а также общая высота растения. Отдельный кластер образовали число стеблей, масса семян с растения, число коробочек, диаметр и масса стебля. Обособились признаки продолжительность периода всходы – цветение и число листьев, связанные между собой и с предыдущим кластером. В отдельном кластере сгруппировались продолжительность периода цветение-созревание, степень растрескивания коробочек и соотношение длины и ширины лепестков.

В итоге образцы сгруппировались в два больших кластера – кластер примитивных и дикорастущих и кластер культивируемых льнов. Колхидский лен и *L. bienne* независимо от площади питания находятся в одном кластере с *L. angustifolium* и более близки друг к другу, чем к последнему. Отдельные кластеры образовали масличные льны – межеумок, кудряш, Ozimi и Эфиопия при разреженном и загущенном посеве, т. е. площадь питания оказала большее влияние на них, чем систематическая принадлежность. Крупносемянный лен находится в отдельном кластере, близком к масличным льнам, выращенным при разреженном посеве. *L. crepitans* также образовал отдельный кластер, расположенный в непосредственной близости от кластера масличных льнов при загущенном посеве. Несколько более удален от всех видов долгунец. Все формы льна связаны друг с другом и объединены с *L. angustifolium* (рис. 6).

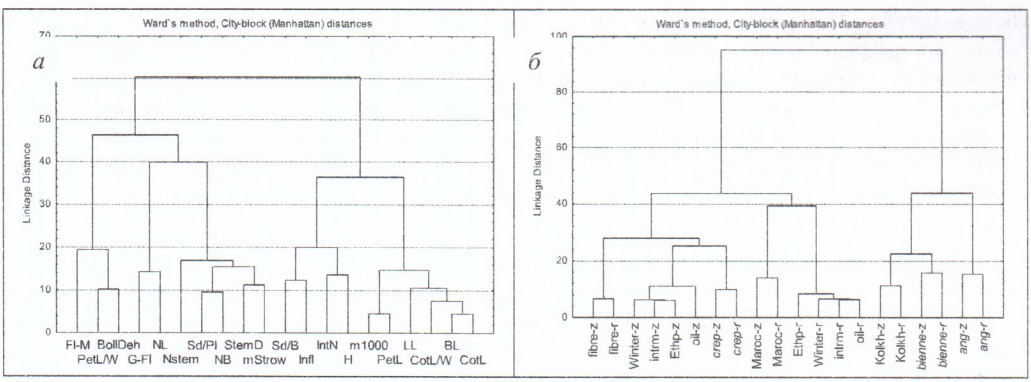


Рисунок 6. Дендрограмма систематических и филогенетических отношений между формами льна по 20 признакам при разреженном и загущенном посеве: а – признаки, б – образцы

Figure 6. Figure 6. Dendrogram of taxonomic and phylogenetic relations between flax forms at sparse and dense planting in respect of 20 characters: a – characters, b – accessions.

Таким образом, кластерный анализ подтвердил выявленные ранее связи между признаками и продемонстрировал большое сходство между масличными льнами: межеумком, кудряшом, Ozimi и к-2161 из Эфиопии, а также обособленность от них крупносемянного льна из Марокко, растрескивающегося *L. crepitans* и долгунца. Выявлена

связь всех этих подвидов с *L. angustifolium* и находящимися с ним в одном кластере Колхидским льном и *L. bienne*.

Настоящее исследование показало, что у льна существует ряд признаков, наследование которых, вероятно, может быть определено более точно. Признаки – степень растрескивания коробочек, масса 1000 семян, размер коробочек, длина лепестков, продолжительность периода всходы – созревание, паратипическая изменчивость которых не превышает 10% – по-видимому, наследуются небольшим числом генов, которое можно установить с помощью классического гибридологического анализа (Мережко, 1994). Так установлено, что признак растрескивания коробочек у сорта К-6, образцов Колхидский 1 и *L. angustifolium* наследуется одним доминантным геном, у *L. bienne* – одним рецессивным геном, у прыгунца *L. crepitans* – двумя доминантными генами (Кутузова, 2009). Показано, что каждый ген наследуется независимо от других и обладает разной экспрессивностью. Возможно, наследование других слабо варьирующих признаков также происходит с участием минимального числа генов.

Настоящее исследование позволило выявить признаки, наиболее информативные с точки зрения систематики льна, что может способствовать разработке системы культурного вида льна и определению статуса близких дикорастущих видов. Как оказалось, лен-долгунец, крупносемянный лен, *L. crepitans,* Колхидский 1, *L. bienne* и *L. angustifolium* систематически обособлены друг от друга, однако Колхидский лен и *L. bienne* имеют некоторые общие особенности. Образец Ozimi совершенно не отличается от других межеумков, т. е. представляет собой обычный масличный лен, который в странах с мягкой зимой высевают под зиму. Карлик из Эфиопии, который в условиях Кубани имел высоту 17 см и мелкие семена (масса 1000 семян 4,4 г), в нашем опыте стал схож с другими масличными льнами и отличался от них только укороченным периодом всходы – цветение. Нам не удалось выявить значительных различий между межеумком и кудряшом, так как их высота и другие признаки различались на минимально достоверные величины. Однако наши предыдущие исследования различных подвидов в географических посевах (Кировская, Ленинградская, Московская области, Краснодарский край) показали, что высота растений может изменяться настолько сильно, что в благоприятных условиях межеумки и даже кудряши могут быть выше долгунцов, выращенных в неблагоприятных условиях. Тем не менее, в определенном месте в одном году типы льна хорошо различаются между собой (Кутузова, Брач и др., 1991). *L. crepitans*, как показали наши исследования, значительно отличается от представителей других форм и, вероятно, систематически обособлен от них.

Мы подтвердили предположение многих исследователей, что первоисточником всего разнообразия вида *L. usitatissimum* является *L. angustifolium,* от которого произошли *L. bienne* и колхидский стелющийся лен, ставшие родоначальниками всех других форм культурного льна.

Впервые изучено влияние различных условий произрастания на такие морфологические признаки, как длина и ширина семядолей, листьев, лепестков, коробочек и показана их низкая вариабельность, что важно для использования в целях уточнения систематики культурного льна.

Наше исследование подтвердило основанные на изучении большого разнообразия культурного и дикорастущего льна выводы других авторов (Diederichsen, Hammer, 1995), о том, что у растений льна, в том числе *L. angustifolium*, существуют тесные корреляции между массой семян, длиной и шириной лепестков и коробочек и массой 1000 семян. Эти признаки хорошо различимы, легко и рано определяются, поэтому их корреляция с такими важнейшими хозяйственно ценными характеристиками, как семенная продуктивность и масса 1000 семян, на которые ведется селекционная работа, важна для селекционного процесса. Выявленная тесная зависимость между массой 1000 семян и размером семядолей и листьев, лепестков и коробочек может быть с успехом использована для раннего отбора (практически начиная с фазы всходов) крупносемянных генотипов в гибридных популяциях при селекции льна на крупность семян и повышение семенной продуктивности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучено варьирование морфологических и хозяйственно ценных признаков в условиях разреженного и загущенного посева у 10 образцов льна, включающих по одному типичному представителю от каждого из 5 подвидов культурного льна, а также 5 форм, систематическая принадлежность которых требует уточнения. Наименьший коэффициент вариации характерен для признаков: степень растрескивания коробочек, длина семядолей, лепестков и коробочек, масса 1000 семян, общая высота растений и продолжительность вегетационного периода. Эти признаки наиболее информативны для систематики и изучения их наследования.

Подтверждена правомерность предположения многих авторов, что источником всего разнообразия вида *L. usitatissimum* является *L. angustifolium,* от которого произошли *L. bienne* и Колхидский стелющийся лен, ставшие родоначальниками всех других форм культурного льна.

Показано большое сходство между масличными льнами: кудряшом, межеумком, озимым льном из Европы и карликовым льном из Эфиопии и обособленность от них и друг от друга крупносемянного льна из Марокко, растрескивающегося *L crepitans* и долгунца.

Установлены тесные корреляции между массой 1000 семян и размером семядолей, лепестков и коробочек, что может быть использовано для раннего отбора крупносемянных генотипов в гибридных популяциях при селекции льна на крупность семян и повышение семенной продуктивности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Брач Н. Б.* Влияние условий выращивания на проявление и наследование признаков льна-долгунца // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб: ВИР. 1999. Т. 156. С. 40 – 45.

2. *Брач Н. Б., Пороховинова Е. А.*.Наследование морфологических и хозяйственно ценных признаков льна (*Linum usitatissimum* L.). Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб. 2005. С. 303 – 329.

3. *Вавилов Н .И.*-Географическая изменчивость растений // «Науч. слово». 1928. № 1. С. 23 – 33.

4. *Давидян Г. Г.* Географическая изменчивость льна и конопли // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л: ВИР. 1975. Т. 55. вып. 1. С. 81 – 93.

5. *Ефимов В. М, Ковалева В. Ю.* Многомерный анализ биологических данных. СПб. 2008. 88 с.

6. *Ивантер Э. В., Коросов А. В.* Введение в количественную биологию. Петр. ГУ: Петразоводск, 2003. 304 с.

7. *Изучение коллекции льна* (*Linum usitatissimum* L.): Метод. указ. // Сост.: *Кутузова С. Н., Питько Г. Г.* Л.: ВИР, 1988. 30 с.

8. *Кутузова С. Н., Брач Н. Б., Тихвинский С. Ф.* и др. Географическая изменчивость хозяйственно ценных признаков льна // Раст., ген. и сел. техн. культур. 1991. Т. 144. С. 40 – 48.

9. *Кутузова С. Н.* Доноры устойчивости льна-долгунца к ржавчине. // Идент. генофонд раст и сел. СПб. 2005. С. 389 – 405.

10. *Кутузова С. Н.* Наследование степени растрескивания коробочек у подвидов культурного льна *Linum .usitatissimum* // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб: ВИР.2009. Т. 166. С. 156 - 162.

11. *Лакин Ф. Г.* Биометрия. М. ВШ. 1990. 352 с.

12. *Мережко А. Ф.* Генетический анализ количественных признаков для решения задач селекции растений // Генетика. 1994. Т. 30, № 10. С. 1317 - 1325.

13. *Полонецкая Л. М., Хотылева Л. В.* и др. Генетический контроль хозяйственно ценных признаков и устойчивости к фузариозному увяданию у льна // Вест. АН Беларуси. Сер. биол. наук. 1998. № 1.С. 43 – 47.

14. *Пономарева М. И., Платонова Л. И.* Влияние метеорологических условий на хозяйственно-биологические свойства льна-долгунца // Сб. науч. трудов ВНИИЛ. 1982. Вып. 19. С. 171 – 176.

15. *Рожмина Т. А.* Доноры устойчивости льна к фузариозному увяданию. Идент. генофонд раст. и сел. СПб. 2005. С. 405 – 418.

16. *Сизов И .А.* Лен. М., 1955. 253 с.

17. *Сизов* И. А. Взаимодействие метеорологических факторов и географических условий на рост и развитие льна // Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1958. Т. 31, Вып. 3. С. 3 – 25.

18. *Сизов И .А.* Закономерности развития и роста льна под влиянием внешних факторов // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. 1963. Т. 35. Вып. 3. С. 5 – 20

19. *Синская Е. Н.* Вопросы развития и роста льна в связи с органообразованием и накоплением урожая // Сб. работ по биологии развития и физиологии льна. С.-х. Гиз, 1954. С. 5 – 44.

20. *Черноморская Н. М., Станкевич А. К.* К вопросу о внутривидовой классификации льна обыкновенного (*Linum usitatissimum* L.*)* // Сел. и ген. техн. культ. 1987. Т. 113. С. 53 – 63.

21. *Шаров И. Я.* Влияние температуры на рост и развитие сортов и форм льна // Тр. по прикл. бот., ген. и сел., 1963. Т. 35. Вып. 3. С. 83 – 89.

22. *Broadfoot W .E., Stakman E. C.* Physiologic Specialization of Fusarium lini Bolley // Phytopath. 1926. № 16. P. 84.

23. *Deshpande R. B., Jeswani L. M.* A note on the results of performance tests of N.P. rust resistant strains // Current Shi. 1955. V. 5, № 1. P. 202 - 203.

24. *Diederichsen A., Hammer K.*. Variation of cultivated flax (*Linum usitatissimum* L. subsp. *usitatissimum*) and its wild progenitor pale flex (subsp. *angustifolium* (Huds.) Thell) // Gen. Pes. and Crop. Evol. 1995. V. 42. P. 263 - 272.

25. *Flor H. H.* Inheritance of rust reaction in a cross between the flax varieties Buda and J.W.S. // Journ. Agr. Res. 1941. V. 63, № 7. P. 369 - 388.

26. *Flor H. H., Comstock V. E.* Identification of rust – conditioning genes in flax cultivars // Crop. Sci. 1972. V. 12, № 6. P. 800 - 804.

27. *Gorau S. C., Khosla H. K.* et al. Inheritance of wilt resistance in linseed // Ind. J. Agr. Sci. 1987. V. 57, № 9. P. 625 - 627.

28. *Islam M. R., Shepherd K. W.* Present status of genetics of rust resistance in flax // Euphytica. 1991. V. 55. P. 255 - 267.

29. *Misra D. P., Prasada R.* Status of linseed rust races in India and sources of resistance // Ind. Phytopat. 1966. V. 19, № 2. P. 184 - 187.

30. *Plonka F.* Les varietes de Lin et leor malades // Inst. Nat. de la recherche Agronomique. Paris, 1956. P. 8 – 139.

31. *Shaw F. J. F., Khan A. R., Alan M.* Studies in Indian oil-seeds. The Inheritance of characters in Undianlinseed // Ind. J. of Agr. Sci. 1931. V. 1. P. 1 – 57.

32. *Tammes T.* The Genetics of the Genus Linum // Biol. Gen.. 1928. V. 4. P. 1 – 36.

ПЕРСПЕКТИВЫ СЕЛЕКЦИОННОГО УЛУЧШЕНИЯ КАЧЕСТВА ЛЬНОВОЛОКНА

Н. Б. Брач, А. В. Павлов, С. Н. Кутузова, Е. А. Пороховинова
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: n.brutch@vir.nw.ru

РЕЗЮМЕ

По результатам двухлетнего изучения 65 образцов коллекции льна-долгунца ВИР была составлена база данных по 18 хозяйственно ценным признакам. Математический анализ созданной базы данных позволил прогнозировать возможности селекционного улучшения качества волокна в сочетании с его высокой продуктивностью.

Ключевые слова: лен, селекция, выход волокна, качество волокна, корреляции

PROSPECTS OF FLAX FIBRE QUALITY IMPROVEMENT BY BREEDING

N. B. Brutch, A. V. Pavlov, S. N. Kutuzova, E. A. Porokhovinova
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St Petersburg, Russia, e-mail: n.brutch@vir.nw.ru

SUMMARY

After two years evaluation of 65 fibre flax accessions from the VIR collection a database of 18 agronomic characters was developed. Mathematical analysis of the database helped to prognosticate breeding possibilities in improving fibre quality combined with high productivity.

Key words: flax, breeding, fibre content, fibre quality, correlations

ВВЕДЕНИЕ

В современном мире большое внимание уделяется развитию производства натуральных волокон, в частности расширению посевов льна. Для решения этой задачи необходимо создание новых сортов. Однако анализ достижений научной селекции льна-долгунца в России показал, что к концу 20-го века сужение разнообразия исходного материала, а также ограничение целей селекции лишь повышением продуктивности культуры частично снизили когда-то непревзойденное качество отечественного льноволокна (Кутузова и др., 2005). К этому времени в нашей стране были созданы и районированы сорта, содержащие до 30% и более волокна, а в некоторых линиях оно доведено до 40% и приближается к своему биологическому пределу (Кутузова, 1991; Тихвинский и др., 2000; Павлова, 2005; Понажев, 2005а). В то же время рост содержания волокна привел к снижению его качественных характеристик (гибкости, тонины, разрывной нагрузки), неравномерному распределению волокнистых веществ по длине стебля и, вследствие этого, изменению морфологических признаков растений. Форма стеблей, приближавшаяся ранее к цилиндрической, постепенно перешла в усеченный конус (Павлова, 2005; Понажев, 2004). Снижению качества льнопродукции способствует и широкое распространение неполегающих сортов, волокно которых обладает низкой прядильной способностью (Живетин и др., 2001).

В настоящее время средний показатель качества тресты по России не превышает первого номера (Данилова, Синицына, 2000), тогда как для получения длинного волокна хорошего качества необходима треста не ниже 1,5 номера (Белякова, Советов, 2004). Удельный вес длинного трепаного волокна на льнозаводах не превышает 30 – 35 % (выход длинного волокна 5 – 10 %), в то время как в других странах он составляет 60 – 70 % (Новиков, Смирнов, 2002). Низкая прочность, недостаточная гибкость, высокое содержание нестандартных волокнистых комплексов – все это является причиной невысокого качества

трепаного волокна, в основной массе не превышающего 9 – 10-го номера (Понажев, 2004). Пряжа, полученная из льноволокна российских сортов, имеет прочность на 25 % ниже западноевропейских (Понажев, 2005б). Однако следует заметить, что в последние годы в Западной Европе также наблюдалась тенденция снижения качества. Волокно становилось более грубым (Ущаповский, 2004).

С точки зрения селекции основной причиной создавшейся ситуации следует считать тот факт, что генотипы большинства сортов сформированы на основе нескольких линий, узкоспециализированных по хозяйственной и экологической направленности. Это значительно снижает ценность селекционного материала (Крепков, 1997; Павлова, 2005) и приводит к существенному усилению нежелательных связей между показателями скороспелости, урожайности и качества (Кутузова, Брач, 1997; Кутузова и др., 2005).

Таким образом, основной задачей современной селекции льна-долгунца является повышение качества волокна. Для ее решения необходимо, с одной стороны, расширять спектр используемого селекционного материала, а с другой – знать пределы возможностей селекционного объединения высокой продуктивности с высоким качеством волокна. Выявлению таких возможностей должно способствовать изучение взаимосвязей между признаками, определяющими продуктивность и качество. Научные данные по этим вопросам немногочисленны и противоречивы.

Изучая один из важных хозяйственных признаков – продолжительность вегетационного периода, одни ученые установили тесную связь скороспелости со снижением урожайности соломы и волокна (r = 0,74 – 0,91) (Афонин, Прыгун, 1980). По другим данным невысокие корреляции между этими признаками открывают возможность для выведения раннеспелых высокопродуктивных сортов (Брач, 1987, 1989; Степин, Понамарева, 2001).

Для признаков продуктивности было установлено, что урожайность длинного волокна связана с урожайностью соломы (r = 0,81 – 0,93) (Степин, Понаморева, 2001).

Повышение содержания волокна сопряжено с ухудшением его гибкости, прочности и ОРНр. Однако эти связи не всегда достаточно сильные: r = -0,40 – -0,60, r = -0,27 – -0,63 (Артемьева, 1983) и r = -0,34 – -0,74 (Богук, Сосновская, 1985) соответственно.

К числу наиболее тесно положительно связанных между собой качественных показателей волокна можно отнести только гибкость и тонину (Каргопольцев, Каргопольцева, 1965; Кутузова, Брач, 1997). Гибкость волокна слабо отрицательно связана с разрывной нагрузкой (Каргопольцев, 1967). Другие авторы указывают на более сильную отрицательную корреляцию (Марченков и др., 1985). Между значениями гибкости и ОРНр наблюдается тесная положительная связь (r = 0,60 – 0,80) (Артемьева, 1983). Изменение направления коэффициентов корреляций между разрывной нагрузкой и тониной (r = -0,88 – +0,71) говорит об отсутствии общей тенденции во взаимосвязи между этими признаками (Каргопольцев, Каргопольцева, 1965).

Таким образом, в связи с необходимостью поиска возможностей повышения результативности селекции, перед настоящей работой была поставлена задача выявления потенциальных возможностей использования мирового генофонда льна-долгунца, хранящегося в коллекции ВИР, для выведения новых сортов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для проведения данной работы послужили 65 образцов основной и генетической коллекций льна-долгунца ВИР. Они были отобраны по результатам многолетних испытаний как образцы, имеющие контрастные проявления морфологических и фенологических признаков, показателей продуктивности, содержания и качества волокна (табл. 1).

Таблица 1. Коллекционные образцы льна-долгунца, использованные в данном исследовании.
Table 1. Accessions from the fibre flax collection used in current research.

№ п/п	Образец	Название	Происхождение
1	к-5333	Светоч	Россия (ВНИИЛ)
2	к-5739	Л-1120	Россия (Смоленская ОС)
3	к-6531	Томский 10	Россия (Томская ГСХОС)
4	к-6807	Оршанский 2	Беларусь
5	к-6815	К-6	Россия (Псковский НИИСХ)
6	к-6818	Успех	Россия (ВНИИЛ)
7	к-7225	Торжокский-4	"
8	к-7235	Сальдо	Эстония
9	к-7246	Могилевский	Беларусь
10	к-7456	Белинка	Нидерланды
11	к-7472	Призыв 81	Беларусь
12	к-7563	Новоторжский	Россия (ВНИИЛ)
13	к-7694	Томский 16	Россия (Томская ГСХОС)
14	к-7697	Дашковский	Беларусь
15	к-7700	л-6 из к-726, Солецкий кряж	Россия (ВИР)
16	к-7701	л-3 из к-729, Псковский кряж	"
17	к-7702	л-4 из к-733, Псковский кряж	"
18	к-7703	л-4-1 к-744, Ярославский кряж	"
19	к-7704	л-10-1 из к-759, Ярославский кряж	"
20	к-7705	л-4-1 из к-5375, ГДС-3	"
21	к-7706	л-3 из к-6608, Currong, Австралия	"
22	к-7707	л-3-1 из к-6658, Svalof 60132, Швеция	"
23	к-7708	л-4-1 из к-7213, Natasja, Нидерланды	"
24	к-7732	*Linum crepitans*	Германия
25	к-7786	Белочка	Россия (Вятская ГСХА)
26	к-7804	Могилевский 2	Беларусь
27	к-7880	ВИР-4, F_6BC_3 л-1 из к-7472 × л-3 из к-729 × л-1 из к-7472	Россия (ВИР)

№ п/п	Образец	Название	Происхождение
28	к-7881	ВИР-5 F_7BC_3 л-1 из к-7472 × л-4-1 из к-5375 × л-1 из к-7472	Россия (ВИР)
29	к-7882	ВИР-6, F_8BC_6 л-3 из к-729 × л-3-3 из к-6807	“
30	к-7883	ВИР-7, F_8BC_6 л-7-1из к-744 × л-3-3 из к-6807	“
31	к-7884	ВИР-8, F_9BC_6 л-6 из к-726 × л-3-3 из к-6807	“
32	к-7885	ВИР-9, F_8BC_3 л-4-1 из к-5375 × л-3-3 из к-6807	“
33	к-7910	ВИР-10, F_7BC_3 л-4 из к-733 × л-3-3 из к-6807	“
34	к-8014	ВИР-11, F_8BC_5 л-3 из к-6608 × л-3-3 из к-6807	“
35	к-8241	Зарянка	Россия (ВНИИЛ)
36	к-8260	Отбор из Томский 16 ×Успех	Россия (МОВИР)
37	к-8263	Отбор из Оршанский 2 × Белочка	“
38	к-8266	Отбор из Сальдо × Могилевский	“
39	к-8269	Отбор из Сальдо × Белинка	“
40	к-8271	Отбор из Торжокский 4 × Белинка	“
41	к-8275	Отбор из Дашковский × Белинка	“
42	к-8294	Отбор из Белинка × Торжокский 4	“
43	к-8302	Отбор из Оршанский 2 × Белинка	“
44	к-8345	Мерелин	Нидерланды
45	к-8383	ВИР-13 F_8BC_3 л-1 из к-7472 × л-3-1 из к-6658 × л-7 из к-7472	Россия (ВИР)
46	к-8339	АР-4	Россия (ВНИИЛ)
47	к-8399	АР-5	“
48	к-8400	АР-6	“
49	ВИР гк-1	л-1 из к-30, Селекция Альтгаузен	Россия (ВИР)
50	ВИР гк-2	л-1 из к-48, Селекция Альтгаузен	“
51	ВИР гк-13	л-5 из к-489, Архангельский кряж	“
52	ВИР гк-65	л-3 из к-3178, местный, Тверская область	“
53	ВИР гк-79	л-1-2 из к-5408, Печерский кряж	“
54	ВИР гк-103	л-4 из к-5896, Lin 225, Нидерланды	“
55	ВИР гк-109	л-3-2 из к-6099, Makovi M.A.G., Аргентина	“
56	ВИР гк-124	л-1 из к-6284,Stormont Mothley, Сев. Ирландия	“
57	ВИР гк-143	л-1 из к-6917, Versailles, Франция	“
58	ВИР гк-159	л-1-1 из к-7659, Bionda, Германия	“
59	ВИР гк-261	ВИР-12 F_8BC_3 л-1 из к-7472 × л-3 из к-729 × л-7 из к-7472	“

№ п/п	Образец	Название	Происхождение
60	ВИР гк-263	ВИР-14 $F_{16}BC_3$ л-1 из к-7472 × л-4-1 из к-7213 × л-7 из к-7472	Россия (ВИР)
61	ВИР гк-264	ВИР-3, F_8BC_4 л-10-1 из к-759 × л-3-3 из к-6807	“
62	ВИР гк-268	л-3-3 из к-6807, Оршанский 2	“
63	ВИР гк-269	л-7 из к-7472, Призыв 81	“
64	ВИР гк-271	ВИР-104	“
65	и-099849	Колхидский-1	Грузия

Здесь и далее: к – номер каталога ВИР, ВИР гк – номер каталога генетической коллекции, и –интродукционный номер ВИР

В настоящей работе проанализированы результаты изучения образцов коллекции, выращенных на полях Пушкинского филиала ВИР (Ленинградская обл.) в 2004 и 2005 годах с использованием стандартных методик (Методики технологической оценки продукции льна и конопли, 1961, Методические указания. Изучение коллекции льна, 1988). Площадь делянки – 1 $м^2$, норма высева – 2000 семян/$м^2$. Повторность опыта – 2-кратная. Посев рендомизированный. Сорта-стандарты – через каждые 10 делянок. Уборка – в фазе ранней желтой спелости. Выделение волокна – методом тепловой мочки.

Погодные условия обоих лет изучения характеризовались значительным превышением температуры воздуха средних многолетних показателей. Осадки выпадали неравномерно. Нехватка влаги в 2004г. пришлась в основном на май, август и сентябрь. Май 2005г. характеризовался необычно обильными дождями. Зато потом они выпадали редко, и исключение составила только третья декада июля, когда уровень осадков в два раза превысил норму.

Были изучены следующие признаки: продолжительность вегетационного и межфазных периодов, общая и техническая высота растений, урожайность семян, соломы и волокна, содержание длинного и всего волокна, его качественные показатели. Для систематизации полученных результатов была создана оценочная база данных изученных образцов по 18 хозяйственно ценным признакам. Математическую обработку проводили с использованием t-критерия Стьюдента и корреляционного анализа (Доспехов, 1985; Лакин, 1990) в среде Statistica 6 и Excel 7.0 (Ростова, 2002).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Вариабельность хозяйственно ценных признаков.

Огромное значение для решения селекционных задач имеет раскрытие пределов варьирования хозяйственных признаков. Особенно важно выявление их экстремально высоких значений. Именно это в первую очередь и дает возможность определить потенциальные возможности селекции и создать модель идеального сорта.

Продолжительность вегетационного периода непосредственно не влияет на качественные характеристики волокна. Однако сроки уборки, непосредственно зависящие от скороспелости сорта, прямо сказываются на качестве получаемой продукции, особенно при росяной мочке. При оценке образцов по продолжительности вегетационного периода в качестве стандарта по раннеспелости использовали сорт Призыв-81 (к-7472) – наиболее раннеспелый среди селекционных сортов. Его период всходы – созревание в 2004 – 2005 гг. составил в среднем 75,0 ± 3,7 сут. (табл. 2). Наиболее раннеспелыми оказались л-7 из сорта Призыв-81 (ВИР ГК-269) – в среднем 66,5 и донор устойчивости к ржавчине ВИР-5, созданный путем насыщения сортом Призыв-81 линии 4-1 из сорта ГДС-3 (к-7881) – в среднем

66,0 сут. У них более короткими были оба межфазных периода. Все другие приведенные в таблице 2 образцы были раннеспелыми за счет сокращения периода всходы – цветение.

Таблица 2. Образцы льна-долгунца, превзошедшие стандарт по раннеспелости (Ленинградская обл.)
Table 2. Fibre flax accessions which surpassed the standard in earliness (Leningrad Province).

Образец	Название	Продолжительность периода, сут.											
		всходы – цветение						всходы – созревание					
		2004	±к st	2005	±к st	среднее	±к st	2004	±к st	2005	±к st	среднее	±к st
ВИР гк-269	л-7 из к-7472	31,0*	-13,6	44,0	+0,4	37,5	-6,5	62,0*	-16,0	69,0	-3,0	65,5*	-9,5
к-7881	ВИР-5	33,0*	-11,6	40,0*	-3,6	36,0*	-8,0	65,5*	-12,5	67,0*	-5,0	66,0*	-9,0
к-8399	АР-5	36,5	-8,1	42,0	-1,6	39,0	-5,0	67,5	-10,5	72,0	0,0	70,0	-5,0
ВИР гк-79	л-1-2 из к-5408	33,0*	-11,6	42,0	-1,6	38,0	-6,0	68,0	-10,0	76,0	+4,0	72,0	-3,0
к-6818	Успех	33,5	-11,1	47,0	+3,4	40,0	-4,0	69,0	-9,0	75,0	+3,0	72,0	-3,0
к-8400	АР-6	37,0	-7,6	46,0	+2,4	41,0	-3,0	70,0	-8,0	75,5	+3,5	73,0	-2,0
к-7472	Призыв 81, st	44,6	0,0	43,6	0,0	44,0	0,0	78,0	0,0	72,0	0,0	75,0	0,0
	$Sx_{95\%}$	±4,5		±2,0		±3,7		±5,8		±2,2		±3,7	
	$НСР_{95\%}$	11,4		2,6		7,4		11,0		4,8		7,9	

Здесь и далее: * – Достоверные отличия от сорта-стандарта
st – стандарт; $Sx_{95\%}$ – ошибка средней стандарта для 95%-ного уровня вероятности;
$НСР_{95\%}$ – наименьшая существенная разница для 95%-ного уровня вероятности

Полученные данные говорят о том, что продолжительность вегетационного периода потенциально может быть сокращена селекционным путем на 9 дней в условиях Северо-Запада. При этом желаемого результата можно достичь в основном за счет ускорения цветения. А продолжительность созревания у современных скороспелых сортов практически достигла биологического минимума и может быть сокращена не более чем на 1 – 2 сут.

Высота растения – один из важных хозяйственно ценных признаков, так как наибольшее содержание длинного волокна лучшего качества при прочих равных условиях бывает у растений, обладающих большей технической длиной (Гращенко, Агафонова, 1963). Стандартом по высоте растения служил сорт К-6. Общая высота и техническая длина в среднем за два года исследований составила у него соответственно 99,9 ±2,6 и 89,3 ±2,1 см (табл. 3). Значительно превзошли стандарт созданные в МОВИР гибриды: Сальдо × Могилевский, к-8266 (118 и 119 %); Сальдо×Белинка, к-8269 (113 и 115 %); Дашковский × Белинка, к-8275 (113 и 115 %), а также сорт Сальдо из Эстонии, к-7235 (114 и 115 %) и л-1 из к-6917 (Франция), ВИР ГК-143 (112 и 114 %).

Таким образом, общая высота растений льна-долгунца может быть доведена в среднем примерно до 115 см, а техническая – до 105 см., т. е. на 15 – 20% больше стандарта.

Таблица 3. Образцы льна-долгунца, превзошедшие стандарт по общей высоте и технической длине стебля (Ленинградская обл.)
Table 3. Fibre flax accessions which surpassed the standard in total height and stem technical length (Leningrad Province).

Образец	Название	Общая высота стебля, см						Техническая длина стебля, см					
		2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st	2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st
к-8266	Сальдо × Могилевский	127,6*	124	107,9*	111	117,8*	118	114,1*	126	98,4*	112	106,3*	119
к-7235	Сальдо	122,8*	119	104,8	108	113,8*	114	110,3*	121	94,3	107	102,3*	115
к-8269	Сальдо × Белинка	114,5*	111	111,0*	114	112,7*	113	103,6*	114	101,6*	116	102,6*	115
к-8275	Дашковский × Белинка	116,7*	114	108,2*	111	112,5*	113	105,9*	117	100,5*	114	103,2*	115
ВИР гк-143	л-1 из к-6917	111,5*	108	111,6*	115	111,5*	112	100,8*	111	103,5*	118	102,2*	114
к-8302	Оршанский 2 × Белинка	110,2*	107	100,5	104	105,4	105	99,3*	109	91,3	104	95,3	107
к-8271	Торжокский 4 × Белинка	108,7*	106	101,5	105	105,1	105	99,1*	109	92,8	106	95,9	107
к-8383	ВИР-13	109,1*	106	100,2	103	104,6	105	97,2*	107	91,3	104	94,2	105
ВИР гк-2	л-1 из к-48	108,8*	106	100,2	103	104,5	105	97,3*	107	92,0	105	94,6	106
к-7563	Новоторжский	109,1*	106	99,4	102	104,2	104	97,4*	107	88,8	101	93,1	104
к-6807	К-6, st	102,7	100	97,1	100	99,9	100	90,8	100	87,8	100	89,3	100
	$Sx_{95\%}$	± 3,5		± 3,3		± 2,6		± 2,8		± 3,3		± 2,1	
	$НСР_{95\%}$	5,4	5	9,7	10	6,3	6	4,8	6	8,4	10	6,7	8

Урожайность соломы оказывает существенное влияние на урожайность длинного и всего волокна. У стандарта – сорта К-6 (к-6815) – урожайность соломы в среднем за годы изучения составила 703 ± 85 г/м^2 (табл. 4). Из таблицы видно, что этот признак у большинства образцов сильно варьировал по годам. Стабильно превосходил стандарт лишь созданный в МОВИР гибрид Сальдо × Могилевский, к-8266 (170%), выделившийся и по высоте растений. Наиболее устойчивые результаты показали высокорослые гибриды МОВИР: Дашковский х Белинка, к-8275 (129%); Оршанский 2 х Белочка, к-8263 (121%); сорт из Эстонии – Сальдо, к-7235 (142%).

Таким образом, потенциальная урожайность соломы для сортов льна-долгунца в условиях Северо-Запада может составлять более 1 кг/м^2, т. е. превосходить нынешний стандарт не менее, чем в полтора раза.

Таблица 4. Образцы льна-долгунца, превзошедшие стандарт по урожайности соломы (Ленинградская обл.)
Table 4. Fibre flax accessions which surpassed the standard in straw yield (Leningrad Province).

Образец	Название	Урожайность соломы, г/м^2					
		2004	%kst	2005	%kst	среднее	%kst
к-8266	Сальдо × Могилевский	1355*	186	1035*	153	1195*	170
к-7910	ВИР-10	590	81	1500*8*	222	1045	149
к-7235	Сальдо	1060*	145	940	139	1000	142
к-7456	Белинка	1040*	142	800	119	920	131
к-8275	Дашковский × Белинка	960	132	850	126	905	129
к-7708	л-4-1 из к-7213	1100*	151	710	105	905	129
к-8263	Оршанский 2 × Белочка	847	116	850	126	848	121
ВИР гк-143	л-1 из к-6917	730	100	930	138	830	118
к-8294	Белинка × Торжокский 4	670	92	960	142	815	116
к-8400	АР 6	597	82	1010*	150	803	114
к-6815	К-6, st	730	100	675	100	703	100
	Sx $_{95\%}$	± 204		± 84		± 85	
	НСР $_{95\%}$	261	37	315	47	343	49

Урожайность семян льна-долгунца не имеет прямого отношения к урожайности и качеству волокна, однако очень важна для эффективного ведения семеноводства. У стандарта К-6 в среднем она составила 133 ± 15 г/м^2 (табл. 5). Стабильно превосходил стандарт лишь сорт Белинка (Нидерланды), к-7456 (159%). Высокую урожайность семян имели следующие образцы: гибрид МОВИР Сальдо × Могилевский, к-8266 (147%); сорт из Эстонии – Сальдо, к-7235 (141%); доноры устойчивости к ржавчине селекции ВИР – ВИР-7 (F_8BC_6 л-7-1из к-744 × л-3-3 из к-6807), к-7883 (136%) и ВИР-3 (F_8BC_4 л-10-1 из к-759 × л-3-3 из к-6807), ВИР ГК-264 (130%).

Таким образом, сорта льна-долгунца могут иметь потенциальную урожайность семян более 200 г/м^2 и превосходить стандарт более чем на 50%.

Содержание волокна. Наиболее ценным является длинное волокно. Стандарт – сорт К-6 имел содержание длинного волокна 18,7 ± 0,8 % (табл. 6). Значительно превзошли стандарт сорта ВНИИ льна – АР-6, к-8400 (156%); АР-4, к-8398 (144 %); АР-5, к-8399 (136%); донор устойчивости к ржавчине – ВИР-14 (($F_{16}BC_3$ л-1 из к-7472×л-4-1 из к-7213)×л-7 из к-7472), ВИР ГК-263 (129%); сорт из Нидерландов – Мерелин, к-8345 (144%); отечественные сорта – Томский-16, к-7694 (139%) и Торжокский-4, к-7225 (128%).

Таблица 5. Образцы льна-долгунца, превзошедшие стандарт по урожайности семян (Ленинградская обл.)
Table 5. Fibre flax accessions which surpassed the standard in seed yield (Leningrad Province).

Образец	Название	Урожайность семян, г/м^2					
		2004	%kst	2005	%kst	среднее	%kst
к-7456	Белинка	239*	199	185	128	212*	159
к-8266	Сальдо × Могилевский	233*	194	159	110	196	147
к-7235	Сальдо	176*	147	201	139	188	141
к-к-7883	ВИР-7	163	136	198	136	181	136
ВИР гк-264	ВИР-3	145	121	201	139	173	130
ВИР гк-103	л-4 из к-5896	180*	150	161	111	171	129
к-7885	ВИР-9	143	119	193	133	168	126
к-8263	Оршанский 2 × Белочка	141	118	196	135	168	126
к-6531	Томский 10	150	125	184	127	167	126
к-7910	ВИР-10	112	93	218*	150	165	124
к-7702	л-4 из 733	143	119	186	128	165	124
к-7708	л-4-1 из к-7213	181*	151	141	97	161	121
к-8294	Белинка × Торжокский 4	99	83	215*	148	157	118
к-6815	К-6, st	120	100	145	100	133	100
	Sx $_{95\%}$	± 32		± 16		± 15	
	НСР $_{95\%}$	47,0	39	66,0	44	64,0	47

Таблица 6. Образцы льна-долгунца, превзошедшие стандарт по содержанию длинного волокна (Ленинградская обл.)

Table 6. Fibre flax accessions which surpassed the standard in long fibre content (Leningrad Province).

Образец	Название	Содержание длинного волокна, %					
		2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st
к-8400	АР-6	31,1*	159	27,2*	153	29,1*	156
к-8398	АР-4	26,3*	135	27,6*	155	27,0*	144
к-8345	Мерелин	26,0*	133	27,8*	156	26,9*	144
к-7694	Томский-16	25,7*	132	26,2*	147	26,0*	139
к-8399	АР-5	24,6*	126	26,2*	147	25,4*	136
ВИР гк-263	ВИР-14	23,9*	123	24,5*	138	24,2*	129
к-7225	Торжокский 4	24,6*	126	23,3*	131	23,9*	128
к-8241	Зарянка	23,8*	122	23,2*	130	23,5*	126
к-7881	ВИР-5	22,7*	116	24,1*	135	23,4*	125
к-6815	К-6,st	19,5	100	17,8	100	18,7	100
	Sx $_{95\%}$	± 1,5		± 0,9		± 0,8	
	НСР $_{95\%}$	2,5	12	3,3	17	3,0	15

Наибольшее содержание всего волокна (за счет короткого) имели практически те же образцы, за исключением линии ВИР-14 и сорта Зарянка, у которых высокое содержание волокна наблюдалось в основном за счет длинного (табл. 7). Таким образом, содержание волокна – один из наиболее стабильных признаков у льна-долгунца.

Таблица 7. Образцы льна-долгунца, превзошедшие стандарт по содержанию всего волокна (Ленинградская обл.)

Table 7. Fibre flax accessions which surpassed the standard in total fibre content (Leningrad Province).

Образец	Название	Содержание всего волокна, %					
		2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st
к-8398	АР-4	35,5*	158	34,1*	147	34,8*	153
к-8400	АР-6	33,6*	150	33,9*	145	33,7*	148
к-8345	Мерелин	31,7*	142	34,0*	147	32,8*	144
к-8399	АР-5	30,8*	137	33,0*	142	31,9*	140
к-7694	Томский-16	30,9*	138	29,2*	126	30,0*	132
к-7225	Торжокский-4	31,1*	139	27,1*	117	29,1*	128
к-7563	Новоторжский	31,5*	141	26,0	112	28,7*	126
ВИР гк-269	л-7 из к-7472	28,4*	127	27,2*	117	27,8*	122
к-7881	ВИР-5	27,0*	121	28,5*	123	27,7*	121
к-6815	К-6, st	22,4	100	23,2	100	22,8	100
	Sx $_{95\%}$	±1,7		±0,8		±0,8	
	НСР $_{95\%}$	3,5	14	3,2	13	3,3	13

Урожайность волокна. В качестве стандарта был использован сорт К-6. Урожайность длинного волокна у него составила в среднем 130 ± 19 г/м^2. У большинства образцов она сильно колебалась по годам. По результатам исследований значительно превзошли стандарт следующие образцы (табл. 8): сорт АР-6 (ВНИИЛ), к-8400 (177%); донор устойчивости к ржавчине ВИР-10 (F_7BC_3 л-4 из к-733 × л-3-3 из к-6807), к-7910 (162%); гибрид МОВИР Сальдо × Могилевский, к-8266 (157%); сорт Мерелин (Нидерланды), к-8345 (153%).

Таблица 8. Образцы льна-долгунца, превысившие стандарт по урожайности длинного волокна (Ленинградская обл.)
Table 8. Fibre flax accessions which surpassed the standard in long fibre yield (Leningrad Province).

Образец	Название	Урожайность длинного волокна, г/м^2					
		2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st
к-8400	АР-6	186	133	275*	231	230*	177
к-7910	ВИР-10	113	81	307*	257	210*	162
к-8266	Сальдо × Могилевский	229*	164	180	151	204*	157
к-8345	Мерелин	184	131	215*	181	199*	153
к-8398	АР-4	166	119	218*	183	192	148
к-8241	Зарянка	203*	145	178	149	190	146
к-7563	Новоторжский	220*	157	157	132	188	145
к-7235	Сальдо	216*	154	156	131	186	143
к-7708	л-4-1 из к-7213	233*	166	138	116	185	142
к-8399	АР-5	133	95	229*	192	181	139
к-7880	ВИР-4	121	86	223*	187	172	132
к-6815	К-6, st	140	100	119	100	130	100
	Sx $_{95\%}$	± 49		± 19		± 19	
	НСР $_{95\%}$	55,0	39	73,0	54	72,0	52

По урожайности всего волокна выделились практически те же образцы, что и по этому показателю длинного волокна (табл. 9).

Наиболее продуктивные современные сорта льна-долгунца дают урожай всего и длинного волокна на уровне лучшего селекционного материала, превышая стандарт более чем на 50%. Это говорит о том, что они приблизились к потенциальным возможностям культуры.

Качество волокна. Качество волокна определяют такие признаки как прочность, гибкость, тонина, цвет, длина и др. Наиболее значимы среди них гибкость и прочность. Их доля в формировании качественных показателей волокна составляет 70% (Понажев, 2005б). В зарубежных исследованиях наряду с этими показателями большое значение придается тонине волокна (Pavelek, Tejklova, 2004).

В роли стандарта при определении всех показателей качества волокна использовали сорт Оршанский 2 (к-6807 из Беларуси), являющийся эталоном качества волокна.

максимально возможным значением признака. В то же время, подавляющее большинство селекционных сортов имеет менее прочное волокно.

Таблица 10. Образцы льна-долгунца, превзошедшие стандарт по гибкости волокна (Ленинградская обл.)
Table 10. Fibre flax accessions which surpassed the standard in fibre flexibility (Leningrad Province).

Образец	Название	Гибкость волокна, мм					
		2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st
ВИР гк-79	л-1-2 из к-5408	79,0*	118	69,6	115	74,5*	117
ВИР гк-263	ВИР-14	74,4	111	69,9	116	72,2	114
к-7883	ВИР-7	71,7	107	70,5	117	71,1	112
к-7732	*L. crepitans*	76,4	114	65,1	108	70,7	111
к-7704	л-10-1 из к-759	72,8	109	68,5	114	70,6	111
ВИР гк-65	л-3 из к-3178	69,5	104	68,7	114	69,1	109
к-7910	ВИР-10	70,3	105	66,5	110	68,4	108
ВИР гк-268	л-3-3 из к-6807	69,4	104	66,8	111	68,1	107
ВИР гк-269	л-7 из к-7472	67,2	100	68,9	114	68,1	107
ВИР гк-109	л-3-2 из к-6099	73,0	109	62,0	103	67,5	106
ВИР гк-1	л-1 из к-30	63,1	94	71,8	119	67,5	106
ВИР гк-261	ВИР-12	66,1	99	68,8	114	67,4	106
и-099849	Колхидский-1	58,8	88	73,5	122	66,2	104
к-6818	Успех	59,7	89	72,6	120	66,1	104
к-7880	ВИР 4	59,8	89	72,0	119	65,9	104
к-8383	ВИР-13	62,6	94	69,1	115	65,8	103
к-6807	Оршанский 2, st	66,9	100	60,3	100	63,6	100
	$Sx_{95\%}$	± 4,6		± 5,2		± 3,6	
	$НСР_{95\%}$	11,0	17	11,0	17	9,9	16

Метрический № (тонина) – это отношение длины волокна в миллиметрах к его массе в граммах. Он показывает, какую длину в метрах имеет волокно массой 1 г (Марков, 1969). Чем больше этот показатель, тем выше качество получаемой продукции. В современной практике вместо метрического номера используют обратный показатель – линейную плотность (толщину) – отношение массы волокна в граммах к его длине в километрах (текс). Она показывает какова в граммах масса волокна, имеющего длину 1 км. Чем меньше это значение, тем выше качество волокна (Марков, 1969).

Таблица 11. Образцы льна-долгунца, имевшие наибольшую разрывную нагрузку волокна (Ленинградская обл.)

Table 11. Fibre flax accessions with the highest fibre breaking load (Leningrad Province).

Образец	Название	Разрывная нагрузка, даН					
		2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st
ВИР гк-268	л-3-3 из к-6807	27,7	106	29,2	118	28,4	112
к-8275	Дашковский × Белинка	27,3	105	26,7	108	27,0	106
к-7884	ВИР-8	25,6	98	27,6	111	26,6	105
к-8294	Белинка × Торжокский 4	24,7	95	28,4	115	26,5	104
к-8269	Сальдо × Белинка	26,3	101	26,6	107	26,4	104
к-8263	Оршанский 2 × Белочка	25,2	97	27,6	111	26,4	104
ВИР гк-124	л-1 из к-6284	24,3	93	28,3	114	26,3	104
ВИР гк-13	л-5 из к-489	24,9	95	27,5	111	26,2	104
к-7786	Белочка	25,3	97	26,4	106	25,8	102
ВИР гк-2	л-1 из к-48	24,5	94	26,8	108	25,7	101
к-7235	Сальдо	29,5	113	21,0	85	25,2	99
к-6807	Оршанский 2, st	26,1	100	24,8	100	25,4	100
	$Sx_{95\%}$	± 3,2		± 1,4		± 1,6	
	$НСР_{95\%}$	4,8	22,0	5,4	24,0	5,5	25,0

У стандарта – Оршанский 2 – линейная плотность в среднем составила 3,0 ± 0,4 текс. Наименьшую линейную плотность имели следующие образцы (табл. 12): л-1-2 из к-5408 (Печерский кряж), ВИР ГК-79 (77%); л-3-3 из к-6807 (Оршанский 2), ВИР ГК-268 (87%); сорт Томский-16, к-7694 (87%); л-10-1 из к-759 (Ярославский кряж), к-7704 (87%). За годы изучения ни один из образцов достоверно не превзошел стандарт из-за значительного варьирования признака. Это говорит о том, что основные усилия селекционеров должны быть направлены на стабилизацию понижения линейной плотности волокна.

Относительная разрывная нагрузка расчетная ($ОРН_р$). Показателем, объединяющим основные свойства волокна (гибкость, разрывная нагрузка и тонина), близким по значению к $ОРН_ф$ (относительная разрывная нагрузка фактическая), является $ОРН_р$ (относительная разрывная нагрузка расчетная). У стандарта – Оршанский 2 – она составила 18,3 ± 0,9 сН/текс. В среднем за годы изучения ни один из образцов достоверно не превзошел стандарт (табл. 13). Это указывает на то, что селекционным путем вряд ли можно получить волокно значительно лучшего качества, чем у Оршанского 2. Вместе с тем ни один из проанализированных селекционных сортов не имел достаточно хорошего волокна.

На уровне стандарта оказались: л-3-3 из к-6807 (Оршанский 2), ВИР ГК-268 (110%); л-1-2 из к-5408 (Печерский кряж), ВИР ГК-79 (104%); доноры устойчивости к ржавчине – ВИР-14 (($F_{16}ВС_3$ л-1 из к-7472 × л-4-1 из к-7213) × л-7 из к-7472), ВИР ГК-263 (104%) и ВИР-10 ($F_7ВС_3$ л-4 из к-733 × л-3-3 из к-6807), к-7910 (102%).

Таблица 12. Образцы льна-долгунца с наименьшей линейной плотностью (Ленинградская обл.)
Table 12. Fibre flax accessions with the lowest linear density (Leningrad Province).

Образец	Название	Линейная плотность, текс					
		2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st
ВИР гк-79	л-1-2 из к-5408	1,9	83	2,7	73	2,3	77
ВИР гк-268	л-3-3 из к-6807	1,9	83	3,2	86	2,6	87
к-7694	Томский-16	2,3	100	2,8	76	2,6	87
к-7704	л-10-1 из к-759	2,1	91	3,0	81	2,6	87
к-7702	л-4 из 733	2,5	109	2,8	76	2,7	90
ВИР гк-1	л-1 из к-30	3,2	139	2,2*	59	2,7	90
ВИР гк-261	ВИР-12	2,4	104	3,0	81	2,7	90
к-7705	л-4-1 из к-5375	2,8	122	2,8	76	2,8	93
к-7880	ВИР 4	2,7	117	2,8	76	2,8	93
ВИР гк-269	л-7 из к-7472	2,8	122	2,8	76	2,8	93
ВИР гк-263	ВИР-14	2,0	87	3,6	97	2,8	93
ВИР гк-271	ВИР 104	3,1	135	2,6	70	2,9	97
к-6807	Оршанский 2,st	2,3	100	3,7	100	3,0	100
	Sx 95%	± 0,3		± 0,8		± 0,4	
	НСР 95 %	1,1	39,0	1,2	32,0	1,0	30,0

Таблица 13. Образцы льна-долгунца, имеющие наибольшую ОРНр волокна (Ленинградская обл.)
Table 13. Fibre flax accessions with the highest fibre relative breaking load (Leningrad Province).

Образец	Название	ОРНр, сН/текс					
		2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st
ВИР гк-268	л-3-3 из к-6807	21,4	108	18,8	112	20,1	110
ВИР гк-79	л-1-2 из к-5408	20,7	105	17,5	104	19,1	104
ВИР гк-263	ВИР-14	20,5	104	17,5	104	19,0	104
к-7910	ВИР-10	20,0	101	17,2	102	18,6	102
ВИР гк-261	ВИР-12	18,9	95	18,1	108	18,5	101
ВИР гк-269	л-7 из к-7472	18,3	92	18,4	109	18,4	101
к-7704	л-10-1 из к-759	18,9	95	17,8	106	18,4	101
к-7880	ВИР 4	17,7	89	18,6	111	18,2	99
ВИР гк-13	л-5 из к-489	18,3	92	18,0	107	18,2	99
ВИР гк-1	л-1 из к-30	16,6	84	19,5*	116	18,1	99
ВИР гк-271	ВИР 104	18,1	91	18,0	107	18,1	99
к-6807	Оршанский 2,st	19,8	100	16,8	100	18,3	100
	Sx 95%	± 07		± 0,9		± 0,9	
	НСР 95 %	2,4	14	2,2	13	2,0	12

Средний номер волокна устанавливают на основании комплекса свойств волокна, определяемых органолептически. При оценке качества волокна по этому методу было выявлено его значительное несоответствие с $ОРН_р$, что ставит под сомнение возможность использования его в селекционной практике (табл. 14).

Таблица 14. Образцы льна-долгунца, имевшие наибольший средний № волокна (Ленинградская обл.)
Table 14. Fibre flax accessions with the highest average number of fibre (Leningrad Province).

Образец	Название	Средний № волокна					
		2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st
ВИР гк-143	л-1 из к-6917	28	122*	19	100	23	109
ВИР гк-2	л-1 из к-48	27	117	19	100	23	109
ВИР гк-271	ВИР-104	27	117	19	100	23	109
к-8294	Белинка × Торжокский-4	24	104	21	111*	23	109
к-7885	ВИР-9	26	113	19	100	22	105
к-7880	ВИР-4	23	100	21	111	22	105
к-7708	л-4-1 из к-7213	26	113	18	95	22	105
ВИР гк-263	ВИР-14	24	104	20	105	22	105
ВИР гк-268	л-3-3 из к-6807	24	104	20	105	22	105
к-7246	Могилевский	25	109	19	100	22	105
к-7472	Призыв 81	24	104	20	105	22	105
к-6807	Оршанский 2, st	23	100	19	100	21	100
	$Sx_{95\%}$	±1,3		±0,6		±1,1	
	$НСР_{95\%}$	4	17	1	7	6	30

№ волокна по ТУ определяют по табличным данным на основании массовой доли инкрустов, а также показателей разрывной нагрузки и гибкости волокна, установленных инструментальным методом (ОСТ, 1994). В годы изучения у стандарта Оршанский 2 номер волокна по ТУ составил 21,6 ± 1,6 (табл. 15). Ни один из образцов достоверно не превзошел стандарт по этому показателю. На уровне стандарта оказались линии: л-3-3 из к-6807 (Оршанский 2), ВИР ГК-268 (105%); доноры устойчивости к ржавчине – ВИР- 11 (F_8BC_5 л-3 из к-6608 × л-3-3 из к-6807), к-8014 (101%) и ВИР-14 (($F_{16}BC_3$ л-1 из к-7472 × л-4-1 из к-7213) × л-7 из к-7472), ВИР ГК-263 (100%); ВИР-104, ВИР ГК-271 (100%). Оценка качества волокна на основе номера волокна по ТУ в основном близка к результатам оценки по $ОРН_р$ и подтверждает низкое качество волокна всех изученных сортов, кроме стандартного.

Таблица 15. Образцы льна-долгунца, имевшие наибольший номер волокна по ТУ (Ленинградская обл.)

Table 15. Fibre flax accessions with the highest number of fibre according to the Specifications (Leningrad Province).

Образец	Название	Номер волокна (ТУ)					
		2004	% к st	2005	% к st	среднее	% к st
ВИР гк-268	л-3-3 из к-6807	26,2	106	19,2	104	22,7	105
к-8014	ВИР-11	24,9	100	18,7	102	21,8	101
ВИР гк-263	ВИР-14	24,1	97	19,2	104	21,7	100
ВИР гк-271	ВИР-104	25,1	101	18,1	98	21,6	100
ВИР гк-261	ВИР-12	23,8	96	19,0	103	21,4	99
к-7910	ВИР-10	24,1	97	18,7	102	21,4	99
к-7885	ВИР-9	24,2	98	18,5	101	21,4	99
к-7882	ВИР-6	24,4	98	18,2	99	21,3	99
ВИР гк-13	л-5 из к-489	23,6	95	19,0	103	21,3	99
к-7883	ВИР-7	22,5	91	19,3	105	20,9	97
к-7880	ВИР-4	22,1	89	19,2	104	20,7	96
к-6807	Оршанский 2,st	24,8	100	18,4	100	21,6	100
	$Sx_{95\%}$	± 1,4		± 0,4		± 1,6	
	$НСР_{95\%}$	2,3	10	1,0	7	2,6	13

Взаимосвязи между хозяйственно ценными признаками.

На следующем этапе работы был проведен анализ генотипических корреляций между признаками у всех изучавшихся образцов (по каждому году отдельно). Наличие сильных связей между отдельными хозяйственными признаками затрудняет или даже делает невозможной их независимую селекцию. Существенность связи оценена по t-критерию Стьюдента. Для образцов льна-долгунца 2004 – 2005 гг. изучения она значима при $r \geq 0,25$ ($Sr = 0,12$; $tr = 2,05$). Полученные данные подтвердили сделанный ранее вывод о том, что сила корреляций между признаками зависит от условий выращивания растений (Брач и др., 2010). Однако изучение корреляций в различные годы дает возможность выявить наиболее сильные и определить степень их изменчивости.

Продолжительность периодов вегетации не оказывала сильного влияния на другие признаки льна-долгунца. Только в 2004 г. проявилась слабая корреляция ($r = 0,51$; $0,36$) [1] времени цветения с урожаем соломы. А увеличение периода цветение – созревание в 2004 году привело к снижению содержания длинного ($r = -0,62$; $-0,39$) и всего волокна ($r = -0,58$; $-0,36$); уменьшило урожайность длинного волокна ($r = -0,50$; $-0,22$). Таким образом, подтверждается потенциальная возможность выведения скороспелых высокопродуктивных сортов с хорошим качеством волокна.

[1] Первое число – 2004г., второе число – 2005г..

Показатели, определяющие урожайность растений по волокну, часто тесно связаны между собой. Для селекции этот факт имеет большое значение, так как отбор по каждому из признаков будет косвенно приводить к улучшению других. Общая высота растений всегда теснейшим образом связана с его технической длиной (r = 0,99; 0,99). В 2004 г. увеличение технической длины стебля привело к повышению урожайности соломы (r = 0,71; 0,36); длинного (r = 0,66; 0,35) и всего волокна (r = 0,64; 0,35). При этом возросла и разрывная нагрузка волокна (r = 0,58; 0,41).

Урожайность соломы в оба года изучения была положительно связана с урожайностью семян (r = 0,61; 0,62), длинного (r = 0,80; 0,87) и всего волокна (r = 0,86; 0,90). Содержание длинного волокна сильно положительно коррелировало с содержанием всего волокна (r = 0,88; 0,86) и средне – с урожайностью длинного волокна (r = 0,58; 0,56). Последняя, в свою очередь, была положительно связана с общей высотой растения (r = 0,65; 0,33), с содержанием (r = 0,59; 0,48) и урожайностью всего волокна (r = 0,95; 0,97).

Связь между содержанием волокна и его качеством в данной выборке не обнаружена. Это позволяет сделать вывод о том, что селекционным путем возможно объединение в генотипе одного сорта высокой продуктивности и качества волокна.

Многие признаки качества волокна коррелируют между собой. Линейная плотность отрицательно связана с показателями качества (за исключением разрывной нагрузки). Наиболее сильные положительные корреляции наблюдали между гибкостью и метрическим № (r = 0,72; 0,57), гибкостью и ОРНр (r = 0,77; 0,71); разрывной нагрузкой и № волокна по ТУ (r = 0,84; 0,66); метрическим № и ОРНр (r = 0,83); ОРНр и № волокна по ТУ (r = 074; 0,83).

Таким образом, основную трудность в создании сортов с высоким качеством волокна должен составлять подбор оптимального сочетания качественных показателей, прежде всего гибкости и линейной плотности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В заключение следует сказать, что возможности селекционного улучшения сортов льна-долгунца традиционными методами еще не исчерпаны полностью. В условиях Северо-Запада РФ продолжительность вегетационного периода льна-долгунца потенциально может быть сокращена селекционным путем на 9 дней. При этом желаемого результата можно достичь в основном за счет ускорения цветения. Продолжительность созревания у современных скороспелых сортов практически достигла биологического минимума и может быть сокращена не более чем на 1 – 2 суток. Общую высоту растений льна-долгунца довести в среднем примерно до 115, а техническую – до 105 см. Потенциальная урожайность соломы должна превышать 1 кг/м^2, а урожайность семян – 200 г/м^2.

Современные сорта льна-долгунца имеют высокое содержание волокна, а также урожайность всего и длинного волокна. Достигнутые показатели, видимо, уже близки к биологическому пределу. Однако качество волокна большинства современных сортов значительно уступает потенциальным возможностям культуры. В то же время выявленное нами отсутствие корреляций между признаками продуктивности и качества указывает на возможность создания высоковолокнистых сортов с высоким качеством волокна. Гибкость волокна в этих сортах должна быть доведена до минимального уровня 75 мм, разрывная нагрузка – до 25 – 30 даН, линейная плотность – до 3,0 – 2,5 текс, ОРНр – до 18 – 21 сН/текс и номер волокна по ТУ – до 18 – 25.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Артемьева А. Е.* Химический состав и технологические свойства волокна льна-долгунца // Вести АН БССР, 1983. № 3. С. 52 – 57.
2. *Афонин М. И., Прыгун В. С.* Биологическая характеристика коллекции льна-долгунца в условиях БССР // Сб. науч. тр. БелНИИ земледелия, 1980. Вып. 23. С. 77 – 84.
3. *Богук А. М., Сосновская М. В.* Селекция льна-долгунца на повышение содержания волокна // Селекция, семеноводство и технология возделывания лубяных культур. М., 1985. С. 45 – 48.
4. *Брач Н. Б.* Корреляционный анализ признаков, характеризующих длину вегетационного периода у льна-долгунца // Сб. науч. тр. по прикл. бот., генет. и сел. / Сел. и ген. техн. культ. Л., 1987. Т. 113. С. 46 – 53.
5. *Брач Н. Б.* Корреляционный и факторный анализ некоторых признаков льна-долгунца // Науч.-технич. бюлл. ВИР. Л., 1989. В. 188. С. 45 – 46.
6. *Брач Н. Б., Шаров И. Я., Павлов А. В., Пороховинова Е. А.* Разнообразие признаков льна, связанных с формированием волокна, и влияние условий выращивания на их проявление // Экологическая генетика, 2010. № 1. С. 25 – 35.
7. *Белякова Н. А., Советов П. М.* Задачи интеграции – в повестке дня Шекснинского льняного комплекса Вологодской области // Пути повышения конкурентоспособности продукции из льна: Матер. Междунар. науч.-практ. конф. (г. Вологда, 3 марта 2004 г.). Вологда, 2004. С. 221 – 224.
8. *Гращенко М. Г., Агафонова К. Ф.* Влияние технической длины льносоломки на выход и качество волокна // Тр. по прикл. бот., генет. и сел. М. – Л.: Сельхозиздат, 1963. Т. 35. Вып.2. С. 237 – 239.
9. *Данилова Т. А., Синицына С. М.* Современные проблемы льноводства России // Итоги и перспективы развития селекции, семеноводства, совершенствования технологии возделывания и первичной переработки льна-долгунца: Матер. Междунар. науч.-практич. конф., посвящ. 70-летию ВНИИ льна (г. Торжок, 16 – 18 ноября 2000 г.). Торжок, 2000. С. 146 – 148.
10. *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. М., 1985. 351 с.
11. *Живетин В. В., Горн И. В., Муравьева Л. Ф.* Разработка технологии и создание технических средств ее реализующих для получения чистольняной пряжи ниже 33,5 текс из отечественного льняного волокна // Мат. конф.: Льняной комплекс России. Вологда, 2001. С. 43.
12. *Каргопольцев Л. Н.* Оценка качества волокна льна-долгунца на начальных этапах селекции // Селекция и семеноводство, 1967. № 4. С. 34 – 37.
13. *Каргопольцев Л. Н., Каргопольцева Н. М.* Селекция льна-долгунца на Могилевской сельскохозяйственной опытной станции // Селекция и семеноводство полевых культур. Минск: Урожай, 1965. С. 197 – 203.
14. *Крепков А. П.* Проблемы исходного материала в селекции льна-долгунца // Сб. науч. тр. Томск, 1997. С. 13 – 20.
15. *Кутузова С. Н.* Мировой генофонд льна и перспективы его использования в селекции // Сб. науч. тр. / Технические культуры: селекция, технология, переработка. М.: Агропромиздат, 1991. С. 186 – 191.
16. *Кутузова С. Н., Брач Н. Б.* Исходный материал для селекции на качество волокна в коллекции льна ВИР // Сб. науч. тр. Томск, 1997. С. 24 – 27.
17. *Кутузова С. Н., Брач Н. Б., Пороховинова Е. А., Шаров И. Я., Павлов А. В.* Сравнительная характеристика сортов льна-долгунца, районированных с 1932 по 2000 гг. // Проблемы повышения технологического качества льна-долгунца: Матер. Междунар. науч.-практич. конф. 2-3 ноября 2004 г. Торжок, 2005. С. 40 – 48.
18. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
19. *Марков В. В.* Первичная обработка лубяных культур. М.: Легкая индустрия, 1969. 460 с.

20. *Марченков А. Н., Купянская Н. А., Ремизова Т. В., Филоретова Г. А.* Создание исходного материала для селекции льна-долгунца // Селекция, семеноводство и технология возделывания лубяных культур. М.: Агропромиздат, 1985. С. 8 – 13.

21. Методики технологической оценки продукции льна и конопли / Сост.: *А. А. Арно, М. Г. Гращенко, С. А. Шиков.* М., 1961. 184 с.

22. *Методические* указания. Изучение коллекции льна / Под ред. Н. К. Лемешева. Л., 1988. 29 с.

23. *Новиков Э. В., Смирнов Б. И.* О первичной обработке льняной тресты // Науч. тр. ВНИИЛ /Селекция, семеноводство, агротехника, экономика и первичная обработка льна-долгунца. Торжок, 2002. Т. 2. С. 119 – 124.

24. ОСТ Р 17-05-012-94. «Лен чесаный. Технические требования». М., 1994. С. 29.

25. *Павлова Л. Н.* Методические подходы создания высокопродуктивных сортов льна-долгунца с широким адаптивным потенциалом //Селекция льна-долгунца – важнейший фактор повышения конкурентоспособности продукции льноводства: Сб. матер. науч.-практич. конф., посвящ. 95-летию селекции льна-долгунца на Северо-Западе России (г. Псков, 13-15 июля 2005 г.). Псков, 2005. С. 16-20.

26. *Понажев В. П.* Состояние и перспективы решения проблемы научного обеспечения производства конкурентноспособной продукции льна-долгунца // Пути повышения конкурентоспособности продукции из льна: Матер. Междунар. науч.-практич. конф. (г. Вологда, 3 марта 2004 г.). Вологда, 2004. С. 30-35.

27. *Понажев В. П.* Состояние и перспективы научного обеспечения производства продукции льна-долгунца высокого качества // Проблемы повышения технологического качества льна-долгунца: Матер. Междунар. науч.-практич. конф. (г. Торжок, 2-3 ноября 2004 г.). Торжок, 2005а. С. 6 – 11.

28. *Понажев В. П.* Современные проблемы повышения конкурентоспособности продукции льна-долгунца и роль селекции в их решении // Селекция льна-долгунца – важнейший фактор повышения конкурентоспособности продукции льноводства: Сб. матер. науч.-практич. конф. посвященной 95-летию селекции льна-долгунца на Северо-Западе России (г. Псков, 13-15 июля 2005 г.). Псков, 2005б. С. 8 – 13.

29. *Ростова Н. С.* Корреляции: структура и изменчивость // Тр. С.-Пб. общ. естествоисп. С.-Пб., 2002. С. 1. Т. 94. 307 с.

30. *Степин А. Д., Понамарева М.И.* Корреляционная связь урожайности соломы и волокна льна-долгунца с его морфологическими признаками // Науке нового века – знания молодых. Киров, 2001. С. 37-39.

31. *Тихвинский С. Ф., Доронин С. В., Дудина А. Н.* Селекция льна-долгунца на качество волокна // Современные проблемы льноводства на Северо-Западе РФ: Сб. матер. науч.-практич. конф. (г. Псков, 4-6 июля 2000 г.) Псков, 2000. С. 17 – 19.

32. *Ущаповский И. В.* Системность проблемы повышения урожайности и качества в льноводстве // Матер. Междунар. науч.-практич. конф. Вологда, 2004. С. 199 – 200.

33. *Pavelek M., Tejklova E.* Survey of Czech Breeding Methods, Development of the New Czech Flax (Linum usitatissimum L.) Variety Venica – The Way of Breeding and Agronomical Properties of Flax and Linseed Cultivars Registered in the Czech Republic. // Journal of Natural Fibers, 2004. V. 1. N. 4. P. 17 – 36.

СВЯЗИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ МЕЖДУ ЛИНИЯМИ ЛЬНА, КОНТРАСТНЫМИ ПО ЭТИМ ХАРАКТЕРИСТИКАМ

Н. Б. Брач, Е. А. Пороховинова
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: n.brutch@vir.nw.ru

РЕЗЮМЕ

Пять генов морфологических признаков льна были протестированы на возможность их связи с хозяйственно ценными признаками. Для двух из них такая корреляция была установлена статистически достоверно. Белая окраска лепестков, определяемая геном *wf1* у линии гк109, коррелировала с короткой фазой всходы – цветение первого цветка и сокращением числа листьев на стебле. Это подтверждает наличие связи между ранним цветением и малой облиственностию растений. Звездчатость белых цветков, контролируемая геном *s1*, связана с длительной фазой цветение первого цветка – созревание первой коробочки. Эта корреляция, проявляющаяся не во всех скрещиваниях и не во все годы, была обнаружена только в потомстве линии гк103. Видимо, ген *s1* у нее сцеплен лишь с одним из полимерных генов, отвечающих за продолжительность созревания в определенных условиях среды.

Ключевые слова: Связь морфологических и хозяйственных признаков, фазы вегетационного периода, цвет лепестков, *Linum usitatissimum* L.

LINKS BETWEEN THE MORPHOLOGICAL AND AGRONOMIC CHARACTERS IN HYBRIDS OF LINES WITH DIFFERENT MANIFESTATION OF THESE TRAITS

N. B. Brutch, E. A. Porokhovinova
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St. Petersburg, Russia,
e-mail: n.brutch@vir.nw.ru

SUMMARY

Five genes controlling morphological traits in flax were tested to check their possible links with agronomic characters. For two of them such correlation was proved with statistical significance. White colour of petals determined by the *wf1* gene in line gk109 correlated with a short phase "germination – flowering of the first flower" and reduced number of leaves on the stem. It proves the existence of link between early flowering and scant leafiness of plants. Star shape of white flowers controlled by the *wf1* gene is linked with a longer phase "flowering of the first flower – ripening of the first ball". This correlation did not reveal itself in all crosses or all years and was identified only in the progeny of line gk103. Its *sl* gene is apparently linked with only one of the polymer genes responsible for the duration of ripening in certain environments.

Key words: Links between morphological and economic characters, phases of the vegetative period, colour of petals, *Linum usitatissimum* L.

ВВЕДЕНИЕ

Для частной генетики и селекции любой культуры особый интерес представляет изучение связей между генами, отвечающими за морфологические признаки и хозяйственные характеристики. С одной стороны, такие корреляции могут указывать на плейотропный эффект генов качественных признаков или, в случае его отсутствия, дать возможность картировать локусы количественных признаков. С другой стороны, селекционерам наличие подобных связей позволило бы быстрее отбирать нужные генотипы из расщепляющейся популяции, а их отсутствие – использовать эти гены как независимые маркеры для идентификации и контроля чистоты сортов.

Более чем за 100 лет исследований у культурного льна различными авторами было описано значительное количество генов, контролирующих морфологические признаки льна, основную часть которых составляют окраска и форма частей цветка и семян (Tammes, 1928, 1930; Shaw et al, 1931; Plonka 1951, 1956, 1971; El-Hattab et al., 1974; и др). У линий генетической коллекции льна, созданной в ВИРе, также был идентифицирован ряд генов морфологических признаков (Брач и др., 2005 а, б). Кроме того, было проведено сравнение, а, по возможности, и тест на аллелизм с генами наиболее полной системы контроля фенотипов цветков и семян льна, разработанной Ф. Плонком (Plonka 1951, 1956, 1971).

В настоящей работе нами были использованы линии с 5 мутантными генами окраски и формы цветков и семян (Брач и др., 2005 б):

s1 (star 1) аллелен гену p^{b1} по классификации Ф. Плонка. Определяет зеленый гипокотиль; белые венчик, тычиночные нити и столбики; желтые пыльники и семена; сложенные и гофрированные лепестки.

pf1 (pink flower 1) аллелен гену a^d по классификации Ф. Плонка. Контролирует светло-розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, темно-желто-коричневые семена и ослабление голубого цвета тычиночных нитей и столбиков. Взаимодействуя с геном *s1,* определяет зеленый гипокотиль; белые венчик; тычиночные нити и столбики; желтые пыльники; недеформированные лепестки; темно-желто-коричневые семена.

RPF1 (Reduced Pink Flower 1) аллелен гену L^r по классификации Ф. Плонка. Ослабляет розовый цвет венчика у растений генотипа *pf1pf1RPF1* – до светло-розового. Проявляется только в этом генотипе.

wf1 (white flower 1) аллелен гену n^c по классификации Ф. Плонка. Контролирует белые венчик, тычиночные нити и столбики. Ген *WF1* в гетерозиготе обусловливает промежуточное наследование окраски лепестков, но полностью доминантен по цвету тычиночных нитей и столбиков (*WF1wf1* – лепестки светло-голубые, тычиночные нити и столбики – белые). Эпистатирует деформацию лепестков в генотипе *s1s1*. В гетерозиготе *WF1wf1s1s1* деформация ослабляется. Генотип *WF1wf1pf1pf1* визуально проявляется как белые лепестки, розовеющие при реакции с HCL. У генотипа *wf1wf1pf1pf1* пигмент в лепестках отсутствует полностью.

ora1 (orange anthers 1) обусловливает светло-оранжевый цвет пыльников, незначительное ослабление окраски жилок лепестков, тычиночных нитей и столбиков, желтую крапчатость у красно-коричневых семян, описанную нами впервые. Не проявляется в генотипах *pf1pf1*и *s1s1*. Не взаимодействует с *wf1* по окраске пыльников и семян. Но в генотипе *WF1wf1ora1ora1* лепестки становятся еще более светлыми, чем в *WF1wf1ORA1-*, а тычиночные нити и столбики – белыми. У генотипа *wf1wf1ora1ora1* лепестки, тычиночные нити и столбики белые.

Наследование хозяйственно ценных признаков льна пока плохо изучено, в связи с тем, что все они количественные и, кроме того, подвержены влиянию условий выращивания (Брач, 1999; Брач и др., 2005 б). Основное внимание ученые уделяют анализу наследования компонентов урожайности и фаз, составляющих вегетационный период. Ни в одном из известных нам исследований определенные гены, контролирующие эти признаки, идентифицированы не были. Все авторы отмечали полигенный характер наследования хозяйственных характеристик. В литературе описаны различные варианты доминирования и взаимодействия генов (Эллади,1939, 1940; Михайлин, 1978, 1982; Хотылева, Полонецкая, 1987, 1989, 1993; Степин, 2004; Kumar et al., 1980; Singh et al., 1981; Rao, Singh, 1987; Pavelek, 1992 и др.). Генетический анализ показал, что периоды от всходов до цветения и от цветения до созревания у льна контролируют разные генетические системы (Брач и др., 2005 б). В то же время, результаты изучения наследования облиственности стебля подтвердили представления ряда ученых (Егисен, Лукьяненко, 1979; Образцов, 1983) о количестве листьев на стебле как показателя скороспелости. Было установлено, что в полигенном контроле времени цветения и облиственности участвуют общие гены (Брач, 2007).

Работы по изучению взаимосвязей между качественными и количественными признаками ранее не проводились.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В данной работе были использованы 9 линий генетической коллекции льна ВИР, различавшиеся по генам, контролирующим окраску и форму цветка, а также по некоторым хозяйственно ценным признакам (табл. 1 и 2).

Таблица 1. Морфологические признаки линий генетической коллекции льна и идентифицированные у них гены.
Table 1. Morphological characters and genes identified in lines of flax genetic collection.

Номер	Линия	Происхождение	Фенотип	Генотип
гк2	л-1 к-48	Россия	Гипокотиль фиолетовый, лепестки голубые, плоские и гладкие, тычиночные нити и столбики синие, пыльники голубые, семена красно-коричневые (дикий тип)	*PF1, RPF1, S1, WF1, ORA1*
гк15	л-1 к-512	Россия	Гипокотиль фиолетовый, лепестки голубые, плоские и гладкие, тычиночные нити и столбики синие, пыльники голубые, семена красно-коричневые	*PF1, RPF1, S1, WF1, ORA1*
гк54	л-5 к-1507	Россия	Гипокотиль фиолетовый, лепестки голубые, плоские и гладкие, тычиночные нити белые, столбики синие, пыльники голубые, семена красно-коричневые	*PF1, S1, WF1, ORA1*
гк65	л-3 к-3178	Россия	Гипокотиль фиолетовый, лепестки голубые плоские и гладкие, тычиночные нити и столбики голубые, пыльники светло-оранжевые, семена красно-коричневые с желтыми крапинами	*PF1, RPF1, S1, WF1, ora1*
гк109	л-3-2 к-6099	Аргентина	Гипокотиль фиолетовый, лепестки, тычиночные нити и столбики - белые, пыльники голубые, семена красно-коричневые	*PF1, RPF1, S1, wf1, ORA1*
гк136	л-1 к-6634	Чехия	Гипокотиль зеленый, венчик, тычиночные нити и столбики белые, пыльники и семена желтые, лепестки сложенные и гофрированные, семена желтые	*PF1, RPF1, s1, WF1, ORA1*
гк103	л-4 к-5896	Нидерланды	Гипокотиль зеленый, венчик, тычиночные нити и столбики белые, пыльники и семена желтые, лепестки сложенные и гофрированные, семена желтые	*PF1, RPF1, s1, WF1, ORA1*
гк141	л-1 к-6815	Россия	Гипокотиль фиолетовый, лепестки розовые, тычиночные нити и столбики голубые, пыльники светло-оранжевые, семена темно-желто-коричневые	*pf1, rpf1, S1, WF1, ORA1*
гк143	л-1 к-6917	Франция	Гипокотиль фиолетовый, лепестки розовые, тычиночные нити и столбики голубые, пыльники светло-оранжевые, семена желто-коричневые	*pf1, rpf1, S1, WF1, ORA1*

Таблица 2. Хозяйственно ценные признаки линий генетической коллекции льна
Table 2. Agronomic characters of lines from flax genetic collection

Линия	Год	Продолжительность периода, сут.		Количество	Техническая
		всходы – цветение	цветение – созревание	листьев, шт.	высота, см
гк2	1988	36,9±0,19	23,8±0,20	–	82,9±0,83
гк15	1988	32,9±0,14	25,8±0,34	–	50,2±0,74
	1990	38,3±0,32	38,5±0,21	–	56,6±0,48
гк54	1988	38,7±0,20	33,0±0,68	–	62,6±0,73
	1990	46,1±0,28	47,8±0,40	–	62,7±0,55
гк65	1998	39,1±0,43	30,4±0,16	–	–
гк109	1998	36,4±0,40	33,7±0,68	–	–
	2004	50,9±0,56	34,9±0,15	61,7±1,05	84,6±0,71
	2005	40,7±0,35	28,0±0,45	55,8±0,46	66,2±0,56
гк136	1998	44,3±0,52	47,4±0,43	–	–
гк103	1988	43,7±0,40	35,0±0,41	–	73,7±0,91
	1990	48,1±0,35	50,7±0,75	–	75,9±1,04
гк141	1998	42,0±0,34	37,6±0,38	–	–
гк143	2004	63,6±0,68	31,9±0,40	104,6±1,69	101,8±2,60
	2005	50,4±0,29	28,3±0,63	105,1±0,99	85,7±1,18

Родительские формы, а также их гибриды первого и второго поколений выращивали на полях Пушкинского филиала ВИР (Ленинградская обл.) в луночном питомнике. Площадь питания каждого растения составляла 2,5 × 2,5 см, что соответствует густоте стояния производственных посевов. У каждого растения определяли фенотип цветка, продолжительность периодов от всходов до цветения первого цветка и от цветения первого цветка до созревания первой коробочки, техническую высоту растений (до соцветия), а также количество листьев на технической части стебля (до соцветия).

Оценку корреляций окраски и формы цветка и семян с количественными признаками проводили с использованием t-критерия Стьюдента и бисериального коэффициента корреляции (r_{bs}) (Лакин, 1990).

$$r_{bs} = \frac{(x_{cp1} - x_{cp2})}{S_x}\sqrt{\frac{n_1 n_2}{N(N-1)}}$$; где:

x_{cp1}, x_{cp2} – средние арифметические альтернативных по окраске групп;
n_1, n_2 – объемы этих групп;
$N = (n_1+n_2)$ – общее число наблюдений или объем выборки;

S_x – среднее квадратичное отклонение для всей выборки.

Значимость выборочного r_{bs} оценивали с помощью t-критерия Стьюдента. Нулевую гипотезу отвергали если:

$$t_ф = r_{bs}\sqrt{\frac{(N-2)}{(1-r_{bs}^2)}}$$ t_{st} для k=N-2 и 5%-ного уровня значимости.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В данной статье представлены только комбинации скрещиваний, в которых родительские линии различались по морфологическим и каким-либо хозяйственно ценным признакам.

Звездчатоцветковую линию гк103 скрещивали с рядом форм, отличавшихся от нее по продолжительности фаз вегетационного периода и высоте растений. В скрещивании гк103 (*s1*) с эталоном «дикого типа» гк2 (*S1*) t-критерий Стьюдента показал отсутствие связей между окраской цветка и хозяйственными признаками (табл. 3.).

Таблица 3. Сравнение генотипических классов расщепления F_2 от скрещивания гк103 × гк2 по хозяйственно ценным признакам (1988г., Ленинградская обл.)
Table 3. Comparison of genotypic classes of F_2 segregation in the hybrid gk103 × gk2 for agronomic characters (1988, Leningrad province)

Характеристика 1-го генотипа			Характеристика 2-го генотипа			$t_ф$	t_{st}
Генотип	$x_{ср}$±mx	n	генотип	$x_{ср}$±mx	n		
Длительность фазы всходы – цветение первого цветка							
S1-	40,1±0,24	204	*s1s1*	39,6±0.49	38	0,90	2,01
Длительность периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки							
S1-	28,1±0,26	204	*s1s1*	29,0±0,55	38	1,48	2,01
Техническая высота растений							
S1-	75,2±0,63	204	*s1s1*	76,3±1,38	38	0,75	2,01

Линии гк103 (*s1*) и гк54 (*S1*) мало отличались друг от друга по продолжительности фаз вегетационного периода, однако эти различия всегда были статистически достоверны. Кроме того, первая линия была заметно выше второй. В 1988г. изучали расщепление в F_2 от прямого скрещивания между ними. t-критерий Стьюдента не зафиксировал связи окраски и формы цветка ни с одним из количественных признаков (табл. 4.). В 1990г. анализировали реципрокное скрещивание. Несмотря на то, что родительские линии по продолжительности фазы цветение первого цветка – созревание первой коробочки различались только на три дня, белоцветковые растения второго поколения созревали на 6 сут. дольше голубоцветковых. Статистическую достоверность этой связи подтвердил и бисериальный коэффициент корреляции. Следует отметить, что контроль продолжительности созревания в данном скрещивании – полигенный, о чем говорят значительные трансгрессии в расщепляющейся популяции. Три четверти растений, составляющих трансгрессию в сторону увеличения признака, являлись белоцветковыми. В предыдущих исследованиях было показано, что тип наследования количественных признаков может меняться в зависимости от условий выращивания, так как в разную погоду могут проявляться различные гены (Брач и др., 2005 б). Это объясняет тот факт, что связь признака звездчатости цветка с

продолжительностью созревания не проявилась в 1988г. Для фазы всходы – цветение первого цветка и высоты растений t-критерий Стьюдента не зафиксировал их связи с окраской и формой цветка.

Гибрид между гк103 (*s1*) и гк15 (*S1*) изучали два года. В обоих опытах t-критерий Стьюдента показал, что звездчатоцветковые растения в F_2 статистически достоверно созревали дольше представителей дикого типа (табл. 5.). В данном случае трансгрессия в сторону увеличения сроков формирования семян не наблюдалась. В 1988г. различия между генотипическими классами цветков по обсуждаемому признаку были минимальны, и бисериальный коэффициент корреляции опроверг предположение о связи окраски цветков со скоростью созревания. Однако в 1990г. значимость корреляции подтвердилась. Для фазы всходы – цветение первого цветка и высоты растений t-критерий Стьюдента вновь не зафиксировал их связи с окраской и формой цветка.

Таблица 4. Сравнение генотипических классов расщепления F_2 от реципрокных скрещиваний гк103 и гк54 по хозяйственно ценным признакам (Ленинградская обл.)
Table 4. Comparison of genotypic classes of F_2 segregation in the hybrid gk103 × gk54 for agronomic characters (Leningrad province)

Характеристика 1-го генотипа			Характеристика 2-го генотипа			$t_ф$	t_{st}	r_{bs}	$t_ф$	t_{st}
Генотип	$x_{ср}$±mx	n	генотип	$x_{ср}$±mx	n					
гк103 × гк54 (1988г.)										
Длительность периода всходы – цветение первого цветка										
S1-	42,1±0,26	216	*s1s1*	41,5±0.71	40	0,88	2,01			
Длительность периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки										
S1-	35,0±0,34	216	*s1s1*	36,2±0,78	40	1,44	2,01			
Техническая высота растений										
S1-	66,0±0,64	216	*s1s1*	66,9±1,60	40	0,50	2,01			
гк54×гк103 (1990г.)										
Длительность периода всходы – цветение первого цветка										
S1-	47,1±0,19	244	*s1s1*	46,8±0.40	64	0,88	1,98			
Длительность периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки										
S1-	48,6±0,26	244	*s1s1*	55,0±0,87	64	7,05	1,98	0,13	2,30	1,98
Техническая высота растений										
S1-	61,7±0,44	244	*s1s1*	60,4±0,89	64	1,14	1,98			

Другая звездчатоцветковая безантоциановая линия гк136 (*s1*, *WF1*) отличалась от линии с обычными белыми цветками гк109 (*S1*, *wf1*) по продолжительности фаз вегетационного периода (табл. 6.). В расщепляющихся по аллелям гена *s1* классах второго поколения, не было обнаружено корреляций звездчатости цветков с продолжительностью обоих периодов развития растений. Однако гибриды F_2, различавшиеся по аллелям гена *wf1*, оказались неоднородными по продолжительности периода всходы – цветение первого цветка (табл. 6.), что подтвердилось использованием бисериального коэффициента корреляции. Значимые различия были зарегистрированы в ряду *WF1WF1* – *WF1wf1* – *wf1wf1*. Таким образом, было установлено, что рецессивные гомозиготы по гену *wf1* связаны с короткой фазой всходы – цветение первого цветка.

Таблица 5. Сравнение генотипических классов расщепления F_2 от скрещивания гк103 × гк15 по хозяйственно ценным признакам (Ленинградская обл.)

Table 5. Comparison of genotypic classes of F_2 segregation in the hybrid gk103 × gk15 for agronomic characters (Leningrad province)

Характеристика 1-го генотипа			Характеристика 2-го генотипа			$t_ф$	t_{st}	r_{bs}	$t_ф$	t_{st}
генотип	$x_{ср}$±mx	n	генотип	$x_{ср}$±mx	n					
1988г.										
Длительность периода всходы – цветение первого цветка										
S1-	38,1±0,23	202	*s1s1*	39,6±0,74	41	1,99	2,01			
Длительность периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки										
S1-	29,0±0,21	202	*s1s1*	30,8±0,57	41	2,96	2,01	0,11	1,71	1,98
Техническая высота растений										
S1-	62,2±0,67	202	*s1s1*	64,2±1,65	41	1,13	2,01			
1990г.										
Длительность периода всходы – цветение первого цветка										
S1-	43,6±0,17	280	*s1s1*	43,8±0,40	57	0,63	1,98			
Длительность периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки										
S1-	42,7±0,13	280	*s1s1*	45,2±0,50	57	4,91	1,98	0,34	6,62	1,98
Техническая высота растений										
S1-	58,5±0,35	280	*s1s1*	57,6±0,91	57	0,99	1,98			

Таблица 6. Сравнение генотипических классов расщепления F_2 от скрещивания гк136 × гк109 по хозяйственно ценным признакам (1998г., Ленинградская обл.)

Table 6. Comparison of genotypic classes of F_2 segregation in the hybrid gk136 × gk109 for agronomic characters (1998, Leningrad province)

Характеристика 1-го генотипа			Характеристика 2-го генотипа			$t_ф$	t_{st}	r_{bs}	$t_ф$	t_{st}
генотип	$x_{ср}$±mx	n	генотип	$x_{ср}$±mx	n					
Длительность периода всходы – цветение первого цветка										
WF1WF1	43,6±0,48	57	*WF1wf1*	41,8±0,40	89	2,81	2,00	0,23	2,91	1,96
WF1wf1	41,8±0,40	89	*wf1wf1*	39,7±0,38	53	3,81	2,00	0,28	3,60	1,96
WF1WF1	43,6±0,48	57	*wf1wf1*	39,7±0,38	53	6,31	2,00	0,52	7,34	1,98
S1-	41,5±0,30	160	*s1s1*	42,6±0,57	39	0,06	1,96			
Длительность периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки										
WF1WF1	35,2±0,48	39	*WF1wf1*	36,2±0,46	69	0,06	2,00			
WF1wf1	36,2±0,46	69	*wf1wf1*	36,0±0,51	37	0,01	2,00			
WF1WF1	35,2±0,48	39	*wf1wf1*	36,0±0,51	37	0,08	2,00			
S1-	36,6±0,28	121	*s1s1*	36,9±0,98	24	0,01	1,96			

Линии гк141 (*pf1*, *rpf1*, *S1*) и гк136 (*PF1*, *RPF1*, *s1*) также различались по длине вегетационного периода (табл. 2.). С помощью t-критерия Стьюдента в F_2 было установлено отсутствие связей проанализированных генотипов по генам *pf1* и *s1* с продолжительностью фаз вегетационного периода. В данном скрещивании не удалось выделить достаточное количество растений, отличающихся по аллелям гена *rpf1*, поэтому полученные результаты, указывающие на связь рецессивного аллеля с короткой фазой цветение первого цветка – созревание первой коробочки, нельзя считать полностью достоверными (табл. 7.).

Таблица 7. Сравнение генотипических классов расщепления F_2 от скрещивания гк141 × гк136 по хозяйственно ценным признакам (1998г., Ленинградская обл.)
Table 7. Comparison of genotypic classes of F_2 segregation in the hybrid gk141 × gk136 for agronomic characters (1998, Leningrad province)

Характеристика 1-го генотипа			Характеристика 2-го генотипа			$t_ф$	t_{st}	r_{bs}	$t_ф$	t_{st}
генотип	$x_{ср}$±mx	n	генотип	$x_{ср}$±mx	n					
Длительность периода всходы – цветение первого цветка										
PF1-	45,2±0,27	225	*pf1pf1*	45,2±0,45	80	0,04	1,96			
RPF1-	44,7±0,51	54	*rpf1rpf1*	48,0±1,55	9	2,00	2,26			
S1-	45,2±0,24	237	*s1s1*	45,2±0,47	68	0,11	1,96			
Длительность периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки										
PF1-	37,2±0,71	97	*pf1pf1*	36,3±0,58	35	1,02	1,98			
RPF1-	37,2±0,71	25	*rpf1rpf1*	33,8±0,63	9	2,85	2,37	0,38	2,31	2,04
S1-	37,1±0,67	103	*s1s1*	36,6±0,74	29	0,49	1,98			

Линии гк141 (*pf1*, *rpf1*, *WF1*) и гк109 (*PF1*, *RPF1*, *wf1*) различались по продолжительности фаз вегетационного периода. В описываемом скрещивании невозможно четко разграничить генотипические классы расщепления по аллелям гена *rpf1*, поэтому связь этого гена с количественными признаками не анализировали. С помощью t-критерия Стьюдента во втором поколении было установлено отсутствие связей проанализированных генотипов с длительностью периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки. Продолжительность первой фазы вегетационного периода не зависела от аллелей гена *pf1*. Однако связь между рецессивным аллелем гена *wf1* и коротким периодом всходы – цветение первого цветка, обнаруженная ранее, была подтверждена (табл. 8.).

Сходное по параметрам скрещивание проводили между гк143 (*pf1*, *rpf1*, *WF1*) и гк109 (*PF1*, *RPF1*, *wf1*), различавшихся по продолжительности фаз вегетационного периода, числу листьев на стебле и высоте растений. Как и в предыдущем случае, проанализировать влияние аллельного состояния гена *rpf1* на хозяйственные признаки не удалось. Связь рецессивного аллеля гена *wf1* с коротким периодом всходы – цветение первого цветка вновь подтвердилась, хотя различий между классами гетерозигот и рецессивных гомозигот по этому признаку у гибридов обоих направлений скрещиваний не наблюдали (табл. 9.) Аналогичный результат был зафиксирован для признака количество листьев на стебле. Рецессивный аллель гена *wf1* оказался связанным с малой облиственностью стеблей у растений. Это подтверждает выдвинутое ранее предположение о возможности участия в генетическом контроле времени цветения и количества листьев одних и тех же генов (гена) (Брач, 2007).

Таблица 8. Сравнение генотипических классов расщепления F_2 от скрещивания гк141 × гк109 по хозяйственно ценным признакам (1998г., Ленинградская обл.)
Table 8. Comparison of genotypic classes of F_2 segregation in the hybrid gk141 × gk109 for agronomic characters (1998, Leningrad province)

Характеристика 1-го генотипа			Характеристика 2-го генотипа			$t_ф$	t_{st}	r_{bs}	$t_ф$	t_{st}
генотип	$x_{ср}±mx$	n	генотип	$x_{ср}±mx$	n					
Длительность периода всходы – цветение первого цветка										
WF1WF1	41,9±0,25	183	*WF1wf1*	40,9±0,18	299	3,29	2,00	0,11	2,33	1,98
WF1wf1	40,9±0,18	299	*wf1wf1*	39,9±0,28	105	3,04	2,00	0,10	2,09	1,98
WF1WF1	41,9±0,25	183	*wf1wf1*	39,9±0,28	105	5,42	2,00	0,22	3,77	1,98
PF1-	41,1±0,15	469	*pf1pf1*	40,7±0,28	130	1,09	1,98			
Длительность периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки										
WF1WF1	32,5±0,33	85	*WF1wf1*	33,2±0,26	154	1,39	2,00			
WF1wf1	33,2±0,26	154	*wf1wf1*	33,1±0,58	59	0,10	2,00			
WF1WF1	32,5±0,33	85	*wf1wf1*	33,1±0,58	59	0,86	2,00			
PF1-	33,0±0,22	238	*pf1pf1*	32,9±0,40	68	0,18	1,98			

Таблица 9. Сравнение генотипических классов расщепления F_2 от реципрокных скрещиваний гк109 и гк143 по хозяйственно ценным признакам (Ленинградская обл.)
Table 9. Comparison of genotypic classes of F_2 segregation in the hybrid gk109 × gk143 for agronomic characters (Leningrad province)

Характеристика 1-го генотипа			Характеристика 2-го генотипа			$t_ф$	t_{st}	r_{bs}	$t_ф$	t_{st}
генотип	$x_{ср}±mx$	n	генотип	$x_{ср}±mx$	n					
гк109 × гк143 (2005г.)										
Длительность периода всходы – цветение первого цветка										
WF1WF1	46,4±0,40	54	*WF1wf1*	44,9±0,35	114	2,71	1,98	0,19	2,50	1,96
WF1wf1	44,9±0,35	114	*wf1wf1*	44,9±0,48	46	0,01	1,99			
WF1WF1	46,4±0,40	54	*wf1wf1*	44,9±0,48	46	2,29	1,99	0,23	2,30	1,96
PF1-	45,4±0,24	217	*pf1pf1*	45,7±0,32	93	0,95	1,97			
Длительность периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки										
WF1WF1	28,6±0,37	54	*WF1wf1*	28,6±0,21	114	0,12	1,99			
WF1wf1	28,6±0,21	114	*wf1wf1*	28,5±0,31	46	0,07	1,99			
WF1WF1	28,6±0,37	54	*wf1wf1*	28,5±0,31	46	0,16	1,98			
PF1-	28,6±0,16	217	*pf1pf1*	27,9±0,23	93	2,43	1,97	0,13	2,39	1,96
Число листьев на технической части стебля										
WF1WF1	76,7±1,57	54	*WF1wf1*	75,3±0,87	114	0,80	1,99			
WF1wf1	75,3±0,87	114	*wf1wf1*	72,2±1,56	46	1,74	1,99			
WF1WF1	76,7±1,57	54	*wf1wf1*	72,2±1,56	46	2,07	1,98	0,21	2,07	1,98
PF1-	75,0±0,69	217	*pf1pf1*	76,0±0,91	93	0,90	1,97			

Характеристика 1-го генотипа			Характеристика 2-го генотипа			$t_ф$	t_{st}	r_{bs}	$t_ф$	t_{st}
генотип	$x_{ср}$±mx	n	генотип	$x_{ср}$±mx	n					
Высота до первой коробочки										
WF1WF1	75,0±1,54	54	*WF1wf1*	75,4±0,87	114	0,75	1,99			
WF1wf1	75,4±0,87	114	*wf1wf1*	72,4±1,15	46	1,76	1,98			
WF1WF1	75,0±1,54	54	*wf1wf1*	72,4±1,15	46	1,34	1,99			
PF1-	75,0±0,65	217	*pf1pf1*	74,1±0,93	93	0,84	1,97			
гк143 × гк109 (2004г.)										
Длительность периода всходы – цветение первого цветка										
WF1WF1	59,9±0,49	35	*WF1wf1*	57,7±0,38	79	3,54	1,99	0,30	3,36	1,98
WF1wf1	57,7±0,38	79	*wf1wf1*	57,3±0,46	34	0,63	1,99			
WF1WF1	59,9±0,49	35	*wf1wf1*	57,3±0,46	34	3,82	2,00	0,42	3,83	2,00
PF1-	58,1±0,27	149	*pf1pf1*	58,0±0,40	57	0,20	1,98			
Длительность периода цветение первого цветка – созревание первой коробочки										
WF1WF1	30,7±0,24	35	*WF1wf1*	31,4±0,19	79	2,37	1,99	0,20	2,22	1,98
WF1wf1	31,4±0,19	79	*wf1wf1*	31,7±0,24	34	0,77	1,99			
WF1WF1	30,7±0,24	35	*wf1wf1*	31,7±0,24	34	2,84	2,00	0,30	3,38	2,00
PF1-	31,3±0,13	149	*pf1pf1*	30,5±0,33	57	2,41	1,99	0,20	2,78	1,96
Число листьев на стебле										
WF1WF1	95,3±1,82	35	*WF1wf1*	89,0±0,94	79	3,10	2,01	0,31	3,41	1,98
WF1wf1	89,0±0,94	79	*wf1wf1*	86,7±1,53	34	1,25	2,00			
WF1WF1	95,3±1,82	35	*wf1wf1*	86,7±1,53	34	3,62	2,00	0,40	3,61	2,00
PF1-	89,8±0,79	149	*pf1pf1*	91,7±1,31	57	1,19	1,98			
Высота до первой коробочки										
WF1WF1	90,9±1,29	35	*WF1wf1*	89,8±0,71	79	0,76	2,00			
WF1wf1	89,8±0,71	79	*wf1wf1*	88,9±1,29	34	0,61	2,00			
WF1WF1	90,9±1,29	35	*wf1wf1*	88,9±1,29	34	1,11	2,00			
PF1-	89,8±0,57	149	*pf1pf1*	90,9±0,86	57	1,05	1,98			

В скрещивании гк143 × гк109 была зафиксирована статистически значимая связь гена *wf1* с увеличением периода созревания коробочек. Однако различия между геотипическими классами не превысили двух суток, срока, который можно считать пределом биологической значимости различий. Это поставило под сомнение полученный результат, тем более что ни в одном другом скрещивании такой феномен не был зарегистрирован. Высота растений и в данном случае оказалась независима от морфологического маркера белоцветковости.

Из всех изученных в данной комбинации хозяйственных признаков, только сокращение продолжительности созревания оказалось статистически значимо связанным с рецессивным аллелем гена *pf1*. Однако и в этом случае различия между классами не превысили двух суток. Таким образом, наличие корреляции розоволветковости с сокращением сроков созревания семян нельзя считать полностью доказанным.

Линия гк141 (*pf1, rpf1, ORA1*) отличалась от гк65 (*PF1, RPF1, ora1*) не только по окраске, но и по продолжительности фазы всходы – цветение первого цветка (табл. 2.). С помощью t-критерия Стьюдента было установлено отсутствие связей трех изученных генов со сроками цветения (табл. 10.).

Таблица 10. Сравнение генотипических классов расщепления F_2 от скрещивания гк141 × гк65 по продолжительности периода всходы – цветение первого цветка (1998г., Ленинградская обл.)

Table 10. Comparison of genotypic classes of F_2 segregation in the hybrid gk141 × gk65 for duration of the period «germination – flowering of the first flower» (1998, Leningrad province)

Характеристика 1-го генотипа			Характеристика 2-го генотипа			$t_ф$	t_{st}
генотип	$x_{ср}$±mx	n	генотип	$x_{ср}$±mx	n		
PF1-	42,4±0,1	774	*pf1pf1*	42,64±0,23	221	0,95	1,96
RPF1-	42,73±0,26	165	*rpf1rpf1*	42,38±0,5	56	0,63	1,98
ORA1-	42,46±0,12	556	*ora1ora1*	42,24±0,19	218	0,97	1,96

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, из изученных 5 генов, только два продемонстрировали связь с хозяйственными признаками. Белоцветковость, контролируемая геном *wf1,* коррелировала с короткой фазой всходы-цветение первого цветка и сокращением числа листьев на стебле во всех изученных скрещиваниях. На данном этапе работы нельзя точно сказать является ли эта связь результатом плейотропного эффекта гена *wf1* или его сцепления с генами, контролирующими раннее цветение и малую облиственность стебля. Интересно, что из описанных Ф. Плонком 17 генов, только ген n^c, аллельный *wf1*, вел свое происхождение от скороспелых северных прибалтийских льнов-долгунцов (Plonka, 1956). Но образец, из которого выделена наша линия гк109, был получен из Аргентины. Этот факт говорит в пользу гипотезы о плейотропии, хотя, безусловно, не может являться ее доказательством.

Связь гена *s1* с длительной фазой цветение первого цветка – созревание первой коробочки проявлялась не всегда. Прежде всего, она была выявлена только в скрещиваниях с гк103 (л-4 к-5896, Нидерланды). Таким образом, в данном случае предположение о плейотропном эффекте гена *s1* на продолжительность созревания следует отвергнуть. В потомстве гк103 данная корреляция тоже проявлялась не во всех скрещиваниях и не во все годы. Видимо, ген *s1* у этой линии сцеплен лишь с одним из полимерных генов, отвечающих за скорость созревания в определенных условиях среды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Брач Н. Б.* Влияние условий выращивания на проявление и наследование признаков льна-долгунца // Ботаника, генетика и селекция технических культур: Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб., ВИР, 1999. Т. 156. С. 40 – 45.
2. *Брач Н. Б.* Внутри видовое разнообразие льна (*Linum usitatissimum* L.) и его использование в генетических исследованиях и селекции. // Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2007. 38 с.
3. *Брач Н. Б., Пороховинова Е. А., Кутузова С. Н.* Лен // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005. С. 303 – 329.
4. *Брач Н. Б., Пороховинова Е. А.* Наследование морфологических и хозяйственно ценных признаков льна (*Linum usitatissimum* L.) // Идентифицированный генофонд растений и селекция. СПб.: ВИР, 2005. С. 863 – 872.
5. *Егисен М. Е., Лукьяненко А. Н.* Наследование раннеспелости первым поколением гибридов томатов // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л.,1979. Т.65. №3. С. 10 – 14.
6. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: В.Ш., 1990. 351 с.
7. *Михайлин В. В.* Особенности наследования длины вегетационного периода у льна-долгунца // Сб. научных трудов ВНИИЛ. 1978. Вып. 15. С. 9 – 13.

8. *Михайлин В. В.* Особенности наследования длины вегетационного периода у льна-долгунца: Автореф. дис. ... канд. с. х. наук. Л., 1982. 20 с.
9. *Образцов А. С.* О некоторых биологических аспектах проблемы селекции на скороспелость // Сельскохозяйственная биология. 1983. Т. 18. № 10. С. 3 – 11.
10. *Степин А. Д.* Исходный материал для селекции льна-долгунца на скороспелость в условиях северо-восточной части Нечерноземной Зоны Российской Федерации // Автореф. дис. ... канд. с. х. наук. СПб., 2004. 22 с.
11. *Хотылева Л. В., Полонецкая Л. М., Прыгун В. С.* Гетерозис и анализ действия генов у межсортовых гибридов льна-долгунца // Сельскохозяйственная биология. 1987. № 8. С. 30 – 34.
12. *Хотылева Л. В., Полонецкая Л. М.* Генетический анализ длины проростков и высоты растений льна в онтогенезе, и использование этих признаков в селекции // Сельскохозяйственная биология. 1989. № 5. С. 40 – 43.
13. *Хотылева Л. В., Полонецкая Л. М.* Анализ действия генов у льна-долгунца // Доклады АН Беларуси. 1993. Т.37. № 4. С. 65 – 68.
14. *Эллади Е. В.* Наследование длины вегетационного периода у гибридов льна // Известия АН СССР. 1939. № 3. Серия биология. С. 371 – 388.
15. *Эллади Е. В.* Гибридизация в селекции масличного льна // Вестник с. х. науки (технические культуры). 1940. В. 3. С. 28 – 35.
16. *El-Hattab H., Radwan S. R. H., Momtaz A.* Flower color in flax: inheritance and association with some economic characters // Egyptian journal of genetics and cytology. 1974. V. 3. N 4. P. 87 – 94.
17. *Kumar S., Chauhan B. P. S., Jaimini S. S.* Diallel analysis of flowering and maturity in linseed // Indian journal of agricultural science. 1980. V. 50. N 3. P. 225 – 230.
18. *Pavelek M.* Classification of flax genotypes in regard to the course of phenological phases of the growth period in the F_1 and F_2 generation // Genetica a slechteni. 1992. V. 28. N 4. P. 307 – 318.
19. *Plonka F.* Comportement genetique de quelques caracteres de la fleur et de graines chez le lin // Annales de l'amelioration de plantes Institute National de la recherche Agronomique. Paris, 1951. N 2. P. 155 – 178.
20. *Plonka F.* Les varietes de Lin // Plonka F., Anselme C. Les varietes de Lin et leur malades. Paris: Institut National de la recherche Agronomique, 1956. P. 8 – 139.
21. *Plonka F.* La competition polinique ches le Lin cultive // Annales de l'amelioration de plantes Institute National de la recherche Agronomique. Paris, 1971. V. 21. N 2. P. 179 – 220.
22. *Rao S. K., Singh S. P.* Additive, dominance and epistatic effects in linseed // Indian journal of agricultural science. 1987. V. 57. N3. P. 208 – 211.
23. *Shaw F. J. F., Khan A. R., Alan M.* Studies in Indian oil-seeds The Inheritance of characters in Indian linseed // Indian journal of agricultural science. 1931. V. 1. P. 1 – 57.
24. *Singh N., Singh S. P., Singh C. B.* Genetic analysis of yield and yield-contributing characters in linseed using line x tester analysis // Indian journal of agricultural science. 1981. V. 51. N 7. P. 483 – 488.
25. *Singh N., Singh S. P., Singh C. B.* Genetic studies in linseed using partial diallel technique // Indian journal of agricultural science. 1981. V. 51. N 12. P. 853 – 856.
26. *Tammes T.* The genetics of the genus *Linum* // Bull. Genet. 1928. V. 4. P. 1 – 36.
27. *Tammes T.* Die Genetik des Leins // Der Zuchter. Jahrgang. 1930. Heft. 9. P. 246 – 257.

РЕЗУЛЬТАТЫ ОЦЕНКИ ОБРАЗЦОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА КОЛЛЕКЦИИ ВИР НА УСТОЙЧИВОСТЬ К РАСАМ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЛОЖНОЙ МУЧНИСТОЙ РОСЫ, РАСПРОСТРАНЁННЫМ В КРАСНОДАРКОМ КРАЕ[2]

Антонова Т. С.[1], Ивебор М. В.[1], Рожкова В. Т.,[3] Арасланова Н. М.[1], Гаврилова В. А.[2]
[1]Всероссийский научно-исследовательский институт масличных культур имени В. С. Пустовойта, Краснодар, Россия, e-mail: antonova-ts@mail.ru
[2]Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия, e-mail v.gavrilova@vir.nw.ru
[3]Кубанская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова, Краснодарский край, Россия

РЕЗЮМЕ

Ложная мучнистая роса, вызываемая облигатным грибным паразитом *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni, относится к числу наиболее вредоносных заболеваний подсолнечника. Потери урожая при условиях, благоприятных для развития патогена, могут составлять 50-70%.Исследованиями Антоновой с соавторами (2006, 2008) показано, что в Краснодарском крае на фоне доминирующей расы 330 экономически значимыми являются также расы 710 и 730. Проанализирована устойчивость к указанным расам 420 образцов подсолнечника коллекции ВИР. Большинство их оказались восприимчивы. Однако выявлены образцы, устойчивые как к отдельным расам, так и ко всем трём одновременно. Одиннадцать образцов проявили устойчивость лишь к расе 330, три - к расе 710 и девятнадцать – одновременно к расам 330 и 730. Наибольшую ценность представляют собой образцы, комплексно устойчивые ко всем трём расам патогена. Их выявлено 21: отечественные ВИР 160, ВИР 172, ВИР 247, ВИР 381, ВИР 387, ВИР 206, ВИР 581, ВИР 632, ВИР 635, ВИР 4354, ВИР 463 Л, а также НА232 × *H. gigantheus* и к-2315; зарубежные образцы: украинский, канадский, испанский, французский, австралийский (соответствующие номера по каталогу ВИР – 2771, 2306, 2644, 3009, 3362, 3246) и три американских: к 3532, линии НА-89 и RHA 278. Таким образом, в коллекции ВИР выявлены ценные образцы подсолнечника, как с комплексной устойчивостью к расам 330, 710 и 730, так и к каждой из них в отдельности.

Ключевые слова: подсолнечник, образцы коллекции ВИР, устойчивость, восприимчивость, ложная мучнистая роса, расы

RESULTS OF EVALUATING SUNFLOWER ACCESSIONS FROM THE VIR COLLECTION FOR RESISTANCE TO THE RACES OF FALSE MILDEW COMMON FOR KRASNODAR TERRITORY

T. S. Antonova[1], M. V. Ivebor[1], V. T. Rozhkova[3], N. M. Araslanova[1], V. A. Gavrilova[2]
[1]V. S. Pustovoit All-Russian Research Institute of Oil Crops, Krasnodar, Russia, e-mail: antonova-ts@mail.ru
[2]N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St. Petersburg, Russia, e-mail v.gavrilova@vir.nw.ru
[3] Kuban Experiment Station of N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, Krasnodar Territory, Russia

SUMMARY

Downy mildew caused by the obligate fungal pathogen *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni is one of the most harmful diseases of sunflower. Under conditions favourable for this pathogen's development losses in yield may reach 50-70%. Our research (Antonova et al. 2006, 2008) has shown that against race 330 dominating over Krasnodar Territory races 710 and 730

[2]Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского Фонда Фундаментальных исследований и Администрации Краснодарского края, грант № 06-04-96641

prove to have economic impact as well. Resistance to these races was analysed in 420 sunflower accessions from the VIR collection. Most of them appeared susceptible. There were, however, accessions resistant either to certain races or to the three of them together. Eleven accessions were resistant only to race 330, three to race 710, and nineteen to both races 330 and 730.Of special value are the accessions with complex resistance to all three races of the pathogen. There are 21 of them – domestic accessions: VIR 160, VIR 172, VIR 247, VIR 381, VIR 387, VIR 206, VIR 581, VIR 632, VIR 635, VIR 4354, VIR 463 L as well as HA232 × *H. gigantheus* and k-2315; and those of foreign origin: Ukrainian, Canadian, Spanish, French and Australian ones (respective numbers in the VIR catalogue: 2771, 2306, 2644, 3009, 3362 and 3246) plus three from the U.S. (k-3532, lines HA-89 and RHA 278). Thus, the sunflower collection of VIR contains valuable accessions both with complex resistance to races 330, 710 and 730, and individual resistance to each of the three.

Key words: sunflower, accessions from the VIR collection, resistance, susceptibility, false mildew, races.

ВВЕДЕНИЕ

Ложная мучнистая роса, вызываемая облигатным грибным паразитом *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni, относится к числу наиболее вредоносных заболеваний подсолнечника. Потери урожая при условиях, благоприятных для развития патогена, могут составлять 50-70%.

По последним данным, в мировой популяции *P. halstedii* насчитывают 36 патотипов (Gulya, 2007). Из них можно выделить порядка шести-семи рас доминирующих в мире.

Исследованиями Антоновой с соавторами (2006, 2008) в Краснодарском крае были идентифицированы 7 рас патогена и показано, что на фоне доминирующей расы 330 экономически значимыми являются также расы 710 и 730. Сделан вывод о необходимости раздельного тестирования устойчивости подсолнечника к указанным расам и выделения материала с комплексной устойчивостью к ним. Целью настоящего исследования было выполнить анализ устойчивости к указанным трём расам образцов подсолнечника коллекции ВИР.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Семянки подсолнечника образцов коллекции ВИР проращивали при температуре 25^{O}C в рулонах фильтровальной бумаги до размера корешка 1 – 2см.

Проростки, по 25 штук каждого образца, раскладывали рядами в пластмассовые растильни с речным песком, накрытым фильтровальной бумагой. Готовили суспензию зооспор рас 330, 720 и 730 (каждой расы отдельно) в концентрации 10^{6} в 1 мл путём смыва зооспорангиев с замороженных до 80^{o}C семядольных листьев со спороношением.

Семядольные листья со спороношением представляли собой реизоляты гриба с известной расовой принадлежностью. Расовую принадлежность использованных изолятов определяли по известной методике, предложенной на XV Международной конференции по подсолнечнику (Tourvieille de Labrouhe, et al., 2000). Поливали растильни суспензией из расчёта 150 мл в каждую (для каждой расы предназначалась отдельная растильня).

Выращивали при температуре: 25^{O}C днем и 18^{O}C ночью в течение 7 – 9 дней, затем обильно поливали, понижали температуру воздуха до 16^{O}C и создавали влажную камеру, накрывая растильни полиэтиленовой пленкой на ночь. Учитывали наличие спороношения на первой паре настоящих листьев.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В течение нескольких десятилетий мировая коллекция ВИР является источником исходного материала для селекции. При необходимости селекционеры могут найти в коллекции ресурсы нужных генов, в том числе, устойчивости к новым высоковирулентным расам патогенов.

Была проведена оценка 420 образцов коллекции ВИР на устойчивость к расам 330, 710 и 730 *P. halstedii*. Из них 121 образец – селекции стран дальнего (Франция, Канада, США, Румыния, Испания, Марокко и др.) и ближнего (Украина, Казахстан) зарубежья. Отечественные образцы – селекции различных областей и краев России, преимущественно Краснодарского края.

Большинство из испытанных образцов оказалось восприимчивым ко всем трем расам. Однако в коллекции выявились устойчивые как к отдельным расам, так и комплексно ко всем трем. В общей сложности устойчивость проявили 54 образца. В таблице 1 представлена часть из них.

Таблица 1. Образцы подсолнечника из коллекции ВИР, проявившие устойчивость к расам *P. halstedii*

Table 1. Sunflower accessions from the VIR collection identified for their resistance to the races of *P. halstedii*

№	Образец			Поражение образца расой, %		
	№ по каталогу	Название	Происхождение	330	710	730
1	358	Зеленка 106	Краснодарский край	0	33,3	41,7
2	3220	ВИР 160	Краснодарский край	0	0*	0
3	3286	ВИР 196	то же	0	100	0
4	3287	ВИР 197	- " -	0	40	0
5	3314	ВИР 247	- " -	0	0	0
7	3324	ВИР 263	- " -	0	50	33,3
8	3333	ВИР 378	- " -	0	100	100
9	3336	ВИР 381	- " -	0*	0	0*
10	3338	ВИР 387	- " -	0	0	0
11	3352	ВИР 206	- " -	0	0*	0*
12	3381	ВИР 581	- " -	0	0	0
13	3384	ВИР 584	- " -	0	100	0
14	3440	ВИР 631	- " -	0	100	0
15	3441	ВИР 636	- " -	0	100	0
16	-	ВИР 632	- " -	0	0	0
17	-	НА 232 × *H. gigantheus*	- " -	0	0*	0
18	-	ВИР 436 Л	- " -	0	0*	0

№	Образец			Поражение образца расой, %		
	№ по каталогу	Название	Происхождение	330	710	730
19	3349	Лидер	Краснодар	33,3	0	50
20	2771	-	Одесса	0	0	0
21	3339	-	Украина	0	71,4	57,1
22	3342	-	Украина	0	100	66,6
23	3347	-	Украина	0	91,7	75
24	2306	-	Канада	0	0	0
25	2644	-	Испания	0	0	0
26	3009	-	Франция	0	0*	0*
27	3065	-	Франция	0	100	100
28	3067	-	Франция	0	100	100
29	2400	-	США	0	100	0*
30	3245	-	США	0	100	0
31	3246	-	США	0	0*	0
32	3255	-	США	0	57,1	0
33	3258	-	США	0	71,4	0
34	3532	НА-89	США	0	0	0
35	-	RHA-278	США	0	0	0
36	3362	-	Австралия	0	0	0

Среди устойчивых форм – отечественные, краснодарской селекции, стран ближнего зарубежья – украинские; стран дальнего зарубежья – французские, американские и по одному канадскому, испанскому, австралийскому. Одиннадцать образцов проявили устойчивость лишь к расе 330, три – к расе 710 и девятнадцать – одновременно к расам 330 и 730.

Наибольшую ценность представляют собой образцы, устойчивые одновременно ко всем трём расам патогена (табл. 1). Их выявлено 21: отечественные ВИР 160, ВИР 172, ВИР 247, ВИР 381, ВИР 387, ВИР 206, ВИР 581, ВИР 632, ВИР 635, ВИР 4354, ВИР 463 Л, а также НА232 × *H. gigantheus* и к-2315; зарубежные образцы: украинский, канадский, испанский, французский, австралийский (соответствующие номера по каталогу ВИР – 2771, 2306, 2644, 3009, 3362, 3246) и три американских: к-3532, линии НА-89 и Rha 278.

Характеристика других селекционных признаков образцов выделенных, как устойчивые к *P. halstedii*, представлена в таблице 2.

Таблица 2. Характеристика образцов подсолнечника из коллекции ВИР, проявивших устойчивость к расам *P. halstedii* (по данным Кубанской опытной станции ВИР, 2008г.)
Table2. Usefull traits of sunflower accessions from the VIR collection identified for their resistance to the races of *P. halstedii* (2008)

№ п/п	№ катало-га ВИР	Название, происхождение	Вегетационный период, дн.	Продук-тивность 1-го раст., г	Масса 1000 семян, г	Высота растения, см		Диаметр корзинки см
						общая	до корзинки	
1	3220	ВИР 160	96	-	-	106	104	9
2	3286	ВИР 196	102	-	-	112	88	24
3	3287	ВИР 197	103	-	-	128	115	14
4	3314	ВИР 247	106	-	-	141	122	12
5	3324	ВИР 263	104	57	35	118	81	10
6	3336	ВИР 381	98	-	-	150	120	13
7	3338	ВИР 387	105	71	58	164	105	15
8	3352	ВИР 206	106	-	-	79	67	19
9	3381	ВИР 581	100	42	39	120	106	15
10	3384	ВИР 584	100	-	-	112	104	13
11	3440	ВИР 631	97	35	24	122	115	10
12	3441	ВИР 636	102	40	32	134	126	9
13	-	ВИР 632	100	65	37	113	111	11
14	3567	НА 232 × *H.gigantheus*(F10)	95	20	33	101	74	16
15	-	ВИР 436 Л	115	47	62	140	133	17
16	3532	НА-89	104	62	46	109	95	18
17	-	RHA278 США	104	72	33	155	137	12
18	3349	Лидер	115	100	72	210	152	28
19	3339	Украина	109	30	49	112	102	16
20	3342	Украина	94	45	43	141	109	18
21	3347	Украина	102	46	39	172	155	11
22	2644	Испания	105	-	-	136	210	13
23	3065	Франция	111	-	-	170	160	14
24	3067	Франция	102	-	-	127	115	12
25	3255	США	106	117	82	157	120	23
26	3258	США	115	95	63	146	124	22
27	3362	Австралия	105	58	74	142	135	16
Стандарт		Мастер	107	86	69	217	153	25

Устойчивые линии ВИР 196, ВИР 263, ВИР 378, ВИР 381, ВИР 387, ВИР 581, ВИР 584, ВИР 631, ВИР 636, ВИР 632 и RHA 278 являются восстановителями фертильности пыльцы, хорошо выровнены и могут быть использованы в качестве отцовских форм при гибридизации. Межвидовой гибрид НА232 × *H. gigantheus* представлен десятым поколением, не расщепляется и восстанавливает фертильность пыльцы ЦМС РЕТ-1. Линии ВИР 436 и НА 89 имеют стерильные аналоги.

Таким образом, в коллекции ВИР выявлены ценные образцы подсолнечника, как с комплексной устойчивостью к расам 330, 710 и 730, так и к каждой из них в отдельности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Антонова Т.С., Арасланова Н. М., Ивебор М. В.* Новые расы возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника // Вестник Россельхозакадемии. 2006. №. 3. С. 37 – 38.

2. *Antonova T. S., Iwebor M. V., Araslanova N. M.* Races of *Plasmopara halstedii* on sunflower in separate agrocenoses of Adigeya Republic, Krasnodar and Rostov regions in Russia Proceedings of the 17th International Sunflower Conference, Cordoba, Spain, June 8 – 12. 2008. P. 85 – 90.

3. *Gulya T.J.* Distribution Plasmopara halstedii races from sunflower around the world // T. J. Gulya // Proceedings of the 2nd International Downy Mildews Symposium. Advances in downy mildew research. Palacky University in Olomouc and JOLA. v. o. s., Kostelec na Hanl (Czech Republic). 2007. № 3. P. 121 – 134.

4. *Tourvieille de Labrouhe D., T. J.Gulya, Y. K .Rashid, F. Viranyi* New nomenclature of race of *Plasmopara halstedii* (sunflower downy mildew) // 15th International Sunflower Conference, Toulouse, France. 2000. V. 2. P. 161 – 166.

КОРМОВАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ОЗИМОГО РАПСА (*BRASSICA NAPUS* SUBSP. *OLEIFERA* METZG. F. *BIENNIS*)

Т. С. Горковенко
Майкопская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Краснодарский край, Россия,
e-mail: was@pochta.ru

РЕЗЮМЕ

Урожай зеленой массы и ее биохимический состав изучались в течение трех лет у 40 образцов озимого рапса (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) коллекции ВИР на Майкопской опытной станции в Краснодарском крае. Выделены 5 сортов для использования в селекции озимого рапса на кормовые цели.

Ключевые слова: озимый рапс, урожай зеленой массы, облиственность растений, компоненты питательности зеленой массы.

FORAGE PRODUCTIVITY OF WINTER RAPESEED (*BRASSICA NAPUS* SUBSP. *OLEIFERA* METZG. F. *BIENNIS*)

T. S. Gorkovenko
Maikop Experiment Station of the N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, Krasnodar Territory, Russia, e-mail: was@pochta.ru

SUMMARY

Forty winter rapeseed (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) accessions from the VIR collection were studied for three years at Maikop Experiment Station in Krasnodar Territory to evaluate their green matter yield and its biochemical composition. As a result, 5 varieties were identified as promising for winter rapeseed breeding for forage purposes.

Key words: winter rapeseed, yield of green matter, foliage plants, nutrient components of green matter.

ВВЕДЕНИЕ

Рапс хорошо известен как источник получения растительного масла, а побочные продукты жмых и шрот позволяют сбалансировать кормовые рационы. Вместе с тем не утратило актуальности использование зеленой массы рапса, что подтверждается исследованиями других научно-исследовательских учреждений (Сабиров и др., 2005). Зеленная масса рапса представляет особую ценность поздно осенью и рано весной, когда отсутствует другой зеленый корм. В одном килограмме вегетативной массы рапса содержится 2,58 г кальция, 0,75 г фосфора, 0,28 г магния, 0,96 г серы, 0,23 г натрия, 4,46 г калия, 0,75 г хлора (Оробченко, цит. по: Кузнецова, 1975). Зеленая масса этой культуры богата белком, аскорбиновой кислотой, каротином. Она высоко ценится за сочность, хорошую переваримость и малое содержание (11 - 13%) клетчатки.

Зеленная масса рапса хорошо поедается всеми видами скота и птицы. Увеличение продуктивности животных наступает сразу же после введения в рацион рапсовой подкормки. По данным Т. В. Бек (Бек,1973, 1976), при добавлении даже небольшого количества листьев рапса в рацион коров среднесуточный надой молока увеличился на один литр, а при увеличении добавок до 30 кг надой вырос на 2 - 2,5 кг от коровы.

Изучением возделывания озимого рапса на зеленый корм Майкопская опытная станция ВИР занимается с 1964 года. Коллекция этой культуры с тех пор увеличилась почти

в 5 раз и составляет в настоящее время 519 образцов. Двадцать лет научно-исследовательскую работу с рапсом на станции проводила кандидат с.х. наук Тамара Викторовна Бек. Изучение кормовых и масличных качеств культуры велось параллельно, в результате чего установлено, что озимый рапс является единственным кормовым растением, которое к концу октября в условиях предгорной зоны Северного Кавказа накапливает 3 - 4 т/га высокопитательной зеленой массы. Способность озимого рапса к отрастанию позволяет получать дополнительно во втором укосе в апреле ещё 2 т/га зеленой массы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В нашей работе приводятся данные изучения продуктивности зеленой массы 40 образцов коллекции озимого рапса ВИР. Происхождение их в основном западноевропейское. Изучение проводилось в питомниках осеннего и весеннего использования, в течение 1986 - 1988гг. Посев выполнялся по методике ВИР (Изучение, 1976) в модификации для озимой формы рапса: делянки длиной 2 м с тремя рядками, междурядья 0,35 м, площадь делянки 2,1 м^2. Облиственность растений определялась весовым методом. Содержание в зеленой массе сухого вещества, сахара, аскорбиновой кислоты, каротина и белка определено в биохимической лаборатории Майкопской ОС по принятым в ВИР методикам (Ермаков, 1963).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Осенний укос проводился в конце октября. Посеянный в начале августа рапс к этому времени успевал накопить 3 - 4 кг/м^2 зеленой массы, а отдельные образцы и больше. Характеристика сортов, которые выделились по урожаю зеленной массы в осеннем укосе, приведена в таблице 1. Выявлены сорта с высоким урожаем зеленой массы как осенью, так и весной во втором укосе (отрастание после первого укоса). Такие сорта за два укоса дают урожай зеленой массы 6 - 7 кг/м^2 (табл. 2). Таким образом, сорта озимого рапса Windal (к-4538, Нидерланды), Dolnoslaski (к-4659, Польша), Sv Fora (к-4465, Швеция) по основным показателям пригодны для возделывания как с целью осеннего одноразового укоса, так и для двуукосного использования.

Таблица 1. Высокоурожайные сорта озимого рапса (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) при осеннем укосе (Майкопская ОС ВИР, 1986 – 1988гг.)
Table 1. High-yielding varieties of winter rapeseed (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) for autumn harvesting (Maikop Exp. St., 1986 – 1988)

№ по каталогу ВИР	Название сорта	Происхождение	Высота растений, см	Урожай зеленной массы		
				кг/м^2	% к стандарту	% к среднему
4488	ВЭМ	Россия, ВНИИМК	61	3,9	-	-
4538	Windal	Нидерланды	70	6,47	147,1	129,6
4659	Dolnoslaski	Польша	70	6,11	137,7	126,8
4465	Sv Fora	Швеция	70	5,80	140,2	116,9
4566	Erra	Германия	71	5,71	137,3	116,8
4574	Скриверский	Латвия	65	6,60	135,9	117,5
4645	Belinda	Германия	69	5,48	126,2	111,8

Рапс в питомнике для весеннего скашивания высевался в первой декаде сентября с таким расчетом, чтобы растения успели развить 4 - 6 листьев прикорневой розетки для успешной перезимовки. Готовность к скашиванию весной наступает в условиях станции в третьей декаде апреля, при этом урожайность зеленой массы достигает 4 - 5 кг/м^2 и более. Максимальная урожайность, полученная в апрельском укосе, была равна 7,8 кг/м^2 зеленой массы. Сорта с наиболее высоким урожаем зеленой массы рапса (7,0 кг/м^2 и более) приведены в таблице 3.

Таблица 2. Высокоурожайные двуукосные сорта озимого рапса (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) (Майкопская ОС ВИР, 1986 - 1988гг.)
Table 2. High-yielding varieties of winter rapeseed (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) for autumn and spring harvesting (Maikop Exp. St., 1986 – 1988)

№ по каталогу ВИР	Название сорта	Происхождение	Урожай зеленной массы		
			кг/м^2	% к стандарту	% к средней по коллекции.
4488	ВЭМ	Россия, ВНИИМК	5,66	-	-
4659	Dolnoslaski	Польша	7,68	141,8	128,3
4498	Sv 70/8384	Швеция	7,31	136,3	123,8
б/н	Легинь	Украина	7,20	142,0	121,2
4489	Wipol	Польша	7,11	131,8	119,5
4465	Sv Fora	Швеция	7,00	134,0	123,1

Таблица 3. Высокоурожайные по зеленой массе сорта озимого рапса (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) в весеннем укосе (Майкопская ОС ВИР, 1986 – 1988гг.)
Table 3. High-yielding varieties of winter rapeseed (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) for spring harvesting (Maikop Exp. St., 1986 – 1988)

№ по каталогу ВИР	Название сорта	Происхождение	Урожайность зеленой массы			Облиственность %
			кг/м^2	% к стандарту	% к средней по коллекции	
4488	ВЭМ	Россия, ВНИИМК	4,20	-	-	47,2
4498	Sv 70/8384	Швеция	7,84	150,1	124,5	48,9
4647	Salamander	Германия	7,13	137,4	112,0	45,7
4489	Wipol	Польша	7,12	125,5	112,6	44,2
4651	Perle	Германия	7,06	136,0	111,4	49,6
4646	Korina	Германия	7,05	135,6	110,5	39,9

Наряду с урожайностью кормовой продукции определялась облиственность сортов. Образцы рапса изучаемого набора относятся в основном к среднеолиственным (41–50%). Более высокой облиственностью обладал только один сорт Liratop (к-4670, ФРГ) (53,7%). Хорошо отрастающие после укоса сорта накапливают весной ко второму укосу массу в пять раз большую, чем сорта со слабо выраженной отрастаемостью. Высокий урожай в сумме за два укоса (в весеннем укосе выше отава) получен у образцов: к-4498 – 10,4 кг/м^2, к-4652 – 10,3 кг/м^2, к-4651 – 10,0 кг/м^2, к-4489 – 9,9 кг/м^2, к-4646 – 9,9 кг/м^2, к-4538 – 9,7 кг/м^2, к-4647 – 9,4 кг/м^2, к-4654 – 9,2 кг/м^2, при урожае зеленой массы стандартного безэрукового сорта ВЭМ (к-4488), равном 6,9 кг/м^2.

Особенно ценными являются сорта озимого рапса с высоким урожаем зеленой массы при одноразовом использовании как в осеннем, так и весеннем укосе (табл. 4).

Таблица 4. Высокоурожайные сорта озимого рапса (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) по зеленой массе в осеннем и весеннем укосе при одноразовом использовании (Майкопская ОС ВИР, 1986 – 1988гг.)

Table 4. Varieties of winter rapeseed (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) with high green matter yield for a single autumn or spring harvesting (Maikop Exp. St., 1986 – 1988)

№ по каталогу ВИР	Название сорта	Происхождение	Урожай зеленной массы			
			Осенний укос		Весенний укос	
			кг/м^2	% к стандарту	кг/м2	% к стандарту
4488	ВЭМ	Россия, ВНИИМК	3,91	-	4,20	-
4498	Sv 70/8384	Швеция	5,00	122,2	7,84	150,1
4489	Wipol	Польша	5,20	120,5	7,12	125,5
4538	Windal	Нидерланды	6,47	147,1	6,74	119,1
4517	Sollux	Германия	5,29	128,7	6,57	124,0
4669	Lindora	Германия	5,08	122,8	6,41	121,0
4674	Gloria	Германия	5,06	121,1	6,57	126,3

Биохимической лабораторией станции в течение трех лет проводился анализ зеленной массы на содержание основных компонентов питательности: сухого вещества, общего сахара, каротина, аскорбиновой кислоты и белка на сырую массу. В таблице 5 приведены сорта озимого рапса с содержанием белка 3,3% и более. Следует отметить, что первое место по содержанию белка в зеленой массе принадлежит стандарту – сорту ВЭМ (3,6% белка на сырую массу).

Большинство из выделенных образцов характеризуется также пониженным содержанием нежелательной эруковой кислоты, которая может накапливаться в семенах, если упущен рекомендуемый срок скашивания растений (до начала цветения). По данным ВНИИМК пищевым качеством масла обладает сорт ВЭМ (к-4488). По результатам анализа жирнокислотного состава в лаборатории ВИР это образцы Sv Sinus (к-4481), Sv 70/8228 (к-4491), Sv 70/8384 (к-4498) из Швеции, сорта Ligora (к-4643), Belinda (к-4645), Korina (к-4646), Perle (к-4651), Lindora (к-4669), Gloria (к-4674) из Германии и Wipol (к-4489) из Польши (Перечень, 1987). Наиболее ценными из них являются образцы с низким содержанием глюкозинолатов в зеленой массе, это Wipol и Lindora (Sernik, 1995).

Таблица 5. Питательная ценность зеленой массы озимого рапса (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) (Майкопская ОС ВИР, 1986 – 1988гг.)
Table 5. Nutritional value of winter rapeseed green matter (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) (Maikop Exp. St., 1986 – 1988)

№ по каталогу ВИР	Название сорта	Происхождение	Сухое в-во, %	Общий сахар, %	Аскорбиновая кислота, мг%	Каротин, мг%	Белок на сырую массу, %
4488	ВЭМ	Россия, ВНИИМК	14,47	3,13	100,7	4,93	3,6
4644	Oleander	Германия	13,37	3,07	90,6	5,34	3,5
4643	Ligora	Германия	12,98	3,00	84,8	5,72	3,4
4481	Sv Sinus	Швеция	13,97	3,05	90,3	4,38	3,3

Определены образцы с наибольшим содержанием питательных веществ в зеленной массе. Наибольшее содержание сухого вещества было у к-4491 (14,68%); высокий уровень суммы сахаров у к-4661 (3,80%), к-4526 (3,96%), к-4491 (3,82%), к-4498 (3,81%). Аскорбиновой кислоты в растениях было больше у следующих: к-4465 (101,1 мг%), к-4491 (104,0 мг%), к-4668 (105,1 мг%). По высокому содержанию каротина выделились образцы: к-4491 (5,63 мг%), к-4489 (5,44 мг%), к-4643 (5,72 мг%), к-4650 (5,48 мг%), к-4651 (5,99 мг%), к-4668 (5,77 мг%), к-4669 (5,62 мг%), к-4642 (5,43 мг%). Сорта Wipol (к-4489) из Польши и Sv 70/8228 (к-4491) из Швеции отличались высоким содержанием сахара и каротина, а последний образец и большим количеством сухого вещества.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенного нами трехлетнего изучения сортов озимого рапса, высокой урожайностью и хорошим химическим составом обладали сорта: Wipol (к-4489, Польша), Sv 70/8384 (к-4498, Швеция), Windal (к-4538, Нидерланды), Sollux (к-4517, ГДР), Sv 70/8228 (к-4491, Швеция). Эти образцы могут послужить исходным материалом для селекции озимого рапса на продуктивность зеленой массы и повышенное содержание питательных веществ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Бек Т. В.* Результаты испытания кормовых сортов рапса озимого. // Науч. труды Майкопской оп. ст. Вып. VII, Адыгейское кн. изд-во, 1973.
2. *Бек Т. В.* Рапс озимый. // Резервы кормопроизводства Адыгеи. Майкоп, Краснодар, 1976. С. 46 – 64.
3. *Гольцов А. А., Ковальчук А. М. и др.* Рапс, сурепица. М.: Колос, 1983. 191 с.
4. *Ермаков А. Н.* Биохимические исследования культурных растений во Всесоюзном институте растениеводства. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1963. Т. 33. В. 2.
5. *Изучение* мировой коллекции масличных культур. Выпуск III. Арахис, кунжут, сафлор, рапс, сурепица, горчица белая, сарептская и черная, крамбе, индау, рыжик. Л., 1976. 22 с.
6. *Кузнецова Р. Я.* Рапс – высокоурожайная культура. Л.: Колос, 1975. 83 с.
7. *Перечень* образцов коллекции рапса и сурепицы с характеристикой качества масла (по содержанию жирных кислот). Л., 1987. 34 с.
8. *Сабиров А. М., Корольков В. А., Габдрахманов А. А.* Агробиологические основы возделывания рапса в промежуточных посевах // Рапс – культура XXI века: аспекты использования на продовольственные, кормовые и энергетические цели. Сб. научных докладов на Международной научно-практической конференции 15 – 16 июля 2005 года. Липецк, 2005. С. 227–234.
9. *Sernyk L.* Cataloque of oilseed rape cultivars 1995 edition // Cambridge rapeseed congress 4 – 7 july. 1995. 27 p.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ МАКА (*PAPAVER SOMNIFERUM* L.) МАСЛИЧНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Л. П. Подольная[1], А. Г. Дубовская[1], Ю. И. Бидаш[2]

[1]Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: l.podolnaya@vir.nw.ru; a.dubovskaya@vir.nw.ru

[2]Устимовская опытная станция растениеводства, Полтавская область, Украина, e-mail: UDC@kremen.ukrtel.net

РЕЗЮМЕ

Изучены результаты оценки образцов коллекции мака, посеянных в 2007 (194 образца) и 2008 (192 образца) годах. Проведен анализ особенностей изменчивости признаков у образцов различного направления использования и описаны их закономерности. Выделены 9 образцов мака с высокой урожайностью семян.

Ключевые слова: мак, коллекция, морфологические признаки, опийность, масличность, изменчивость, корреляции.

VARIABILITY OF AGRONOMICAL CHARACTERS IN OILSEED POPPY (*PAPAVER SOMNIFERUM* L.)

L. P. Podolnaya[1], A. G. Dubovskaya[1] & Y. I. Bidash[2]

[1]N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St. Petersburg, Russia, e-mail: l.podolnaya@vir.nw.ru; a.dubovskaya@vir.nw.ru

[2]Ustimovka Experimental Station of Plant Breeding, Poltava Region, Ukraine, e-mail: UDC@kremen.ukrtel.net

SUMMARY

The results of the evaluation of poppy accessions planted in 2007 (194 accessions) and 2008 (192 accessions) have been studied. Variability of a set of characters useful for diverse purposes is analysed here and its mechanisms are described. Nine poppy accessions have been identified for high seed productivity.

Key words: poppy, collection, morphological characters, opium, oil, variability, correlation.

ВВЕДЕНИЕ

Семена мака (*Papaver somniferum* L.) широко используются в кондитерской и хлебопекарной промышленности, а также для получения качественного масла, которое содержит около 65% линолевой жирной кислоты, 25% олеиновой, менее 3% (вплоть до полного отсутствия) линоленовой кислоты и от 6 до 10% насыщенных жирных кислот. Маковое масло имеет высокие вкусовые качества и может храниться длительное время (Подольная, 1998). Об его высокой ценности свидетельствует в том числе разработка методики выявления фальсифицированного макового масла (Krist et al, 2006). Темносемянные формы мака содержат 37 – 50% масла, светлосемянные имеют более высокую масличность.

Масличная группа мака представлена подвидом subsp.*eurasiaticum* (Веселовская, 1933). У масличных маков опыление происходит преимущественно перекрестно, поэтому данный подвид очень разнообразен по морфологическим признакам – окраске цветков, семян, форме коробочек (Подольная, 1998).

В ряде стран успешно разрабатывается селекция масличного мака. Созданы безопийные безалколоидные маки в Польше. Первый сорт мака Przemko для масличного и кондитерского использования был районирован в 1991 году. Он характеризовался

содержанием морфина 0,05%, урожаем семян 10 – 12 кг/га и масличностью 49%. В 1993 году были созданы линии мака с содержанием морфина в коробочках 0,01 – 0,05%, которые отличались от Przemko и высокоморфийных сортов четкими морфологическими признаками: либо окраской, либо формой лепестков (Liersch, Krzymanski, 1993; Liersch et al, 1996). В Индии реализуется программа создания низкоморфийных сортов для производства семян и масла (Singh, Shukla, et al, 1999). При изучении 140 образцов по содержанию главных алкалоидов в коробочках и цветоножках методом тонкослойной хроматографии выделен образец CIMAP-OP-1 с содержанием морфина 0,05%. В полевых испытаниях он имел хорошие агрономические показатели (Bajpaj et al, 1996). При изучении генотипов с масличностью 42 - 49% установлена высокая (73%) наследуемость содержания масла. Авторы считают возможным одновременный отбор по признакам высокого урожая семян, сбору масла, масличности и оптимального жирнокислотного состава масла.

В России селекция мака проводилась в институте лекарственных растений, к 1975г. было районировано 7 сортов двустороннего использования (Малинина, 1975). В 1993г. в Пензенском НИИСХ началась селекция безопийного низкоморфийного мака (Осадча и др., 2001). К настоящему времени созданы сорта Парус (Долженко и др., 2007) и Жемчуг на основе исходного материала коллекции ВИР и селекционных линий ВИЛР.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для выделения скороспелых, высокопродуктивных образцов мака, перспективных для включения в селекционный процесс по созданию сортов пищевого назначения провели анализ результатов изучения 386 образцов коллекции мака ВИР, полученных в 2007 и 2008гг. Исследование проводилось на Устимовской ОС растениеводства (Полтавская обл. Украины) по принятой в ВИР методике. Признаки растения (высота до главной коробочки и до самой высокой коробочки, число коробочек) и коробочек (высота и ширина, число лучей рыльца) были измерены у 5 растений каждого образца. Урожайность семян и фенологические даты отмечались для делянки в целом. Дисперсионный и факторный анализы выполнены при использовании программы Exel 2003.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В 2007 и 2008гг. образцы изучались разные, но, поскольку, выборки были случайные и достаточно большие (свыше 190 образцов каждый год), правомерно их сравнить и проследить закономерности изменчивости в зависимости от погодных условий и структуры выборки. Годы проведения исследований значительно отличались по температуре и количеству осадков в течение вегетационного периода (рис. 1). Температура значительно превышала среднемноголетнюю оба года наблюдений, за исключением мая 2008 года.

В 2007 году было значительно теплее, в то время как 2008г. отличался повышенной влажностью, особенно в мае и июле. Подобные различия сказались на изменчивости признаков (табл. 1). Сравнение размаха изменчивости по выборке за 2 года для отдельных признаков свидетельствует не только о влиянии разных погодных условий, но и различиях в структуре выборок. Однофакторный дисперсионный анализ показал, что по признакам, характеризующим структуру растения и размер коробочки, образцы различаются с высокой степенью достоверности в оба года.

Наиболее зависимой от погодных условий среди всех учтенных признаков оказалась высота растения, как до главной коробочки, так и общая (рис. 2). Графики показывают, насколько растения в 2008г. были выше (высота растений до самой высокой коробочки колебалась от 105,6 до 162,0 см, X – 143,4), чем в 2007 (67,8 – 128,1 см; X – 97,3), размах же изменчивости по выборке практически не отличался. Влияние на это оказали, несомненно, осадки в июле, значительно превышающие как осадки 2007г., так и среднемноголетние.

Возможно, оказала свое влияние и очень высокая температура июня – июля 2007г., затормозившая ростовые процессы.

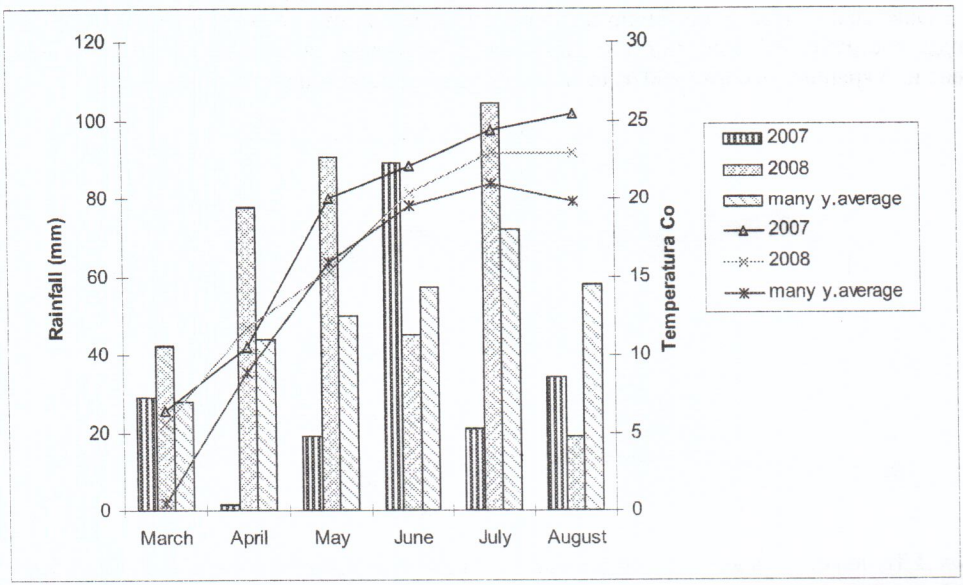


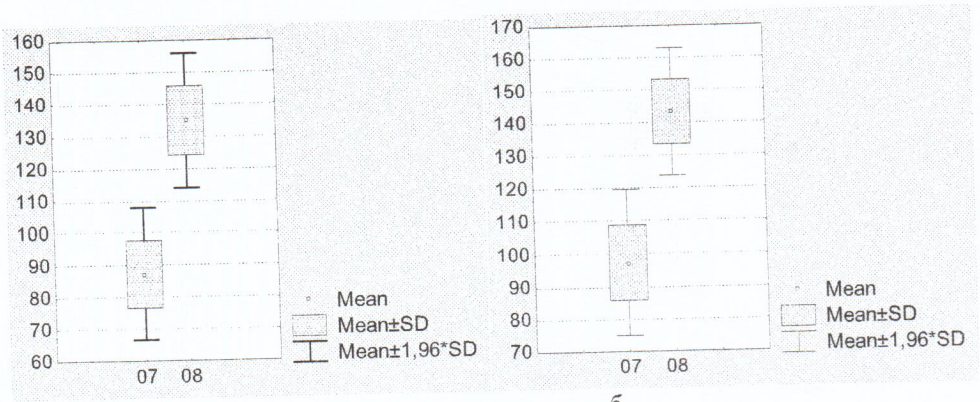
Рисунок 1. Климатические особенности вегетационного периода (Устимовская ОС, 2007 и 2008гг.)
Figure 1. Climatic features of the growth season (Ustimovka Exp. St., 2007 & 2008)

Таблица 1. Максимальные, средние и минимальные значения признаков мака (*Papaver somniferum* L.) при выращивании на Устимовской ОС в 2007 и 2008гг.
Table 1. Maximum, medium and minimum values of poppy characters (*Papaver somniferum* L.) registered at Ustimovka Experiment Station in 2007 and 2008.

Год	Значения	Высота растения до главной короб., см	Высота растения до самой высокой короб., см	Число короб., шт.	Высота короб., см	Ширина короб., см	Число лучей рыльца, шт.	Индекс короб.	Масса семян с 1 м^2, г	Масса семян с 1-го раст., г	Масса короб., г
		H1	H2	QC	HC	WC	QR	IC	Pm2	PP	MC
2007	max	118,9	128,1	7,8	67,2	47,6	16,0	1,5	286,67	12,46	4,05
	среднее	87,38	97,44	4,04	29,81	33,53	11,92	0,91	139,224	6,077	1,611
	min	57,9	67,8	2,0	19,4	20,5	8,6	0,6	4,44	0,30	0,04
2008	max	158,8	162,0	6,8	40,8	43,0	17,8	1,2	123,30	5,55	2,28
	среднее	134,99	143,49	3,33	28,31	33,09	15,25	0,87	61,199	2,857	0,896
	min	95,6	105,6	2,2	20,2	25,0	2,8	0,6	7,20	0,70	0,19

Изменчивость выборок по высоте и ширине коробочки представлена на рисунке 3. В отличие от высоты растения, размер коробочки значительно меньше зависит от внешних

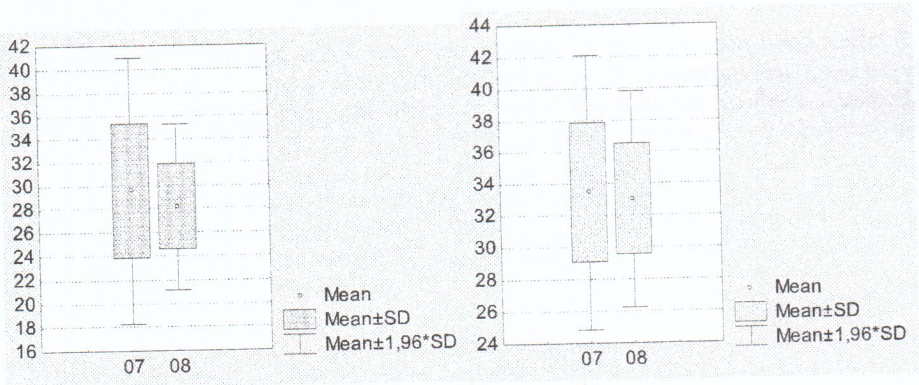
условий и больше – от генотипа, поэтому средние значения выборки по высоте коробочки за 2 года различаются незначительно – 29,62 мм в 2007г. и 28,25 в 2008, по ширине они практически равны – 33,46 и 33,04 (в мм) соответственно. Однако размах изменчивости в 2008г. значительно меньше, особенно по высоте коробочки, что, вероятно, связано с более однородной структурой выборки (большая часть образцов, изученных в 2008г., была получена из Украины; выборка 2007г. отличалась разнообразием по происхождению).



а б

Рисунок 2. Изменчивость выборок по высоте растения: а) до главной коробочки, б) до самой высокой коробочки.

Figure 2. Plant height variation in the selected samples: a) up to the main capsule, b) up to the topmost capsule.



а б

Рисунок 3. Изменчивость выборок по размеру коробочки: а) по высоте, б) по ширине.

Figure 3. Capsule size variation in the selected samples: a) in height, b) in width

Точно такой же характер носит изменчивость выборок по индексу коробочки, характеризующему ее форму (рис. 4). График показывает, что в 2007г. изучались образцы с различной формой коробочки – от вытянутой (индекс 1.2 – 1.3) до приплюснутой (индекс равен 0,5 – 0,6). В 2008г. преобладали образцы с шаровидной коробочкой (индекс приближается к единице), что также связано с большим количеством украинских масличных малоопийных образцов и малым числом азиатских опийных, имеющих удлиненные коробочки.

Интересные данные получены по изменчивости количества лучей рыльца, что соответствует количеству гнезд коробочки (рис. 5). Выборки резко различаются по этому признаку. В 2007г. количество лучей намного меньше (X – 11,9), чем в 2008 (X – 15,2), при этом и размах изменчивости признака по выборке в 2008г. выше. Вряд ли это может быть связано с подбором образцов. Нам представляется, что это может быть вызвано весенней засухой 2007г. в период заложения плодолистиков. Обилие же осадков в июне месяце позволило коробочкам дорасти до нормального размера, т. е. отдельные сегменты коробочки в 2007г. были шире, чем в 2008г.

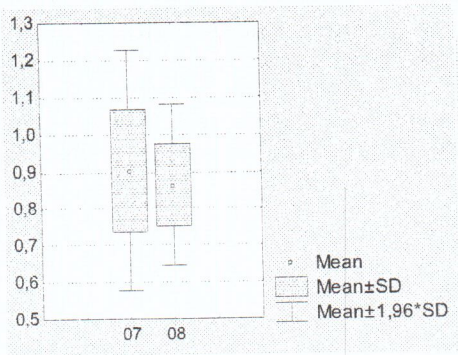


Рисунок 4. Изменчивость выборок по индексу коробочки
Figure 4. Capsule index variation in the selected samples.

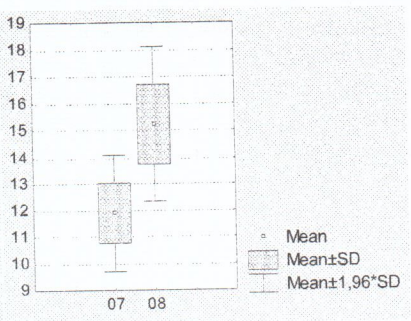


Рисунок 5. Изменчивость выборок по количеству лучей коробочки
Figure 5. Variation of the number of the seed capsule's rays in the selected samples.

Все значения параметров, определяющих продуктивность, в 2008г. были значительно ниже, чем в 2007 (рис. 6 и 7), особенно это касается массы семян одной коробочки, при этом размах изменчивости по выборке также был намного ниже. Среднее значение по выборке количества коробочек в 2007 году было 4.02 (2.0 – 7.8), в 2008 – 3,31 (2,2 – 6,8), причем, основная масса образцов сформировала 3 коробочки на растение. Еще более значительная разница между годами наблюдается по массе семян одной коробочки. Если в 2007г. она колебалась от 0,04 до 4,0 г (X = 1,6), то в 2008г. от 0,19 до 2,28 г (X = 0,89). Такое снижение массы семян коробочки, вероятно, связано с частыми осадками в период цветения и, как следствие, отсутствием опылителей. Мак – строгий перекрестник и при самоопылении семян практически не завязывает, только отдельные линии могут отличаться автофертильностью.

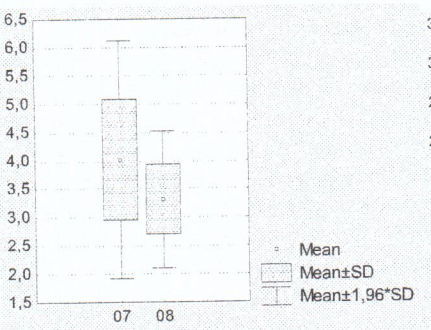


Рисунок 6. Изменчивость выборок по количеству коробочек на растении
Figure 6. Variation of the number of seed. per plant in the selected samples

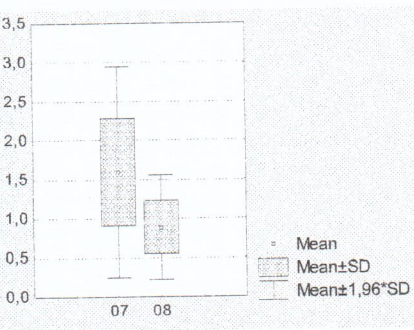
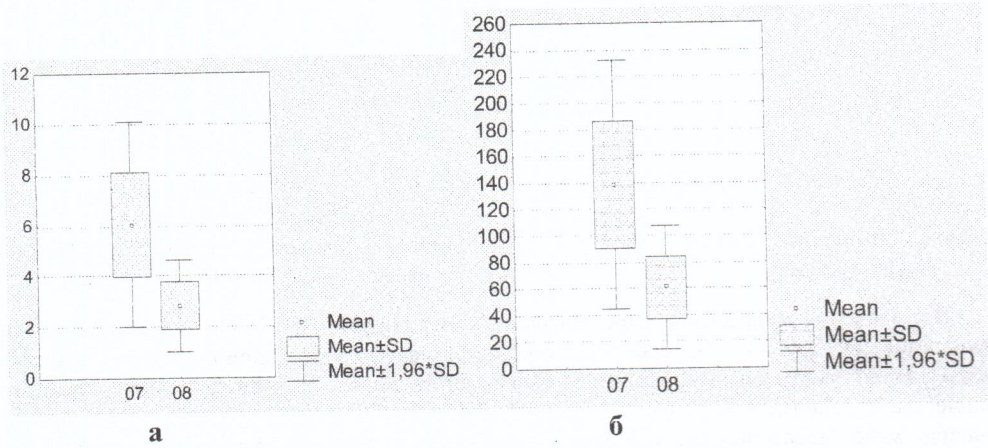


Рисунок 7. Изменчивость выборок по массе семян 1 коробочки
Figure 7. Variation of the seed weight capsules per 1 capsule in the selected samples.

Естественно, все это отразилось и на урожайности семян как с одного растения, так и с единицы площади (рис. 8). Характер изменчивости этих признаков по выборкам повторяет таковой для количества коробочек и массы семян одной коробочки, причем размах изменчивости у показателей урожайности еще меньше, особенно для продуктивности одного растения. Нижний порог обоих показателей в 2007г. даже меньше, чем в 2008 (в г) – 0,3 против 0,7 для одного растения и 4,4 против 7,2 для единицы площади. Зато верхний предел в 2008г. не достигает и среднего значения для 2007г. - 12,46 г (X = 6,13) и 286,67 (X = 138,47) в 2007г. против 5,55 г (X = 2,84) и 123,3 г (X = 60,88) в 2008г. Если в 2007г. продуктивность одного растения меньше 2 г наблюдалась лишь у 5 образцов, то в 2008г. таких образцов насчитывалось 40 – почти четверть всей выборки. Можно сделать вывод, что неблагоприятные условия периодов цветения и созревания (повышенные осадки) не позволили образцам раскрыть свои потенциальные возможности. С другой стороны, среди образцов, давших в 2008г. наибольший урожай семян, можно вести поиск источников автофертильности, так как отсутствие опылителей не помешало этим образцам сформировать достаточный урожай семян.



а б

Рисунок 8. Изменчивость выборок по урожайности семян: а) с одного растения, б) с 1 м².
Figure 8. Seed yield variation in the selected samples: a) per plant, б) per 1 m².

Для выявления сходства и различия между образцами в целом провели факторный анализ для каждого варианта. Факторная структура приведена в таблице 2. Расположение признаков в факторном пространстве представлено на рисунке 9. Учитывая, что первые факторы характеризуют большую часть изменчивости признаков, мы ограничились рассмотрением первых двух факторов (Ф1 и Ф2), на долю которых приходится около 60% изменчивости. Интересно, что в обоих случаях структура корреляций с факторами практически идентична, различия состоят лишь в силе связей (рис. 9). Местоположение меняют лишь 2 признака – количество коробочек и индекс коробочки. Это говорит о том, что такая картина характерна для вида в целом, по крайней мере при выращивании в данной точке. Различное положение признака «индекс коробочки», характеризующего ее форму, связано с различной структурой выборок за 2 года. В 2007г. в выборке присутствовало значительное количество азиатских опийных образцов, обладающих удлиненной коробочкой. Селекция этих образцов не велась на семенную урожайность, кроме того, они в меньшей степени, чем европейские, приспособлены к условиям центральной Украины, поэтому в 2007г. этот признак имеет отрицательную корреляцию с продуктивностью и располагается в противоположном квадрате по первому фактору.

Таблица 2. Значение корреляций признаков с факторами по результатам факторного анализа по методу главных компонент.

Table 2. Values of correlations between characters and factors as per the results of factor analysis using the method of principal components.

Признак	Символ	F1		F2	
		2007г.	2008г.	2007г.	2008г.
Высота до главной коробочки, см	H1	**–0,79**	–0,37	–0,29	**–0,79**
Высота до самой высокой коробочки, см	H2	**–0,79**	–0,37	–0,38	**–0,79**
Число коробочек на растении, шт.	QC	–0,03	0,39	–0,61	0,19
Высота коробочки, мм	HC	–0,03	–0,42	0,52	–0,55
Ширина коробочки, мм	WC	–0,56	–0,25	–0,23	–0,35
Число лучей рыльца, шт.	QR	–0,58	0,02	–0,20	–0,39
Индекс коробочки	IC	0,43	–0,20	0,69	–0,25
Масса семян с 1 м^2, г	Pm2	**–0,77**	**–0,84**	0,41	0,42
Масса семян с 1-го растения, г	PP	**–0,78**	**–0,84**	0,40	0,45
Масса коробочек, г	PC	–0,64	**–0,91**	0,69	0,31
Expl.Var		3,71	2,96	2,24	2,41
Prp.Totl		0,37	0,30	0,22	0,24

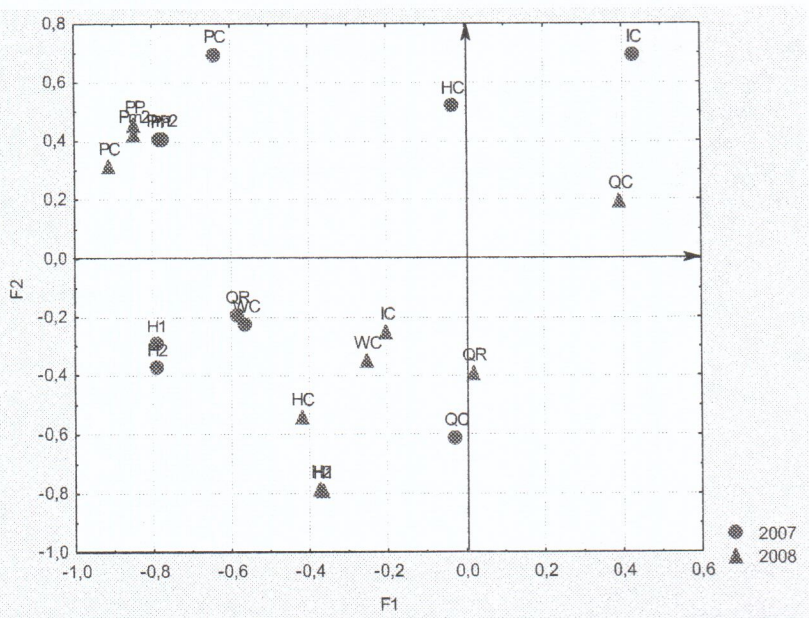


Рисунок 9. Расположение признаков в факторном пространстве

Figure 9. The pattern of character in the factor space

Во всех случаях первый фактор можно назвать фактором продуктивности. Высокую отрицательную корреляцию с первым фактором показали «продуктивность одного растения» и тесно связанная с ней «урожайность с единицы площади». Такой же силы и направленности корреляции с первым фактором дают признаки, характеризующие высоту растения. В 2008г. значения этих корреляций значительно ниже вследствие уменьшения размаха изменчивости по выборке. Средней силы корреляции с первым фактором в 2007г. показывают признаки «ширина коробочки» и «количество лучей коробочки» – 0,56 – 0,58 соответственно. В 2007 сильных связей со вторым фактором не обнаружено. Наивысшими оказались положительные корреляции (0,69) массы семян одной коробочки и индекса коробочки и отрицательная (-061) – количества коробочек. Для 2008г. второй фактор – высоты растения (-0,79), остальные корреляции менее значительны. Анализ факторной структуры позволяет предположить, что во всех вариантах опытов в левой части графика будут располагаться высокопродуктивные образцы, в нижней половине – высокорослые. В 2008г. более высокие растения отличались более крупными коробочками, в 2007 высокие растения имели шаровидные коробочки, низкорослые – удлиненные. Интересно, что в 2008г. более урожайные образцы имели меньшее число коробочек. Мы полагаем, что это связано с завязываемостью семян в коробочке, т. е. было достаточное количество образцов, сформировавших коробочки без семян. Причины этого уже обсуждались выше.

По значениям факторов для каждого образца можно судить об их относительном взаиморасположении. Эта картина отражена на рисунках 10 и 11. Для понимания характера изменчивости образцов, мы разделили выборку (по происхождению и типу использования) на 9 групп. Деление достаточно условно, поэтому некоторые образцы могут выбиваться из общей картины. В 2007г. не выявлено четкого разделения образцов различного происхождения.

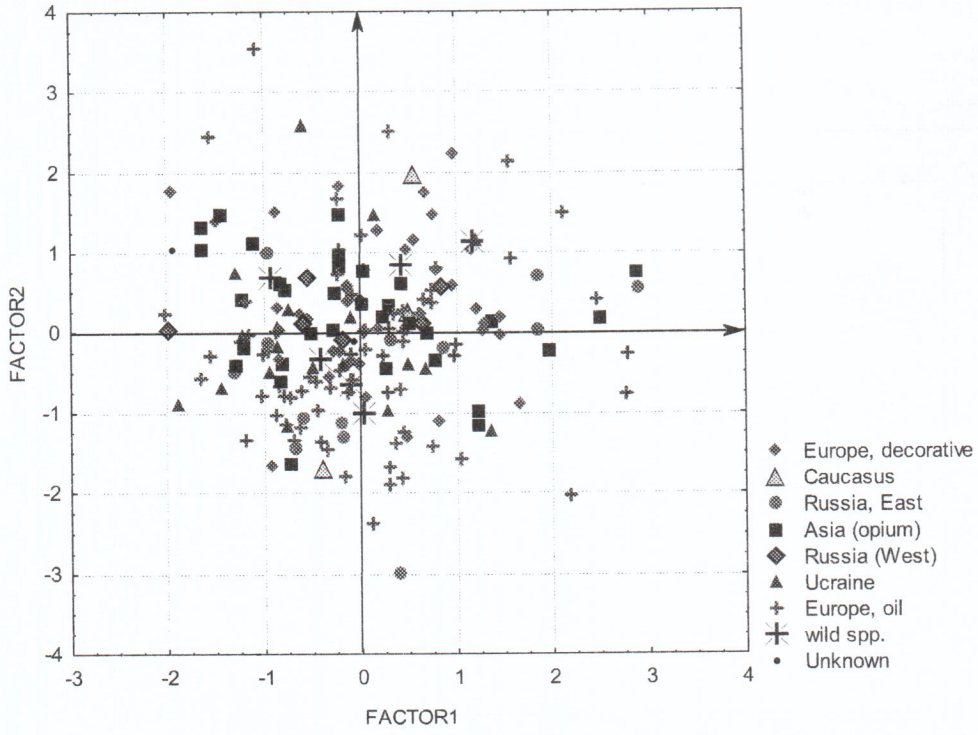


Рисунок 10. Расположение образцов в факторном пространстве (2007).
Figure 10. The pattern of accessions in the factor space (2007).

Несмотря на высокую температуру, образцы смогли проявить свои потенциальные возможности, изменчивость по всем признакам была высока, урожайные образцы наблюдались среди большинства групп (рис. 10). Тем не менее, некоторые тенденции можно проследить. Декоративные европейские образцы располагаются в основном в верхней половине графика, что свидетельствует об их низкорослости и более вытянутых коробочках, а также меньшей урожайности. Два кавказских образца расположились в диаметрально противоположных квадратах, что может свидетельствовать о различном характере их использования. Область размещения российских восточных образцов также вытянута по диагонали, по-видимому среди них присутствуют как высокие образцы с шаровидной коробочкой, так и низкорослые – с удлиненной. Высокопродуктивных в этой группе не выявлено. Азиатские образцы расположились в основном в верхней половине графика, что подтверждает преобладание среди них невысоких образцов с удлиненными коробочками, как с высокой, так и с низкой продуктивностью. Российские образцы из европейской части расположились в центре графика, что показывает преобладание средних параметров по всем признакам. Украинские образцы находятся во всех четвертях графика с преобладанием в нижней половине, что говорит о наличие среди них преимущественно высокорослых образцов с шаровидными приплюснутыми коробочками. Европейские масличные образцы располагаются так же, как и украинские, но разброс среди них выше. Почти все крайние формы относятся к этой группе. Дикорастущие виды находятся близко к центру.

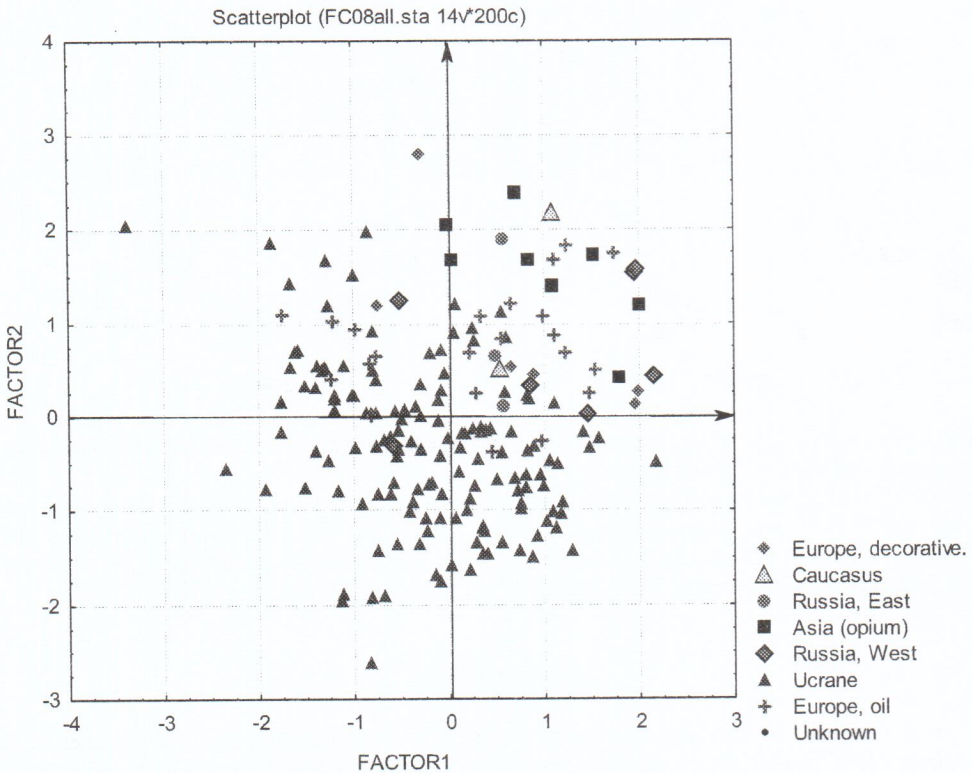


Рисунок 11. Расположение образцов в факторном пространстве (2008).
Figure 11. The pattern of accessions in the factor space (2008).

В 2008г. наблюдались более четкие различия между группами. Хорошо видно, что украинские образцы тяготеют к нижней половине графика, причем в нижней левой четверти

располагаются только эти образцы, что свидетельствует об их высокорослости. Европейские образцы находятся в верхней половине, но больше в правой части, что свидетельствует о малой урожайности образцов данной группы в 2008г. В правой верхней четверти сосредоточены и российские образцы, и образцы азиатского происхождения. По-видимому, эти образцы оказались неприспособленны к повышенной влажности и дали мало семян. Также можно предположить, что среди этих образцов нет автофертильных форм, каковые имеются среди украинских и отчасти европейских.

Также были вычислены парные корреляции между измеренными признаками. Анализ их структуры показывает высокое сходство связей в оба года, несмотря на различия в погодных условиях и выборках (рис. 12). Выделяется плеяда продуктивности – тесно связаны масса семян с одного растения и с единицы площади, и масса коробочек. Также оказалась стабильной парадоксальная отрицательная корреляция между числом коробочек на растении и массой коробочек. Как уже говорилось выше при анализе факторной структуры, в 2007 году наблюдалась положительная связь между высотой растения и шириной коробочки, так как в выборке преобладали селекционные линии масличного использования, полученные из ВИЛР и характеризующиеся высокими растениями с приплюснутыми коробочками.

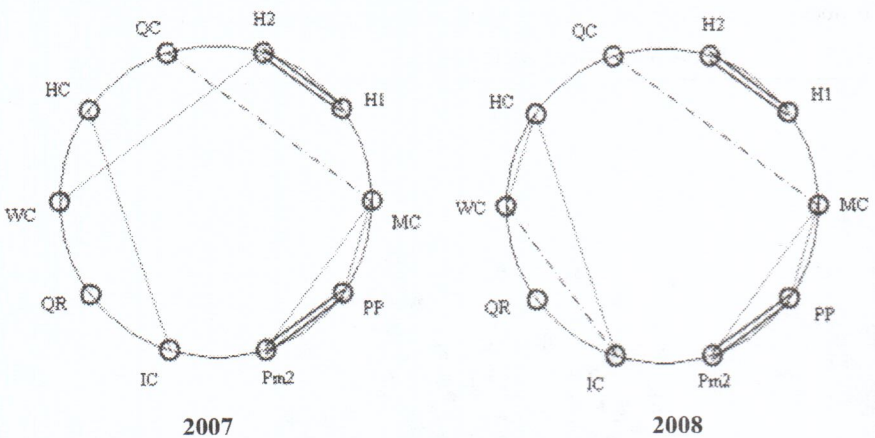


Рисунок 12. Корреляции между признаками в выборках образцов мака (*Papaver somniferum* L.) коллекции ВИР на Устимовской ОС (- $r \geq 0.5$; = $r \geq 0.9$).

Figure 12. Correlations between characters in the selected poppy samples (*Papaver somniferum* L.) from the VIR collection at Ustimovka Exp. St. (H1 – plant height, H2 – height up to the main seed capsule, QC – number of capsules per plant, HC – capsule height, WC – capsule width, QR – number of capsule rays, IC – capsule index, Pm^2 – seed yield per 1 m^2, PP – seed productivity per plant)

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате оценки данных для 386 образцов мака различного происхождения из коллекции ВИР показано их разнообразие по всем изученным признакам. Методами корреляционного и факторного анализов выявлены общие закономерности изменчивости признаков за 2 года. Более высокие растения были и более урожайными, имели более крупные коробочки, но если в 2007г. количество коробочек практически не влияло на общий урожай, то в 2008г. этот показатель коррелировал с урожайностью отрицательно, так как у образцов, сформировавших больше коробочек, семян практически не имелось. Наше изучение показало, что при повышенном количестве осадков и отсутствии опылителей

преимущество получают селекционные линии, созданные методом многократного инцухта, так как такие линии несут гены автофертильности. Большинство же образцов мака являются строгими перекрестниками и без опылителей семян не завязывают.

Всего было выделено 17 перспективных образцов с урожайностью семян 162 – 235 г/м^2, несмотря на разные выборки образцов и значительные отличия погодных условий (средняя урожайность в выборке и при условиях 2007г. (132 г/м^2) в два раза выше, чем в выборке и при условиях 2008г. (61 г/м^2). Все образцы европейского происхождения, это 2 сорта и 6 селекционных линий ВИЛР, остальные из Венгрии, Словакии, Чехии и Польши.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Веселовская М. А.* Мак, его классификация и значение как масличной культуры. Л.: ВИР, 1933. 213 с.
2. *Долженко Д. О., Смирнов А. А., Семенова Е. Ф., Дубовская А. Г.* Новый сорт мака масличного «Парус» // Селекция против наркотиков // Матер. II междунар. конф. Пенза, 2007. С. 161 – 167.
3. *Малинина В. М.* Размещение высокоалкалоидных сортов мака масличного в связи с изменчивостью хозяйственно-ценных признаков в различных зонах возделывания: Автореферат дис. на соиск. учен. степ. канд. с.-х. наук. М., 1975. 30 с.
4. *Осадча Г. А., Семенова Е. Ф., Потокина С. А., Кошелев В. В.* Создание и изучение рабочей коллекции мака масличного для использования в селекции безопийных сортов // Генетические ресурсы культурных растений. Проблемы мобилизации, инвентаризации, сохранения и изучения генофонда важнейших сельскохозяйственных культур для решения приоритетных задач селекции // Тезисы докладов междунар. науч.–практ. конф. СПб.: ВИР, 2001. С. 152 – 153.
5. *Подольная Л. П.* Мак // Масличные культуры для пищевого использования в России (проблемы, селекция, сортимент). СПб.: ВИР, 1998. С. 56 – 60.
6. *Bajpaj S., Gupta M. M., Sharma P. P.* A low morphine-containing accession of *Papaver somniferum* suitable for seed priduction // Plant breeding, 1996. V. 115. № 5. P. 425 – 426.
7. *Krist S., Stuebiger G., Bail S., Unterweger H.* Detection of aulteration of poppy seed oil with sunflower oil based on volatiles and triacylglycerol composition // J. Agric. Food Chem., 2006. V. 54. № 17. P. 6385 – 6389.
8. *Liersch J., Krzymanski J.* [New forms of low-morphine poppy.] Postepy Nauk Rolniczych. 1993. V.40/45. № 5. P. 99 – 100.
9. *Liersch J., Szymanowska E., Krzymanski J.* [Valuation of stability and economical value of new strainsof low morphine poppy in 1995.] Rosliny-Oleiste, 1996. V. 17. № 2. P. 391 – 396.
10. *Singh S. P., Shukla S. P., Khanna K. R.* Breeding strategies in opium poppy (*Papaver somniferum* L.) at National Botanical Research Institute, Lucknow, India // Applied Botany Abstracts, 1999. V.19. № 2. P. 121 – 139.

АНАЛИЗ ЗАВИСИМОСТИ РАЗВИТИЯ ОБРАЗЦОВ ХЛОПЧАТНИКА ОТ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ БУДЕННОВСКОГО ОПОРНОГО ПУНКТА ВИР (ЮГО-ВОСТОК СТАВРОПОЛЬСКОГО КРАЯ)

Л. П. Подольная, Т. А. Кушнарева, Н. А. Ходжаева

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

РЕЗЮМЕ

Проанализированы экологические корреляции между признаками, характеризующими рост и развитие растений, хозяйственно ценными признаками и показателями, характеризующими погодные условия (температура и осадки) для 8 образцов средневолокнистого хлопчатника (*Gossypium hirsutum* L.) различного происхождения (Югтекс 1, С 4727, Lachata, С3, С6, SS 3/10, Андижан 60 и ПОСС 2), изучавшихся на Буденновском опорном пункте ВИР в течение 5 лет (2002 – 2006гг). Сходство матриц корреляций изученных образцов очень велико. Выявлены ключевые декады, погодные условия которых оказывают решающее влияние на формирование урожая и качество продукции. Самые сильные связи отмечены с уровнем осадков в последнюю декаду мая, последние декады июля и первые декады августа. Значение температурных колебаний гораздо меньше.

Ключевые слова: хлопчатник, осадки, температура, корреляции

ANALYSIS OF THE EFFECT OF WETHER CONITIONS ON THE DEVELOPMENT OF COTTON ACCESSIONS AT BUDENNOVSK EXPERIMENTAL SITE OF THE VAVILOV INSTITUTE (SOUTHEAST OF STAVROPOL TERRITORY)

L. P. Podolnaya, T. A. Kushnareva & N. A. Khodzhaeva

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

SUMMARY

Ecological correlations have been analysed between plant growth and development characters, agronomical traits and weather parameters (temperature and rainfall) for 8 cotton accessions (*Gossypium hirsutum* L.) of various origin (Yugtex1, C 4727, Lachata, C3, C6, SS 3/10, Andizhan 60 and POSS 2), studied at Budennovsk Experimental Site of VIR for 5 years (2002 – 2006). Correlation matrixes of the studied accessions are very similar. Certain ten-day periods have been identified as crucial for the effect of weather conditions on the volume and quality of the harvest. Dependence from the rainfall level in the last 10 days of May, last 20 days of July and first 20 days of August has been recognized as the strongest. The effect of temperature fluctuations is much less expressed.

Key words: cotton, rainfall, temperature, correlations.

ВВЕДЕНИЕ

Влияние изменяющихся климатических условий на рост и развитие различных сельскохозяйственных культур в последние годы привлекает все большее внимание исследователей (Павлов, 2007, Новикова и др., 2009). Изучение коллекции хлопчатника в условиях юго-восточного Ставрополья в течение почти 20 лет подтверждает сильную зависимость урожайности и качества волокна от погодных условий. Эти опыты представляют особую ценность тем, что в них проявляется более значительное влияние погодных факторов на растения, чем в подавляющем большинстве других исследований, так как в отличие от обычной практики орошение нами не применялось. Анализ климатических характеристик Ставропольского края за продолжительный период показал, что в Буденновском районе наблюдается заметная аридизация климата (Абалдов, 2000, 2002). Однако распределение осадков по сезону в течение конкретного года очень изменчиво, поэтому мы попытались проследить зависимость развития 8 образцов хлопчатника от

температуры и количества осадков в течение вегетационного сезона за период с 2002 по 2006г. Причем, нас интересовали связи конкретных показателей температуры и количества осадков с признаками растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа проводилась на базе Прикумской опытно-селекционной станции (ПОСС) Ставропольского НИИ сельского хозяйства (г. Буденновск) в течение 5 лет (2002 – 2006гг.).

Материалом для исследований послужили 8 образцов средневолокнистого хлопчатника (*Gossypium hirsutum* L.) различного происхождения и продолжительности вегетационного периода. Российские сорта Югтекс 1 (Краснодар) и ПОСС 2 (Буденновск) создавались без применения орошения; европейские линии из Албании (С3 и С6) и Италии (SS 3/10) – при минимальном орошении (2 – 3 раза за период вегетации); узбекские (С 4727, Андижан 60) и американский (Lachata) сорта – при обильном орошении (свыше 6 поливов). Образцы были высеяны на 5-тиметровых однорядковых делянках (расстояние между рядками – 70 см) в двукратной повторности. В качестве стандарта был взят скороспелый сорт местной селекции ПОСС 2.

Изучение проводили по методике ВИР (Давидян и др., 1978). Оценивались следующие признаки: высота растения, количество симподиальных (генеративных) ветвей (2 раза за сезон: после цветения и в период созревания), высота заложения первой симподиальной ветви, количество сформированных и количество раскрытых коробочек на растение (на 10 октября – наиболее вероятную дату наступления первых заморозков). Эти параметры фиксировались по 10 растениям для каждой повторности. Масса хлопка-сырца в коробочке определялась по 10-тикоробочной пробе для каждой повторности. По этой же пробе определялся выход (% содержания) волокна и измерялась модальная длина волокна. Продуктивность растения высчитывалась путем умножения числа открытых коробочек на массу коробочки для делянки в целом. На основании фенологических наблюдений определена продолжительность отдельных фаз развития образцов. Фенология также отмечалась для повторности в целом. Достоверность результатов подтверждается статистической обработкой (однофакторный дисперсионный анализ). Образцы достоверно различались по большинству оцененных признаков. Использовалась программа MS Excel 2003.

Климатические условия проведения опыта различались по годам. В 2002 и особенно 2003 годах количество осадков значительно превышало норму, что привело к увеличению сроков созревания и падению продуктивности. 2005 и 2006 годы, напротив, отличались крайней засухой, что также вызвало снижение продуктивности за счет опадения завязей, хотя и не настолько, как во влажные годы. Метеоданные представлены средними подекадными показателями температуры и суммой осадков за декаду, полученными на метеостанции Прикумской опытно-селекционной станции СНИИСХ с мая по август. Для выявления связей между ростом и развитием растений и климатическими факторами были вычислены экологические корреляции между морфологическими и хозяйственно ценными признаками и средними значениями температуры и осадков за декаду для каждого образца. Так как оценка осуществлялась лишь в течение 5 лет, значимость корреляций начиналась от $r \geq 0{,}88$, поэтому мы рассматривали только сильные существенные корреляции. Анализировали полученные корреляции отдельно за каждый месяц.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Рисунок 1 показывает, что температура в мае в разные годы изучения различалась не слишком сильно, зато количество осадков колебалось значительно. Поэтому наибольшее количество значимых корреляций выявилось именно с количеством осадков. Для всех без исключения образцов наибольшее значение имело количество осадков в третьей декаде мая. Повышенные осадки отрицательно сказались на выходе волокна и на динамике созревания

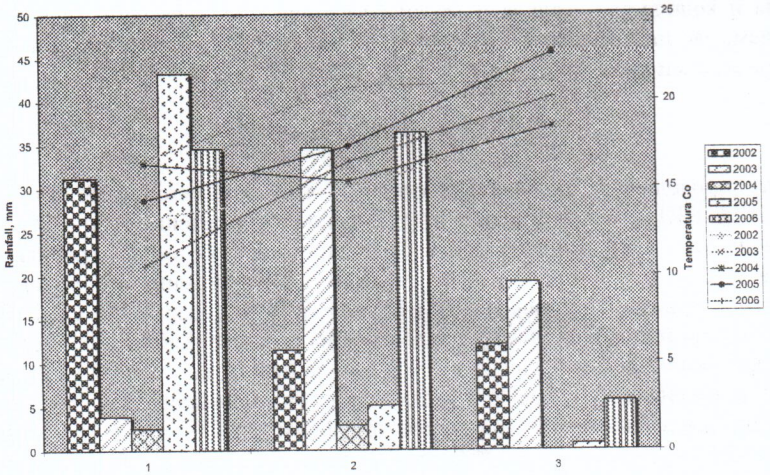


Рисунок 1. Погодные условия в мае (2002 – 2006гг.). Буденновский ОП ВИР.
Figure 1. Weather conditions in May (2002 – 2006). Budennovsk Exp. Site of VIR.

коробочек. Эти корреляции были одинаковыми для всех, по другим корреляциям наблюдались различия между образцами (рис. 2). У большинства образцов также выявлены сильные положительные корреляции между осадками в конце мая и высотой растений (С 4727, Lachata, SS 3/10, С3, С6, Андижан 60), Для четырех образцов – С 4727, Югтекс1, С6 и Андижан 60 наблюдалась сильная положительная связь этих осадков с продолжительностью вегетационного периода. У четырех образцов Югтекс1, Lachata, С3, С6, отмечена сильная отрицательная корреляция между количеством осадков в первую декаду мая и высотой закладки первой плодовой ветви. Влияние температуры менее значимо – достоверные связи обнаруживаются лишь для трех образцов – SS 3/10, С6 и ПОСС 2. Отрицательная корреляция между температурой второй декады и количеством открытых коробочек характерна для всех этих образцов, а положительная между температурой первой декады и продолжительностью периода всходы – цветение – только для SS 3/10 и С6.

Корреляции между климатическими характеристиками мая и особенностями развития растений не выглядят очевидными, и, вероятно, свидетельствуют о закономерностях изменения погодных условий в течение сезона.

Июнь также различался главным образом осадками, по температуре годы отличались в основном не конкретными значениями, а направлением изменения температуры. Наиболее близкими значения были во второй декаде (рис. 3).

Для июня выявилось меньше значимых корреляций (рис. 4). Общей для всех образцов (кроме Андижана 60) была сильная положительная корреляция между номером узла закладки первой плодовой ветви и количеством осадков в последней декаде, т.е. чем больше осадков выпадало в этот период, тем выше развивались генеративные побеги. Корреляцией, характерной для образцов – С 4727, Lachata, С3, Андижан 60 – была отрицательная корреляция между количеством симподиальных ветвей, сформированных к середине августа и температурой первой декады июня – высокая температура в этот период замедляла развитие растений. Странно, что большая часть этих образцов создавалась в более жарких зонах, чем другие изученные формы. Возможно, это является отражением особенностей погодных условий в другие периоды. Остальные выявленные корреляции более индивидуальны. У ПОСС 2 высокая температура первой декады июня вызывает уменьшение массы коробочек и продолжительности вегетационного периода. Масса коробочек уменьшается в этом случае и у Lachata. Повышенная температура второй декады июня оказывает отрицательное воздействие на количество коробочек у С 4727 и у С6, а у SS 3/10 уменьшается количество завязей. У С6 достоверно снижается и продуктивность растения.

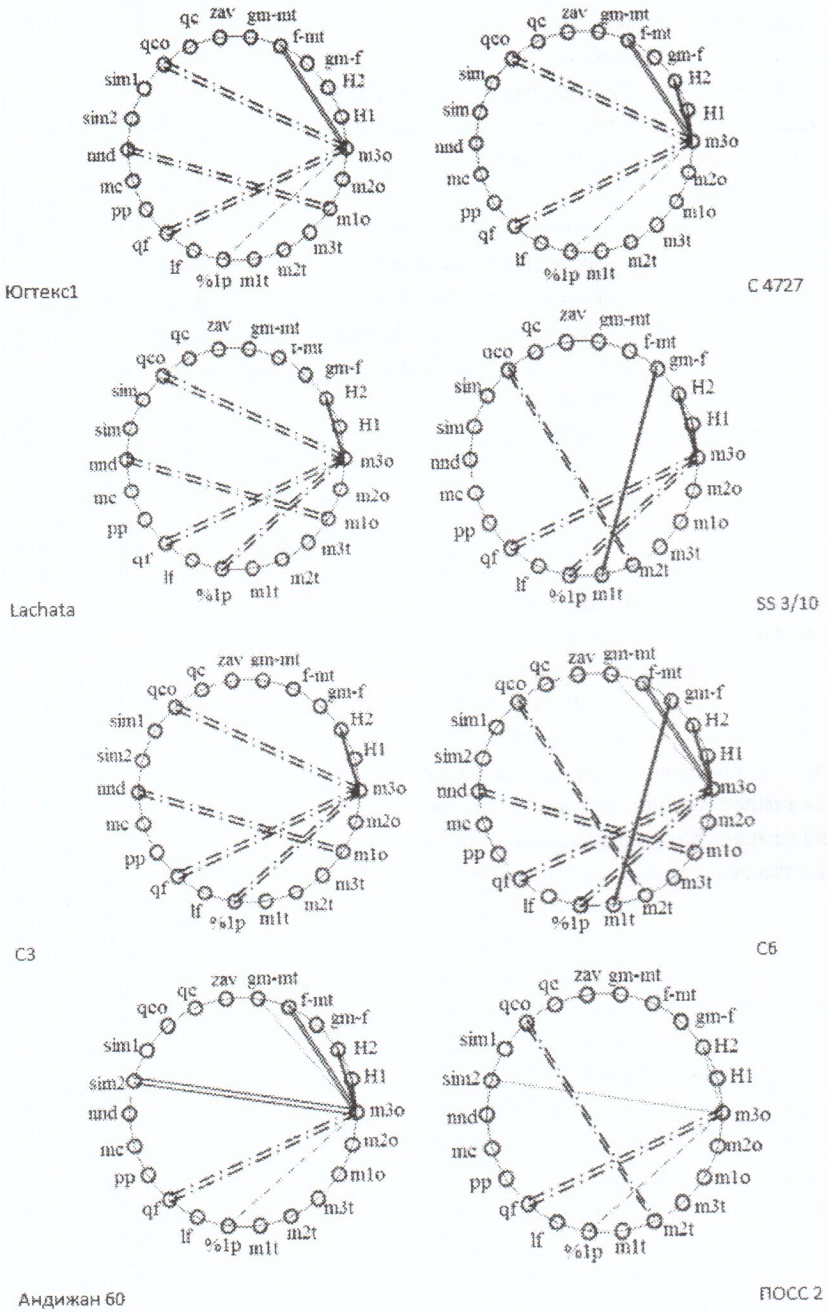


Рисунок 2. Структура корреляций между изученными признаками растений и климатическими характеристиками мая (- $r \geq 0{,}88$, = $r \geq 0{,}9$).

Figure 2. The structure of correlations between the studied characters and climate conditions in May (- $r \geq 0{,}88$, = $r \geq 0{,}9$).

УСЛОВНЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ К РИСУНКАМ 2, 4, 6, 8.

H1 - высота растения на 15 августа
H2 - высота растения на 1 октября
gm-f - продолжительность периода всходы - цветение
f-mt - продолжительность периода цветение - созревание
gm-mt – продолжительность периода всходы - созревание
zav – количество завязей на растении на 15 августа
qc – количество коробочек на растение на 1 октября
qco – количество открытых коробочек на 1 октября
sim1 – количество симподиальных (генеративных) побегов на 15 августа
sim2 – количество симподиальных (генеративных) побегов на 1 октября
nnd – номер узла закладки первой симподиальной (генеративной) ветви
mc – масса хлопка-сырца одной коробочки
pp – продуктивность одного растения
qf – выход волокна
lf – длина волокна
%1p – доля доморозного сбора от общего урожая хлопка-сырца
m1t – средняя температура первой декады мая
m2t - средняя температура второй декады мая
m3t - средняя температура третьей декады мая
m1o – количество осадков первой декады мая
m2o – количество осадков второй декады мая
m3o - количество осадков третьей декады мая
g1t - средняя температура первой декады июня
g2t - средняя температура второй декады июня
g3t - средняя температура третьей декады июня
g1o - количество осадков первой декады июня
g2o - количество осадков второй декады июня
g3o - количество осадков третьей декады июня
gl1t - средняя температура первой декады июля
gl2t - средняя температура второй декады июля
gl3t - средняя температура третьей декады июля
gl1o - количество осадков первой декады июля
gl2o - количество осадков второй декады июля
gl3o - количество осадков третьей декады июля
a1t - средняя температура первой декады августа
a2t - средняя температура второй декады августа
a3t - средняя температура третьей декады августа
a1o - количество осадков первой декады августа
a2o - количество осадков второй декады августа
a3o - количество осадков третьей декады августа

LEGEND TO FIGURES 2, 4, 6 AND 8.

H1 – plant height on August 15
H2 – plant height on October 1
gm-f – duration of the period from seedling emergence to flowering
f-mt – duration of the period from flowering to ripening
gm-mt – duration of the period from seedling emergence to ripening
zav – number of ovaries per plant on August 15
qc – number of capsules per plant on October 1
qco – number of open capsules on October 1
sim1 – number of sympodial (generative) shoots on August 15
sim2 – number of sympodial (generative) shoots on October 1
nnd – No. of the node where the first sympodial (generative) branch is setting
mc – weight of raw cotton per capsule
pp – productivity of one plant
qf – staple yield
lf – staple length
%1p – percentage of pre-frost gatherings from the total harvest of raw cotton
m1t – mean temperature in the first 10 days of May
m2t – mean temperature in the second 10 days of May
m3t – mean temperature in the third 10 days of May
m1o – rainfall in the first 10 days of May
m2o – rainfall in the second 10 days of May
m3o – rainfall in the third 10 days of May
g1t – mean temperature in the first 10 days of June
g2t – mean temperature in the second 10 days of June
g3t – mean temperature in the third 10 days of June
g1o – rainfall in the first 10 days of June
g2o – rainfall in the second 10 days of June
g3o – rainfall in the third 10 days of June
gl1t – mean temperature in the first 10 days of July
gl2t – mean temperature in the second 10 days of July
gl3t – mean temperature in the third 10 days of July
gl1o – rainfall in the first 10 days of July
gl2o – rainfall in the second 10 days of July
gl3o – rainfall in the third 10 days of July
a1t – mean temperature in the first 10 days of August
a2t – mean temperature in the second 10 days of August
a3t – mean temperature in the third 10 days of August
a1o – rainfall in the first 10 days of August
a2o – rainfall in the second 10 days of August
a3o – rainfall in the third 10 days of August

Достоверная корреляция температуры 3-й декады июня и развития растений наблюдается только для С6 – ускоряется период всходы – созревание. Повышенные осадки в первую декаду июня коррелируют с увеличением количества коробочек у С 4727, Lachata,

количества завязей у ПОСС 2. У Lachata достоверно увеличивается продуктивность одного растения. Увеличение количества осадков во вторую декаду июня повышает количество завязей у SS 3/10, количество завязей и коробочек у С6.

В июле опять отмечается наличие большого количества общих для всех образцов корреляций (рис. 6). Решающее значение имеют осадки во второй и третьей декадах, причем годы по этим параметрам различаются наиболее значительно (рис. 5). Достоверного влияния температурных показателей почти не отмечено. У сортов С 4727 и Lachata при более высокой температуре в 3-й декаде формируется большее количество завязей. На растения SS 3/10 такое же действие оказывает температура 2-й декады, а у ПОСС 2 в таких условиях сокращается продолжительность вегетационного периода. У С3 повышенные температуры 1-й декады июля напротив уменьшают число завязей. Осадки первой декады июля слабо влияют на развитие растений. У Lachata уменьшается период всходы – созревание, у С6 – снижается количество открытых коробочек, т. е. замедляется развитие.

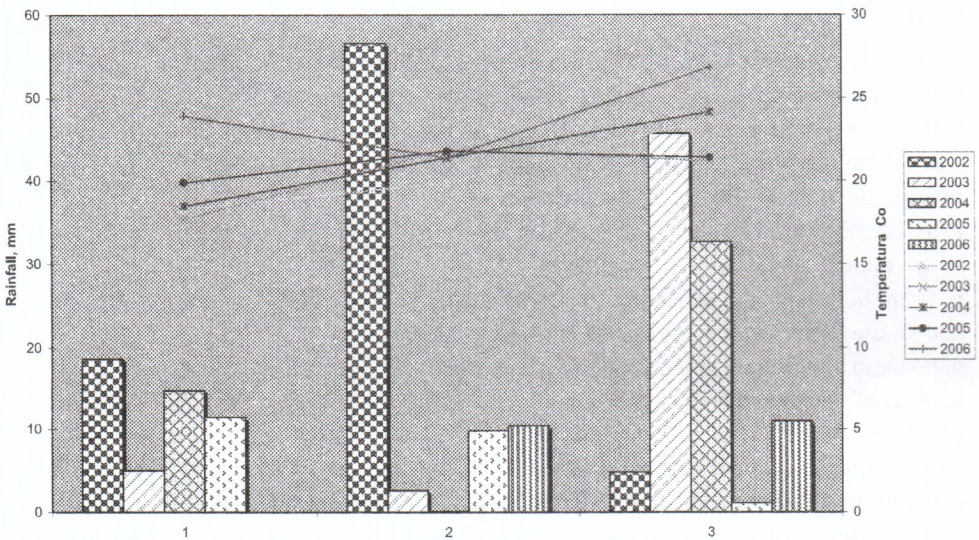


Рисунок.3. Погодные условия в июне за период исследований (2002 – 2006гг.). Буденновский ОП ВИР.

Figure 3. Weather conditions in June for the whole period of research (2002 – 2006). Budennovsk Exp. Site of VIR.

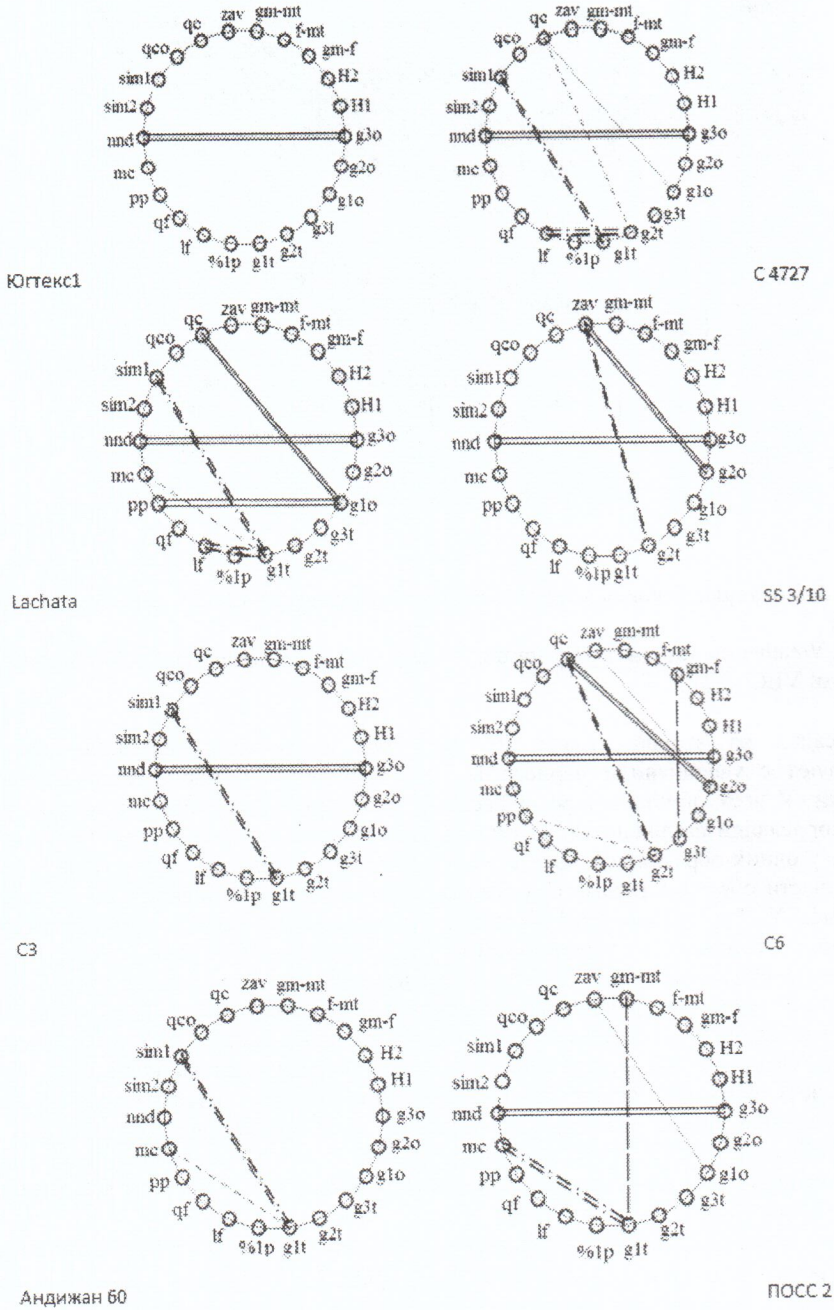


Рисунок 4 Структура корреляций между изученными признаками растений и климатическими характеристиками июня (- $r \geq 0{,}88$, = $r \geq 0{,}9$).

Figure 4. The structure of correlations between the studied characters and climate conditions in June (- $r \geq 0{,}88$, = $r \geq 0{,}9$).

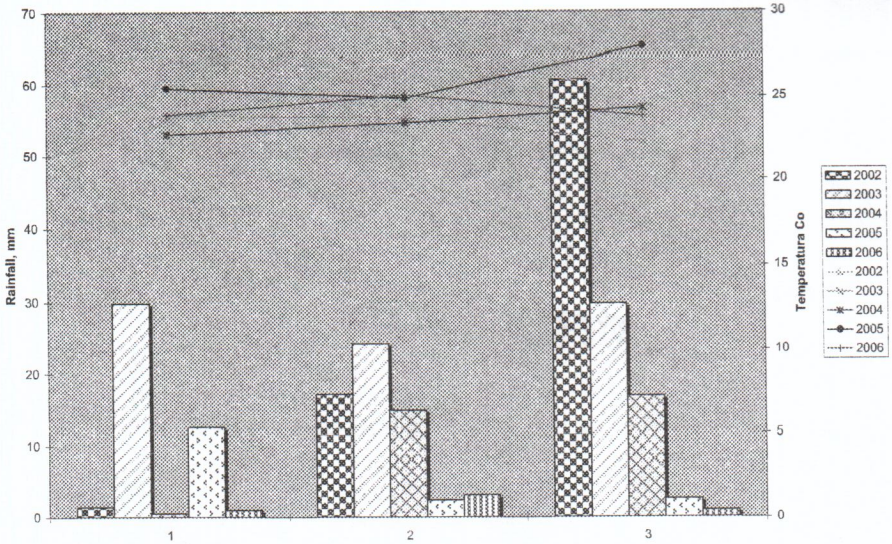


Рисунок 5. Погодные условия в июле за период исследований (2002 – 2006гг.). Буденновский ОП ВИР.

Figure 5. Weather conditions in July for the whole period of research (2002 – 2006). Budennovsk Exp. Site of VIR.

Осадки во второй декаде для всех без исключения образцов положительно коррелируют с увеличением периода всходы – цветение и массы хлопка-сырца одной коробочки. У всех образцов (кроме Lachata) достоверно увеличивается высота растений. Другие корреляции различаются, но разница, как правило, состоит в том, что на отдельные признаки у одних образцов сильнее влияют осадки второй декады, а у других – третьей. У большей части образцов (кроме С6) осадки второй декады удлиняют и период цветение – созревание. У Lachata, и SS 3/10 выше закладывается первая симподиальная ветвь (корреляция непрямая) и увеличивается длина волокна. С6 также позже вступает в генеративную фазу. У С3 увеличивается длина волокна и продуктивность одного растения, у Андижана 60 возрастает количество коробочек и продуктивность одного растения. У ПОСС 2 увеличивается общее количество симподиев и замедляется динамика созревания коробочек. Осадки в 3-й декаде июля достоверно отражаются на количестве симподиев почти у всех образцов, кроме Андижана 60. Достоверная положительная связь между продуктивностью одного растения и объемом этих осадков наблюдается для С 4727, Югтекс1, SS 3/10, С3, С6, ПОСС 2. Также у С 4727, С6 и Андижан 60 при увеличении осадков увеличивается длина волокна. У Югтекс1, SS 3/10, С3, С6, ПОСС 2 увеличивается количество коробочек.

В августе явное прямое воздействие на развитие всех образцов оказывает температура второй декады и осадки первых двух декад (рис. 7, 8). Причем влияние температуры отрицательное. Повышенные температуры указанной декады уменьшают продуктивность одного растения и количество генеративных побегов. Повышенные осадки с одной стороны увеличивают у большинства образцов количество коробочек, а с другой – продолжительность вегетационного периода, что отрицательно сказывается на урожайности из-за относительно короткого периода с положительными температурами (по сравнению с другими хлопкосеющими странами).

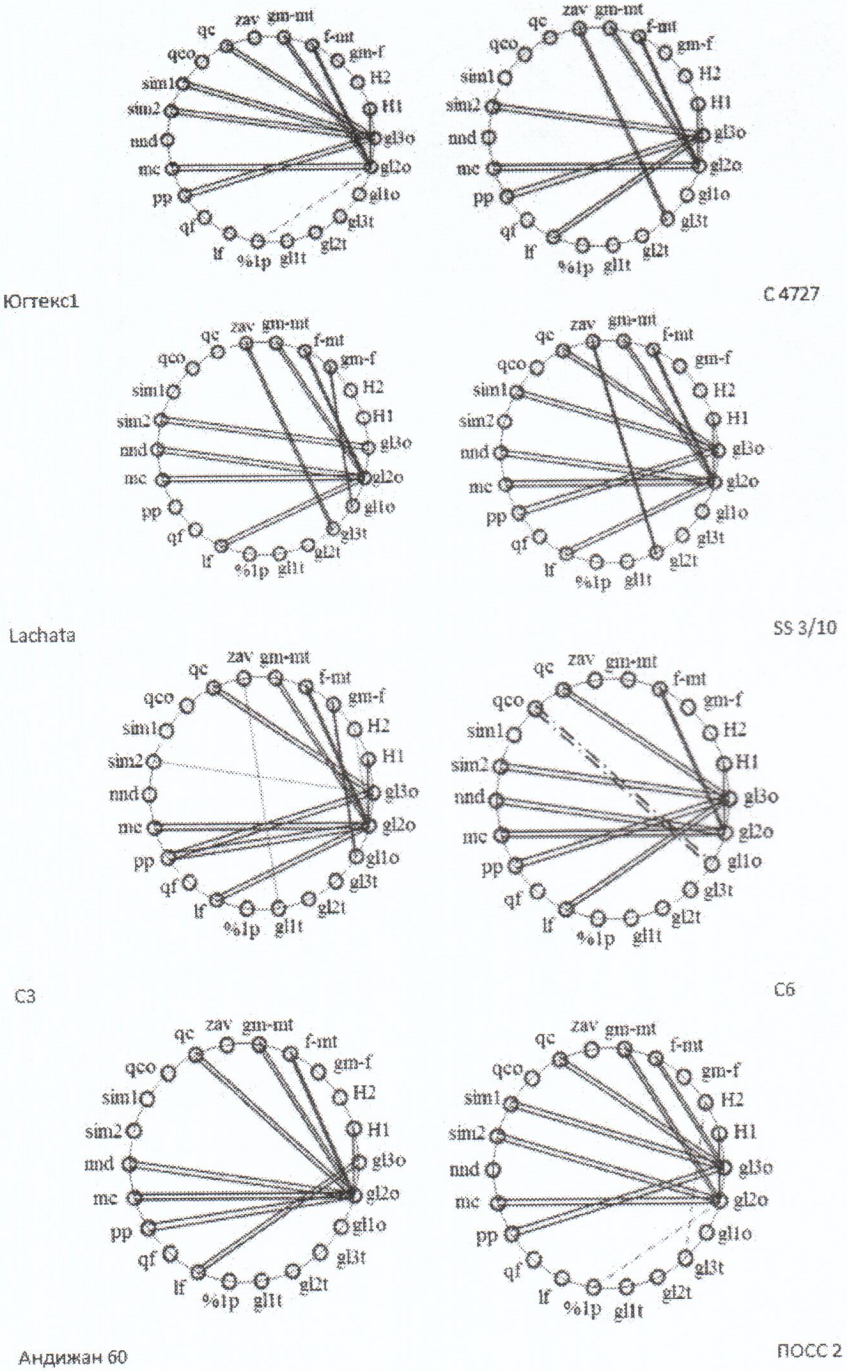


Рисунок 6. Структура корреляций между изученными признаками растений и климатическими характеристиками июля (- r≥ 0,88, = r ≥ 0,9).

Figure 6. The structure of correlations between the studied characters and climate conditions in July

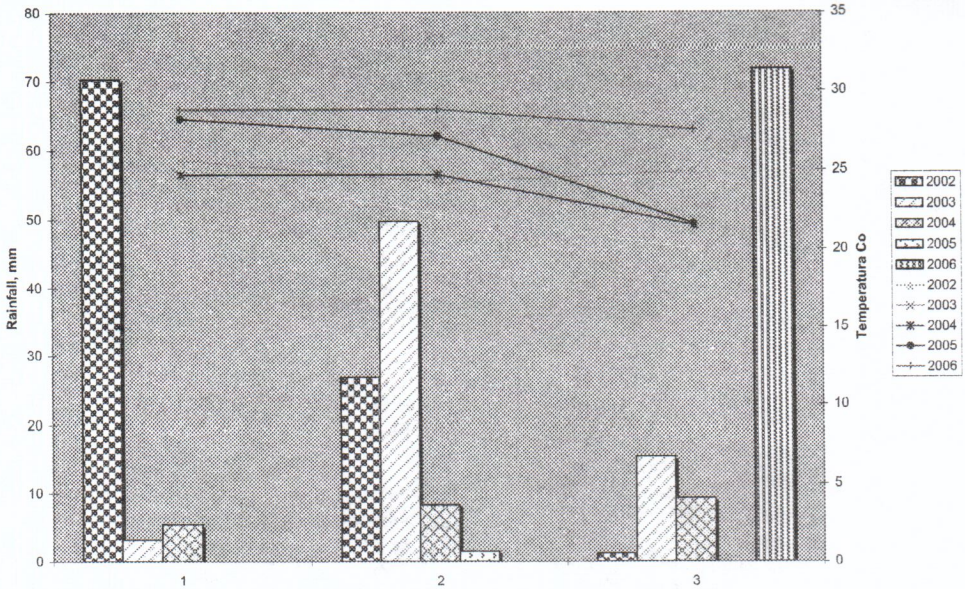


Рисунок 7. Погодные условия в августе за период исследований (2002 – 2006гг.). Буденновский ОП ВИР.

Figure 7. Weather conditions in August for the whole period of research (2002 – 2006). Budennovsk Exp. Site of VIR.

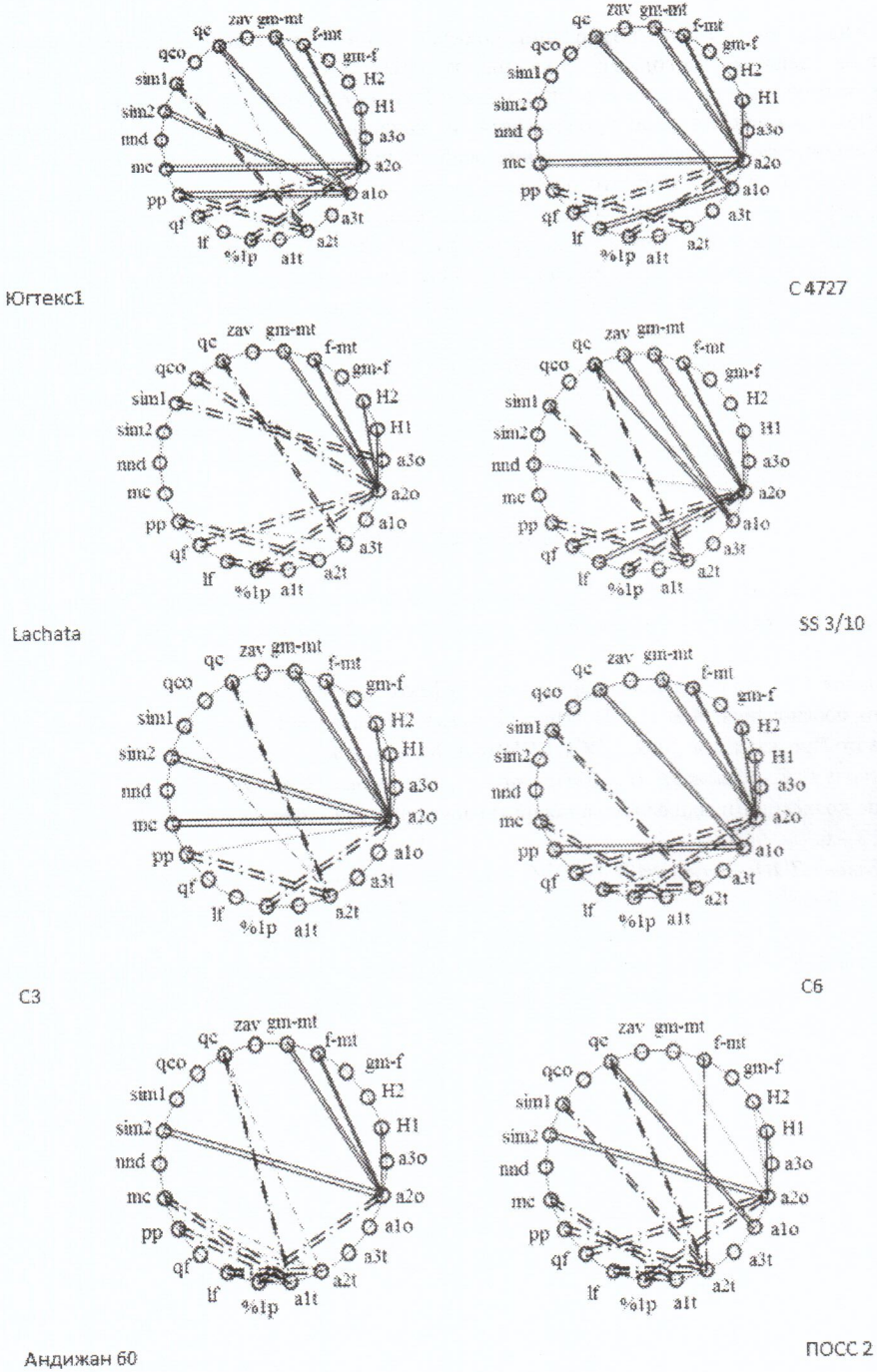


Рисунок 8. Структура корреляций между изученными признаками растений и климатическими характеристиками августа (- r≥ 0,88, = r ≥ 0,9).

Figure 8. The structure of correlations between the studied characters and climate conditions in August (- r≥ 0,88, = r ≥ 0,9).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ выявленных корреляций показал, что в течение вегетационного периода есть ключевые декады, погодные условия которых оказывают решающее влияние на формирование урожая и качество продукции. При выращивании хлопчатника без орошения решающее воздействие на урожайность и качество волокна оказывают осадки и их распределение по декадам. Уменьшение осадков во вторую-третью декады июля и первую декаду августа ведет к резкому падению урожая и снижению качества волокна. Сходство матриц корреляций изученных образцов очень велико. Ряд корреляций являются следствием прямого действия учитываемых факторов, другие корреляции не могут рассматриваться как результат непосредственного влияния и являются отражением скрытых закономерностей климатических процессов. Это предварительная работа, необходимы не только дальнейшие исследования в этом направлении, но и более глубокое осмысление приведенных данных. Нужно включать дополнительные параметры. Тщательное изучение динамики изменения отдельных погодных факторов в наиболее важные для развития растений периоды позволит разработать стратегию селекции хлопчатника в конкретном регионе с целью создания соответствующих сортов и разработки адекватной агротехники для уменьшения влияния лимитирующих факторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абалдов А. Н.* Агроклиматическое обоснование культуры хлопчатника на Ставрополье // В сб.: Проблемы возрождения современного российского хлопководства. 2000. ПОСС СНИИСХ, Буденновск. С. 51 – 57.
2. *Абалдов А. Н.* Возрождение экономически эффективного хлопководства Ставрополья – на пути научного обоснования // В сб.: Повышение эффективности растениеводства в аридных условиях Восточного Предкавказья. 2002. ПОСС СНИИСХ. Буденновск. С. 121 – 126.
3. *Давидян Г. Г., Рыкова Р. П., КутузоваС. Н., Вахрушева Т. Е., Другова И. Ф., Румянцева Л. Т.* Изучение коллекций прядильных растений (хлопчатник, лен, конопля). Методические указания. Л., 1978. С. 3 – 6.
4. *Новикова Л. Ю., Лоскутов И. Г., Дюбин В. Н.* Анализ динамики хозяйственно ценных признаков овса сорта Боррус в условиях Северо-Запада РФ с 1980 по 2008г. в связи с изменениями климата // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР.. 2009. Т.166. С. 551 – 558.
5. *Павлов А. В.* Источники высокого качества волокна в коллекции льна-долгунца ВИР и их селекционная ценность. Автореф. Дисс… уч. ст. канд.. с. х. наук. СПб., 2007. 20 с.

МОРФО–БИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОК-САГЫЗА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР

С. Н. Кутузова, И. А. Петросян
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru

РЕЗЮМЕ

По комплексу биологических и хозяйственно ценных признаков изучали 24 образца кок-сагыза из коллекции ВИР, имеющих различное происхождение – дикорастущие популяции из Казахстана, отборы и сорта из разных областей СССР. Показано, что в коллекции сохранено широкое разнообразие генотипов по морфологическим признакам, длине и массе корня, содержанию каучука. Выделены растения, содержащие до 23% каучука. Корреляций между морфологическими признаками и содержанием каучука в корне не обнаружено.

Ключевые слова: кок-сагыз, каучук, морфологические признаки, популяция, продуктивность, корреляции

MORPHO-BIOLOGICAL STUDY OF KOK-SAGHYZ FROM THE VIR COLLECTION

S. N. Kutuzova, I. A. Petrosyan
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: s.kutuzova@vir.nw.ru

SUMMARY

A complex of biological and economic characters was studied in 24 kok-saghyz accessions from the VIR collection. The accessions were of diverse origin: wild populations from Kazakhstan, selections and varieties from various regions of the ex-USSR. It is shown that the collection has preserved rich diversity of genotypes in morphological characteristics, root length and weight, rubber content, etc. Plants containing up to 23% of rubber were identified. No correlations between morphological characters and rubber content in roots have been found.

Key words: kok-saghyz, rubber, morphological characters, population, productivity, correlations

ВВЕДЕНИЕ

В промышленном производстве всего мира огромным спросом пользуется натуральный каучук, который в большинстве случаев не смогли заменить синтетические аналоги. По сравнению с синтетическим натуральный каучук, резиновые смеси на его основе и вулканизаты обладают более высокой когезионной и адгезионной прочностью, повышенным сопротивлением раздиру, выносливостью при многократном сдвиге и знакопеременных нагрузках, высокой прочностью при многократном растяжении (Моисеев, Евдокимова и др., 1989). Благодаря этому натуральный каучук оказывается незаменимым в производстве крупногабаритных шин, выдерживающих нагрузки до 75 т. Именно шинная промышленность является главной отраслью применения натурального каучука (70%). Остальные 30% применяются в самых различных областях: в изготовлении конвейерных лент высокой мощности, антикоррозийных покрытий котлов и труб, виброизоляторов, клея, тонкостенных высокопрочных мелких изделий, в медицине. Медицинские перчатки, изготовленные из каучука кок-сагыза, обладают повышенной эластичностью и в отличие от каучука гевеи не вызывают аллергической реакции, что очень важно при их постоянном использовании. Спрос на мировом рынке на натуральный каучук ежегодно возрастает.

Основной источник натурального каучука – гевея бразильская (*Hevea brasiliensis* Muell.-Arg.), которая произрастает в странах с тропическим климатом. Еще в 30-е годы в нашей стране были предприняты поиски растений местной флоры, способных синтезировать каучук. Было изучено 1048 видов из 316 родов и 95 семейств и установлено, что 993 вида синтезируют в некоторых количествах каучук и каучукоподобные вещества (Ильин, 1953). В результате всестороннего изучения выяснилось, что наиболее перспективен для широкого использования одуванчик кок-сагыз (*Taraxacum kok-saghyz* Rodin) – эндемик Тянь-Шаня.

Кок-сагыз – многолетнее растение семейства астровых. Имеет стержневой корень, розетку листьев и цветочные стрелки с соцветиями – корзинками. В млечных сосудах коровой части корня содержится 6 – 11% каучука. В корнях многолетних дикорастущих растений обнаружено до 27% каучука высокого качества (Моисеев, Евдокимова и др., 1989).

В довоенные годы в нашей стране проводилось интенсивное изучение новой культуры, создавались селекционные сорта, закладывались производственные посевы, эксплуатировались дикорастущие заросли, функционировали заводы по извлечению каучука. Получаемый при этом каучук, выпускаемый в виде крепов, не уступал по качеству каучуку мирового лидера – тропической гевеи и даже превосходил его (Whaley, Bowen, 1947). Шины, изготовленные из каучука кок-сагыза, служили значительно дольше. Кок-сагыз, выращенный в условиях Северо – Запада России, подтвердил свою способность синтезировать каучук высокого качества (Вахрушева, Евдокимова и др., 1991). Однако в 50-х годах, после открытия искусственного каучука, изучение и использование этого растения прекратилось. Семена дикорастущих зарослей, а также созданных в различных регионах страны сортов и местных плантационных популяций были переданы в коллекцию ВИР и заложены на длительное хранение. Сейчас коллекция насчитывает 128 образцов.

В настоящее время, в результате гибели от болезней плантаций гевеи на Американском континенте, возделывание этого растения сосредоточилось в трех южноазиатских странах – Малайзии, Индонезии и Таиланде. При этом значительно возросла опасность дефицита производства натурального каучука в мире, а цены на него с 2002 по 2008 год повысились почти в семь раз (www.membrana.ru/articles/business/2008/08/07/192300.html.). В Европе и США остро встал вопрос использования кок-сагыза как наиболее перспективного источника этого ценного сырья (Whaley, Bowen, 1947). Проводится всестороннее изучение растения, образцы которого были завезены в разные годы из СССР, отрабатывается технология возделывания, ведется селекция на повышение содержания латекса, болезне- и засухоустойчивость. Предполагается, что уже через несколько лет в США первый завод по производству резины из сока кок-сагыза выйдет на рабочую мощность в 20 млн т в год (www.membrana.ru/articles/business/2008/08/07/192300.html.).

Целью настоящего исследования было изучение биологического разнообразия кок-сагыза из коллекции ВИР по комплексу морфологических и хозяйственно ценных признаков, выделение ценных генотипов по содержанию каучука в корнях, а также определение корреляций между признаками.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве исходного материала использовали 24 образца: дикорастущие популяции, привезенные экспедициями ВИР из Казахстана в 1963 – 1965 гг., а также отборы и сорта, созданные в результате селекции в разных регионах СССР (Казахстан, Белоруссия; Киевская, Сумская, Харьковская, Черниговская, Полтавская области Украины; Татария; Воронежская, Тульская, Курская, Московская области России).

Летом 2005 – 2006гг. указанные образцы были выращены на запольном участке Пушкинского филиала ВИР при площади питания 25×30 см. Для каждого образца изучали по 12 растений. Оценку растений проводили в соответствии с классификатором ВИР (Классификатор каучуконосного вида *Taraxacum kok-saghyz* Rodin, 1992) по следующим

признакам: ботаническая форма растения; высота растения с цветоносами и без них; диаметр и форма розетки, количество розеток на растении; форма листа, характер расчленения, характер и степень расчлененности листа, фенологические признаки. Осенью растения были выкопаны и проанализированы по длине, ветвлению, массе корня и содержанию каучука.

Содержание каучука в корнях анализировали на кафедре Химии и технологии каучука и резины Санкт- Петербургского Технологического института методом экстрагирования хлороформом в аппарате Сокслета. Биохимический состав латекса определен методом масспектрального анализа хлороформенного экстракта корней и листьев на приборе «Газовый хроматограф» с масс-селективным детектором фирмы «Angilent». В качестве стандарта использовали образец к-182 – плантационная популяция № 225 из Киевской обл. Математическую обработку данных проводили методом дисперсионного и корреляционного анализа (Доспехов, 1968).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Так как кок-сагыз является полиморфным перекрестноопыляющимся растением, изученным образцам не удалось дать четких морфологических характеристик. Характер ботанической формы (рис. 1), формы розетки (рис. 2) и ветвления корня (рис. 3) свидетельствует о том, что все изучаемые образцы полиморфны без преобладания какого-либо морфотипа. Гомогенные образцы выявились только по характеру расчленения листа (рис. 4), так как для большей части коллекции характерны сильно расчлененные листья.

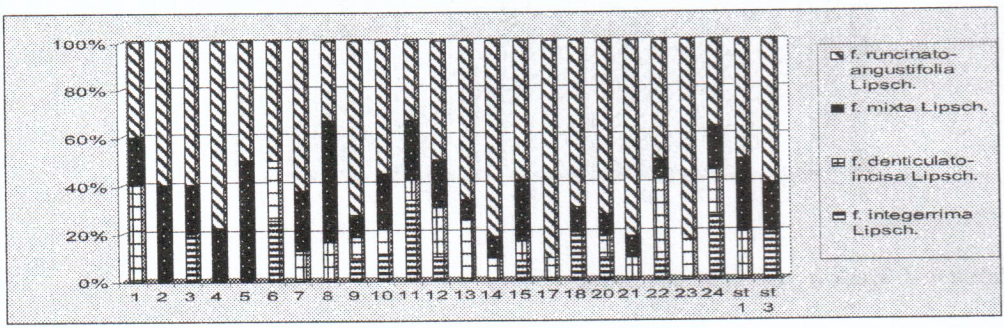


Рисунок 1. Характеристика ботанической формы
Figure 1. . Botanical forms of 24 accessions

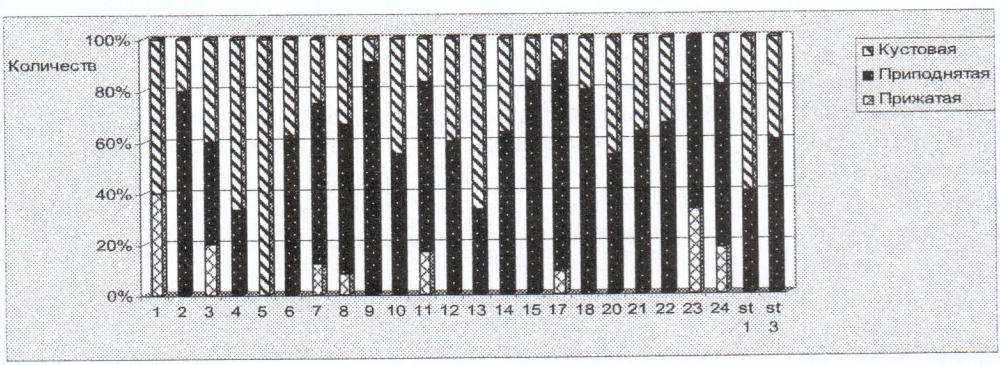


Рисунок. 2. Характеристика формы розетки
Figure 2. Rosette shapes of 24 accessions

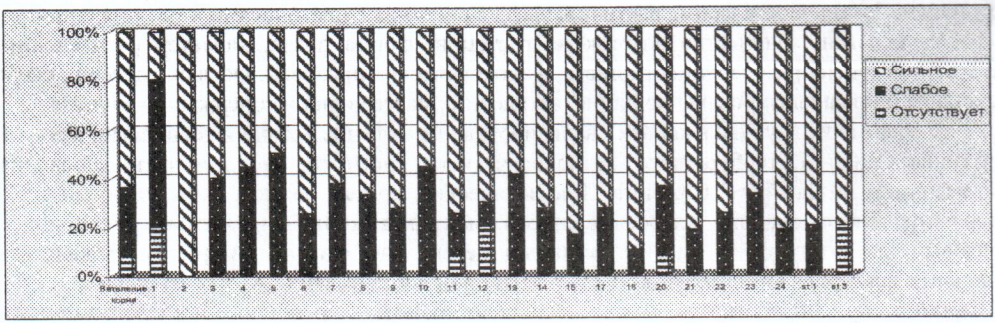


Рисунок 3. Характеристика ветвления корня.
Figure 3. Root branching of 24 accessions

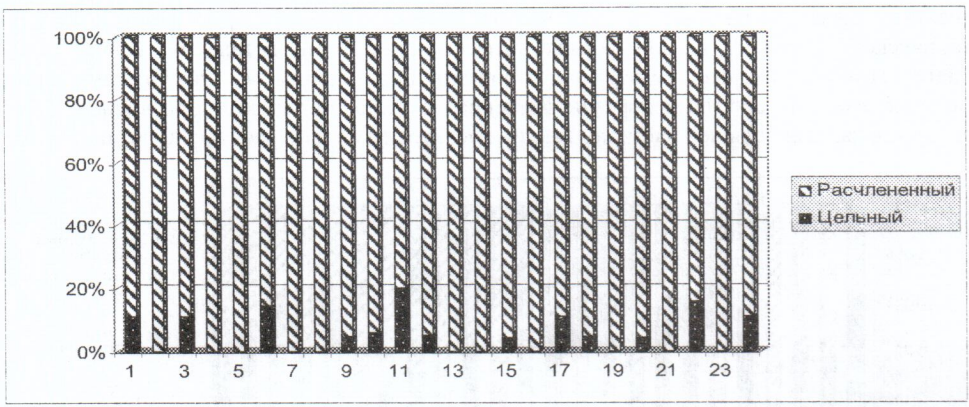


Рисунок 4. Характер расчленения листа
Figure 4. Patterns of leaf partitioning

Высота растений, высота цветоносов и диаметр розетки изменялись в среднем по образцам незначительно: 6,0 – 9,3; 15,0 – 21,3 и 19,3 – 27,0 см соответственно (табл. 1). Число розеток и число цветоносов варьировали от 3,5 до 11,0 и от 11,1 до 20,8. Длина корня, являющаяся одним из важных хозяйственных признаков, изменялась от 20,7 до 33,0 см. Лучшими были растения следующих образцов: к-178 (33 см), к-187 (29,4 см), к-216 (29,3 см), достоверно превосходящие стандарт.

Важнейшим признаком, определяющим продуктивность растений, является масса корня. В среднем по образцам она колебалась от 29,2 до 65 г. Наиболее продуктивными оказались образцы к-178 (65,0 г – 168% к st) – Киевские плантационные популяции № 97 и к-216 (50,7 г – 131,0% к st), № 285, к-1144 (50,6 г – 130,7% к st) – отбор № 10 и к-1136 (47,3 г – 122,2%) из Казахского опытного поля, к-238 (47,5 г – 122,7% к st) из Сумской обл.

Таблица 1. Характеристика образцов по морфологическим и хозяйственно ценным признакам (среднее по образцу), г. Пушкин, 2006г.

Table 1. . Characterization of the accessions according to their morphological and economically valuable characters (mean for each accession), Pushkin Town, 2006

№ по каталогу ВИР	Высота, см		Диаметр розетки, см	Число		Длина корня, см	Масса корня	
	растения	цветоноса		розе-ток	цвето-носов		г	% к st
114	7,4	18,8	21,6	6,0	15,0	26,6	38,4	99,2
122	8,0	16,4	25,2	5,4	12,2	25,0	36,0	93,0
154	8,2	17,0	23,2	6,2	15,4	27,2	36,6	94,5
175	8,2	20,9*	25,4	5,3	15,0	26,8	39,3	101,5
178	6,0	15,0	24,0	10,0*	16,0	33,0*	65,0*	168,0*
187	5,5	17,6	19,3	3,5	12,6	29,4*	44,1	113,9
216	6,9	18,0	20,5	4,5	12,8	29,3*	50,7*	131*
238	7,3	18,7	24,0	4,7	20,5*	23,6	47,5*	122,7*
242	6,4	18,6	22,3	6,4	15,3	24,4	45,4*	117,3*
280	7,8	21,3*	22,4	4,9	11,9	24,8	39,8	102,8
379	8,8*	19,9	25,6*	5,4	15,0	23,5	32,8	84,7
382	8,4	17,3	23,2	4,8	11,8	22,3	42,8	110,6
430	7,5	20,1	24,5	4,2	14,2	24,0	29,2	75,4
448	7,7	19,4	25,8*	4,5	13,1	22,0	40,2	103,9
769	6,6	19,3	22,4	4,4	12,7	23,9	36,5	94,3
1103	6,8	17,6	22,8	4,3	11,1	23,5	42,2	109,0
1130	8,0	19,5	24,6	5,9	12,3	20,7	41,4	107,0
1136	6,4	20,9*	25,6*	4,4	14,5	25,9	47,3*	122,2*
1142	7,1	19,8	27,0*	6,2	20,8*	24,9	43,2	111,6
1144	9,3*	18,5	24,4	11,0*	18,0*	24,4	50,6*	130,7*
1162	6,0	17,1	23,9	4,4	11,4	24,5	42,7	110,3
st 182	7,2	17,5	23,5	4,5	15,5	26,6	38,7	100,0
НСР	0,41	0,68	0,78	0,76	1,13	1,23	3,23	10,3
min	6	15,0	19,3	3,5	11,1	20,7	29,2	91,5
max	9,3	21,3	27,0	11,0	20,8	33,0	65,0	204,0

*- различие достоверно при 5%-ом уровне значимости по t-критерию Стьюдента. То же для табл. 2

Поскольку внутри каждого образца наблюдались значительные колебания по всем признакам, важнейшие из них изучали индивидуально по растениям. Всего оценили 221 экземпляр. У отдельных растений длина корня изменялась от 21 до 34 см, а его масса – от 22 до 79 г (табл. 2). .Важнейший признак – содержание каучука колебалось от 14,3 до 23,29% – у лучших растений.

Лучшими по содержанию каучука были следующие растения: № 17-6 из образца к-769 – 23,29% (157,2 % к st) – из Республики Татарстан, № 7-2 из к-187 – 19,86% (134,0% к st) – из плантационной популяции № 230, Киевская обл., № 14-1 из к-430 – 19,68% (132,8% к st) – из Черниговской плантационной популяции. По продуктивности каучука выделились: растение № 13-5 из к-382 – 14,4 г (232% к st) из Харьковской плантационной популяции, № 7-2 из к-187 – 14,3 г (230,6%) из Киевской плантационной популяции № 230, № 11-10 из к-280 – 12,2 г (196,8%), также из Киевской плантационной популяции, и др. Таким образом при индивидуальном изучении содержания каучука в растениях было установлено, что оно может колебаться у одного образца в широких пределах (до 50%). Обнаружены растения, содержащие более 23% каучука.

Таблица 2. Растения, выделившиеся по содержанию каучука и его продуктивности (г. Пушкин, 2006г).

Table 2. . Plants identified for rubber content and its productivity (Pushkin Town, 2006)

Номер по каталогу ВИР	№ растения	Корень				Содержание каучука (в пересчете на сухую массу)		Продуктивность по каучуку	
		длина		масса					
		см	% к st	г	% к st	%	% к st	г	% к st
175	4-3	27	101,5	49*	126,6	16,25*	109,6	8,0*	129,0
175	4-4	34*	127,8	56*	144,7	15,77*	106,4	8,8*	141,9
187	7-2	34*	127,8	72*	186,0	19,86*	134,0	14,3*	230,6
242	10-3	22	82,7	54*	139,5	15,09	101,8	8,2*	132,2
242	10-8	22	82,7	43*	111,1	16,26*	109,7	7,0*	112,9
242	10-10	27	101,5	50*	129,2	16,10*	108,6	8,0*	129,0
280	11-10	24	90,2	75*	193,8	16,22*	109,4	12,2*	196,8
280	11-11	25	93,9	47*	121,4	14,44	97,4	6,8*	110,0
379	12-4	21	78,9	22	56,8	14,30	96,5	3,2	51,6
379	12-6	30*	112,8	45*	116,3	17,18*	115,9	7,7*	124,2
382	13-3	22	82,7	53*	136,9	16,10*	108,6	8,5*	137,1
382	13-5	27	101,5	79*	204,1	18,25*	123,1	14,4*	232,2
430	14-1	25	93,9	46*	118,9	19,68*	132,8	9,1*	146,8
769	17-6	23	86,5	30	77,5	23,29*	157,2	7,0*	112,9
1144	23-6	27	101,5	40	103,4	16,67*	112,5	6,7*	108,1
182 (st)		26,6	100	38,7	100	14,82	100	6,2	100
НСР		0,44		5,3		0,9		1,1	
min		21	82,7	22	56,8	14,3	96,5	3,2	73
max		34	127,8	79	204,1	23,29	157,2	14,4	325

На основе 16 изученных признаков провели корреляционный анализ, в котором выделились две плеяды (рис. 5). В плеяде надземной части высота растения умеренно коррелировала с высотой и числом цветоносов. Слабая корреляция наблюдалась также между высотой цветоносов, их числом и диаметром розетки. Вторую плеяду образовали признаки – масса корня, число розеток и продолжительность цветения. Показано, что масса корня слабо связана с числом розеток на растении, что может объясняться разрастанием каудекса и соответственно увеличением диаметра корня. При этом отсутствует значимая связь между массой корня и периодом от начала цветения до созревания летучек, что свидетельствует о накоплении массы корня преимущественно во время цветения. Период от начала отрастания до цветения не относился ни к одной из плеяд, но отрицательно коррелировал с различными признаками, влияющими на накопление биомассы, а именно: с числом цветоносов, высотой растения, диаметром розетки, массой корня, формой розетки и продолжительностью цветения. Этим кок-сагыз отличается от однолетних культур, у которых поздний переход к цветению обычно связан с большим накоплением биомассы.

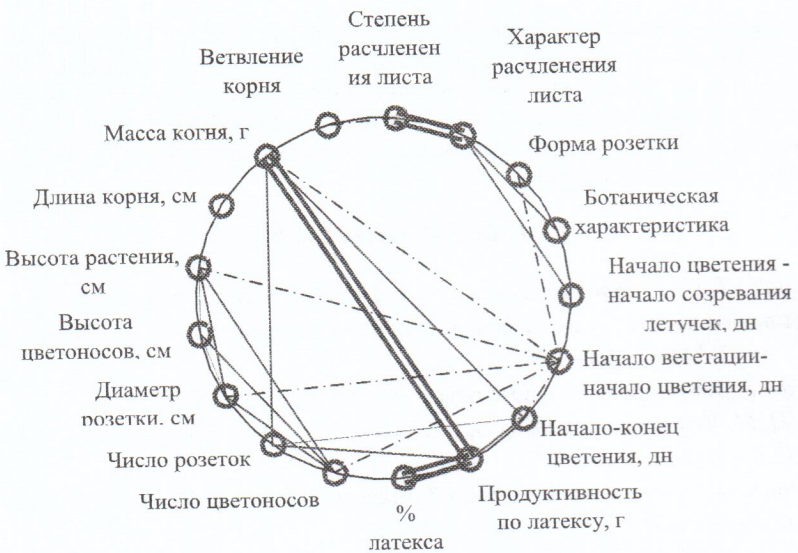


Рисунок 5. Корреляции между признаками у кок-сагыза. ——— – 0,5 ≥ r > 0,7, ═══ – 0,7 ≥ r > 0,9 , – · – · – r<0

Figure 5. Correlations between characters in kok-saghyz. ——— – 0,5 ≥ r > 0,7, ═══ – 0,7 ≥ r > 0,9 , – · – · – r<0

Выявилась сильная корреляция между характером и степенью расчлененности листа (r = 0,84). Действительно, эти качественные признаки листа логически связаны между собой, так как степень расчлененности напрямую определяется характером расчленения.

При планировании эксперимента мы пытались отыскать морфологические признаки, связанные с уровнем накопления каучука в корнях. Однако значимых связей между содержанием каучука и другими признаками в нашем исследовании выявлено не было. Следовательно, для определения содержания каучука в корнях необходимо применять биохимические или анатомические (подсчет числа млечников) методы.

В результате масс-спектрального анализа углеводородной составляющей части латекса кок-сагыза установлено, что в ней кроме каучука присутствует чрезвычайно широкий спектр соединений. Это относящиеся к разным классам вещества: высшие алифатические углеводороды (нонан, декан, ундекан и др.), эфиры карбоновых кислот,

карбоновые кислоты, поликозаны, витамин Е, сквален, ароматические производные). Известно, что кроме каучука в корнях кок-сагыза содержится до 45% инулина – естественного углеводорода, являющегося полимером D-фруктозы, который на первых этапах извлечения каучука растворяется горячей водой (Whaley, Bowen, 1947). Инулин может быть легко преобразован в этанол для использования в качестве биотоплива. Кроме этого он широко применяется в пищевой и фармацевтической промышленности и является сырьем для производства фруктозы. В настоящее время инулин добывают в основном из корневищ цикория и топинамбура, в которых его содержание составляет 10-12%.

Таким образом в результате изучения образцов коллекции кок-сагыза ВИР выявлены растения, содержащие в корнях до 23% каучука и представляющие ценный исходный материалом для селекции этой перспективной культуры. Также показано, что эта культура является богатым источником самых разных ценных соединений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Коллекция кок-сагыза, хранящаяся в ВИР, насчитывает 128 образцов. Среди них в результате изучения 24 образцов, представляющих дикорастущие формы, отборы и сорта отечественной селекции из различных областей страны, выявлены растения, содержащие в корнях до 23% каучука и представляющие ценный исходный материал для селекции этой перспективной культуры. Также показано, что эта культура служит богатым источником самых разных ценных соединений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Вахрушева Т. Е., Евдокимова О. А., Карчевская А .В.* Отечественные источники натурального каучука и перспективы их использования // Раст., ген. и сел. техн. культ. ВИР, 1991. Т.144. С. 153 – 167.
2. *Доспехов Б. А.* Методика полевого опыта. М.: Колос, 1968. 351 с.
3. *Ильин М. М.* Каучуконосность флоры СССР // Каучук и каучуконосы. Т. 2. АН СССР, 1953. С. 9 – 104.
4. *Классификатор* каучуконосного вида *Taraxacum kok-saghyz* Rodin (одуванчик кок-сагыз) // Сост.: *Вахрушева Т. Е.* СПб.: ВИР, 1992. 27 с.
5. *Моисеев В. В., Евдокимова О. А., Гуляева Н. А.* Новые подходы к проблемам биогенеза натурального каучука и модификация синтетических каучуков // Каучук и резина. 1989. № 7.
6. *Van Beilen J. B. et al.* Alternative sources of natural rubber. CNAP.CPL Press. York. 2006.
7. *Whaley J. S., Bowen W. G.* Russian dandelion (koksaghyz) // An emergency source of natural rubber. USDA. Washington D.C. 1947.

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ИСТОЧНИКОВ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ ФЕРТИЛЬНОСТИ В КОЛЛЕКЦИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА [3]

И. Н. Анисимова[1], В. А. Гаврилова[1], Н. В. Алпатьева[1], А. Г. Пинаев[2], Г. И. Тимофеева[1], В. Т. Рожкова[1], М. В. Дука[3]

[1]Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: irina_anisimova@inbox.ru

[2]Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии Российской академии сельскохозяйственных наук, e-mail: a_pinaev@yahoo.com

[3]Молдавский государственный университет, Кишинев, Молдова, e-mail: mduca2000@yahoo.com

РЕЗЮМЕ

С помощью молекулярных маркеров atp9 и orfH522, специфичных для митохондриального генома, структурировано генетическое разнообразие коллекции подсолнечника. Впервые показано широкое распространение стерильной (S) цитоплазмы среди линий-восстановителей фертильности. С использованием стратегии генов-кандидатов в геноме подсолнечника впервые идентифицированы последовательности, кодирующие PPR-белки (содержащие консервативные повторы из 35 аминокислот). Эти геномные фрагменты гомологичны гену *Rf1 Petunia* × *hybrida* как по нуклеотидной последовательности, так и по позициям PPR-мотивов.

Ключевые слова: подсолнечник, генетическое разнообразие, генетическая система ЦМС-Rf, восстановление фертильности пыльцы, митохондриальная ДНК, гаплотип, цитоплазмон, гены-кандидаты, PPR-белки

MOLECULAR GENETIC DIVERSITY OF CYTOPLASMIC MALE STERILITY AND FERTILITY RESTORATION SOURCES IN SUNFLOWER COLLECTION

I. N. Anisimova[1], V. A. Gavrilova[1], N. V. Alpatieva[1], A. G. Pinaev[2], G. I. Timofeeva[1], V. T. Rozhkova[1], M. V. Duca[3]

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

[2]All-Russia Resarch Institute for Agricultural Microbiology, e-mail: a_pinaev@yahoo.com

[3]State University of Moldova, Chiєinru, Moldova, e-mail: mduca2000@yahoo.com

SUMMARY

A genetic diversity of sunflower collection was structured with application of molecular markers atp9 and orfH522 which are specific to the mitochondrial genome. The sterile (S) cytoplasms were shown to be widely distributed among fertility restorer lines. Using candidate gene strategy the genomic sequences encoding PPR-proteins (which contain conserve motifs of 35 amino acids) were firstly identified in the

---

[3]Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект 08-04-90112) и Академии наук Молдовы (проект 08.820.04.19RF).

sunflower genome. These genomic fragments are homologues to those of the *Petunia Rf* gene both in the nucleotide sequences and the positions of PPR-motifs.

Key words: sunflower, genetic diversity, CMS-Rf genetic system, fertility restoration, mitochondrial DNA, cytoplasmon, gene-candidates, PPR-proteins

ВВЕДЕНИЕ

Генетическая система ЦМС-*Rf* (цитоплазматическая мужская стерильность – восстановление фертильности пыльцы) широко используется при производстве гибридных семян различных культур (кукурузы, подсолнечника, риса, сахарной свеклы, рапса и др.). У подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) существует более 70 источников ЦМС, однако их генетическое разнообразие и механизмы взаимодействия ядерных и цитоплазматических генов изучены недостаточно. В результате молекулярного анализа 29 различных источников ЦМС выделено несколько групп, различающихся организацией митохондриальной (мт) ДНК (Horn, 2002). Большинство современных промышленных гибридов подсолнечника созданы на основе одного источника ЦМС – PET1, полученного Леклерком из межвидового гибрида *H. petiolaris* Nutt. × *H. annuus* (Leclerq, 1969). Отличается мтДНК PET1 от мтДНК фертильных форм наличием инверсии 11 т.н. и инсерции 5 т.н., приводящих к появлению новой открытой рамки считывания *orfH522*, которая транскрибируется вместе с геном *atp*A и кодирует белок 16 кДа. Кроме PET1, такой же тип организации мтДНК имеют источники ЦМС, полученные путем искусственного мутагенеза, а также созданные на основе гибридизации *H. annuus* с дикими видами *H. argophyllus* T. & G., *H. praecox* Nutt., *H. anomalus* Blake, *H. exilis* A. Gray, *H. neglectus* Heiser. Однако все они до сих пор не нашли применения в селекции. Митохондриальная ДНК источника ЦМС PET2, также созданного на основе *H. petiolaris*, имеет иную организацию, чем мтДНК PET1 (Horn, 2002). В ВИРе разработана система ЦМС-*Rf*, основанная на использовании ЦМС RIG0 (от многолетнего гексаплоидного вида *H. rigidus* (Cass.) Desf. и источника восстановления фертильности пыльцы для этой цитоплазмы, выделенного из межвидового гибрида *H. petiolaris* × *H. annuus* (Гаврилова, Рожкова, 2005) Для восстановления мужской фертильности ЦМС PET1 необходимы два гена, один из которых присутствует в генотипе большинства линий-закрепителей стерильности, а другой – *Rf1* – должен быть введен из линии-восстановителя (Анащенко, Дука, 1985; Анащенко, Дука, 1986). О присутствии в генотипе гена *Rf1* можно судить по наличию тесно сцепленных с ним маркеров *HRG01* и *HRG02* (Horn et al., 2003), возможность использования которых для скрининга коллекции подсолнечника продемонстрирована нами ранее (Анисимова, Гаврилова и др., 2009).

Изменчивость генетической системы ЦМС-*Rf* подсолнечника изучена недостаточно. Недавно были разработаны диагностические маркеры, позволяющие отличать формы с фертильной (N) цитоплазмой от носителей стерильных (S) цитоплазм PET1 и PEF1 (выделена из межвидового скрещивания *H. petiolaris* ssp. *fallax* × *H. annuus*) (Schnabel, Engelmann, Horn, 2008). Однако информация о полиморфизме митохондриальных генов, ассоциированных с ЦМС PET1 и RIG0, в литературе отсутствует. Между тем такая информация необходима для дифференциации цитоплазмона линий подсолнечника, перспективных для создания межлинейных гибридов, а также для выявления особенностей организации мтДНК источников ЦМС, отличных от PET1. Так, например, имеющиеся в коллекции ВИР формы с ЦМС PET до сих пор не дифференцированы на ЦМС PET1 и PET2 из-за отсутствия информации о линиях-восстановителях, четко дифференцирующих эти два типа цитоплазмона.

Особого внимания заслуживает вопрос и о генетических механизмах ядерно-цитоплазматических взаимодействий, обусловливающих феномен восстановления фертильности форм подсолнечника с пыльцевой стерильностью. Белковые продукты большинства охарактеризованных к настоящему времени генов восстановления фертильности содержат тандемно повторяющийся мотив из 35 аминокислот (PPR –

pentatricopeptide repeats). PPR-белки играют роль в процессинге или трансляции органельных РНК (Small, Peeters, 2000). Многие из этих белков взаимодействуют с митохондриями, в которых локализованы гены ответственные за фенотип ЦМС. Известно, что эффекты большинства генов *Rf* проявляются на уровне РНК или трансляции. Гены *Rf*, кодирующие PPR-белки, либо локализованные в районах богатых PPR-мотивами, обнаружены у петунии (Bentolila, Alfonso, Hanson, 2002), риса (Kazama, Toriyama, 2003), редиса (Imai et al., 2003), кукурузы (Zhang, Zheng, 2008), перца чили (Jo et al., 2009) и хлопчатника (Wang et al., 2009). Пока неизвестно принадлежат ли к этому классу гены *Rf* подсолнечника.

Цель настоящей работы – характеристика представленного в коллекции ВИР генетического разнообразия подсолнечника по компонентам системы ЦМС- *Rf*. В задачи работы входило: 1) дифференциация образцов коллекции ВИР по типу цитоплазмона с помощью ПЦР-маркеров; 2) поиск в геноме подсолнечника гомологов генов *Rf* и анализ их полиморфизма.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал исследования включал 131 образец подсолнечника из коллекции ВИР, среди них – 12 линий-аналогов на основе двух типов ЦМС – PET и RIG, 55 автофертильных линий, представители 11 сортов, 12 диких видов, а также интрогрессивные линии (ИЛ) – производные 30 межвидовых гибридов (поколения F_1, F_2 и $F_{8\text{-}12}$). Геномную ДНК выделяли из этиолированных проростков с использованием модифицированного CTAB метода (Doyle, Doyle, 1990). Для амплификации фрагментов митохондриальных генов *atp9* (кодирует субъединицу 9 АТФазы F0) и *orfH522* использовали праймеры atp9 (табл. 1). ПЦР с праймерами atp9 и orfH522 проводили при условиях, рекомендованных авторами праймеров (Horn et al., 2003; Schnabel, Engelmann, Horn, 2008), с нашими модификациями. Рестрикционный анализ амплифицированных последовательностей осуществляли по протоколам фирмы-производителя (Fermentas, Литва). В опытах анализировали по 3-5 индивидуальных растений каждой линии и 10-15 растений у сортов. Каждый эксперимент выполнен не менее чем в двух повторностях.

Для поиска в геноме подсолнечника последовательностей, предположительно соответствующих генам восстановления фертильности, использована стратегия генов-кандидатов. Для этого из общедоступной биоинформативной базы (Compsitae Genome Project Database, http://cgpdb.ucdavis.edu/) были отобраны экспрессируемые последовательности (EST), гомологичные гену восстановления фертильности (*Rf1*) петунии (*Petunia* x *hybrida*), и с помощью программы Primer3Plus (http://www.bioinformatics.nl/) сконструированы 4 пары специфичных праймеров (табл. 1). Условия амплификации фрагментов EST подбирали экспериментально. Амплифицированные фрагменты были клонированы в векторе pAL-TA Vector (EVROGEN). Очистку ПЦР-продуктов из амплификационной смеси проводили в 1% агарозном геле. Лигирование вектора со вставкой проводили согласно протоколу, рекомендованного фирмой EVROGEN (http://evrogen.ru/kit-user-manuals/pAL-TA.pdf). Для трансформации использовали штамм DH5L *E. coli*. Отбор клонов проводили при помощи ПЦР с праймерами M13. Продукты ПЦР разделяли электрофорезом в 1% агарозном геле и отбирали клоны со вставкой нужного размера. Секвенирование проводили по методике, рекомендованной фирмой Beckman Coulter (http://www.beckmancoulter.com), на секвенаторе CEQ 8000. Выравнивание полученных нуклеотидных последовательностей и их анализ проводили с помощью программы MEGA. Version 4. Поиск гомологов генов *Rf* и PPR-мотивов осуществляли в поисковой системе BLAST (Basic Local Alignment Search Tool (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/blast/). Выравнивание аминокислотных последовательностей выполнено с помощью программы Clustal W.

Таблица 1. Характеристика использованных праймеров
Table 1. Characteristics of primers

Наименование праймера	Последовательность праймеров (5' → 3') и ориентация	Ожидаемый размер продукта ПЦР, пн	Наблюдаемый размер продукта ПЦР, пн
orfH522	TGCCTCAACTGGATAAATTCAC (прямой) ACCGTTCTCTCACGAGTTGAAG (обратный)	516	516, 530, 540
atp9	GGTGCAAAATCAATAGGGGCCG (прямой) ACCGAATGAATGCGTCACAAGG (обратный)	474	474
QHL12D20	GTAAGCAACCCGAGAAAGCA (прямой) AGTTTCCGGTTTTCCCGTAT (обратный)	540	1140
QHB28C23	AGAAAGCCGAAGCACTTTTG (прямой) TAATAGTTGGCGACCCGTTT (обратный)	462	462
QHA7J09	AGAAAGCCGAAGCACTTTTG (прямой) CATCTTCTTCAGCATGATCCA (обратный)	354	354
QHB34C08	AGAAAGCCGAAGCACTTTTG (прямой) TAGTTGACGACCCGTTTCCT (обратный)	459	459

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полиморфизм митохондриальных геномов образцов коллекции изучали с помощью праймеров, специфичных для ассоциированных с ЦМС PET1 локуса *atp9* и аберрантного гена orfH522. Праймеры atp9 инициировали синтез фрагмента ожидаемого размера (474 пн) на ДНК всех изученных мужски фертильных линий (закрепителей стерильности и восстановителей фертильности), ЦМС аналогов с PET и RIG0 (рис. 1). Этот фрагмент обозначен как аллель 1 митохондриального локуса *atp9*. Ампликон такого же размера синтезировался на ДНК, выделенной из образцов однолетних и многолетних диких видов, а также большинства ИЛ, созданных на основе межвидовых гибридов. Продукты амплификации с праймерами orfH522 характеризовалась большим разнообразием. Согласно U. Schnabel et al. (2008), диагностический маркерный фрагмент 516 пн синтезируется на мтДНК форм с ЦМС PET1, тогда как у форм с фертильной цитоплазмой и ЦМС PEF1 этот

ПЦР-маркер отсутствует. У изученных линий выявлены аллели (0-3) локуса *orfH522*, различающиеся по наличию-отсутствию и длине амплифицированного фрагмента.

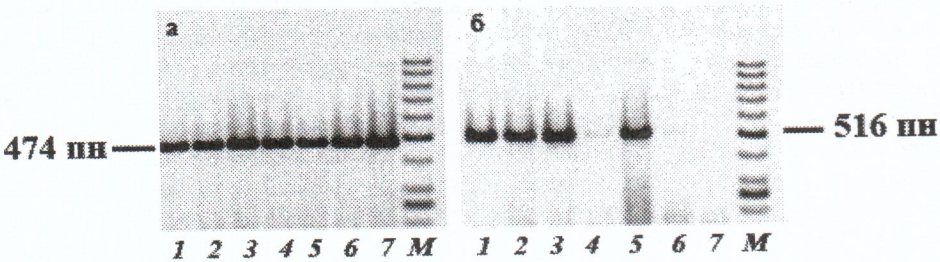


Рисунок 1. Продукты амплификации геномной ДНК автофертильных линий с праймерами atp9 (а) и orfH522 (б): *1* – ВИР792, *2* – ВИР793, *3* – RIL 38, *4* – RIL 130, *5* – RIL 228, *6* – ВИР 365, *7* – ВИР160; М – маркер молекулярной массы 50-1000 bp DNA Ladder (Fermentas).
Figure 1. Products of genomic DNA amplification in autofertile lines with the primers atp9 (a) and orfH522 (b): *1* – VIR792, *2* – VIR793, *3* – RIL 38, *4* – RIL 130, *5* – RIL 228, *6* – VIR 365, *7* – VIR160; M – marker of molecular weight 50-1000 bp DNA Ladder (Fermentas).

В результате анализа аллельного полиморфизма митохондриальных локусов идентифицированы несколько гаплотипов мтДНК (табл. 2). У закрепителей стерильности, восстановителей фертильности, ЦМС-аналогов выявлены 4 гаплотипа митохондриальной ДНК. Все формы с фертильной (N) цитоплазмой характеризуются гаплотипом 1 мтДНК, представленным нулевой аллелью в локусе *orfH522* и аллелью 1 гена *atp9*.

Таблица 2. Гаплотипы митохондриальной ДНК, выявленные у стерильных и автофертильных линий
Table 2. Haplotypes of mitochondrial DNA revealed in sterile and fertile lines

Гаплотип	Аллели локуса *orfH522*	Аллели локуса *atp9*	Тип цитоплазмона
1	0 (отсутствие ПЦР продукта)	1 (474 пн)	N – фертильная S (X) - стерильная
2	1 (516 пн)	1 (474 пн)	S (PET1) – стерильная S (RIG0) – стерильная
3	2 (530 пн)	1 (474 пн)	S (X) - стерильная
4	3 (540 пн)	1 (474 пн)	S (RIG0) - стерильная
5	3 (540 пн)	0 (отсутствие ПЦР продукта)	S (RIG0) - стерильная

Митохондриальная ДНК форм со стерильной (S) цитоплазмой PET1 классифицирована как гаплотип 2. Гаплотип 2 выявлен у аналогов линий ВИР109, ВИР116, ВИР471, ВИР151 с ЦМС PET. Продукты амплификации геномной ДНК этих линий с праймером orfH522 были представлены единичным фрагментом 516 пн, т.е. соответствовали по размеру ожидаемому. Поскольку фрагмент, синтезируемый с праймерами orfH522, специфичен для мтДНК ЦМС PET1 (Schnabel et al., 2008) а мтДНК форм с PET1 и PET2 имеют различную организацию, можно заключить, что имеющиеся в коллекции ВИР стерильные аналоги с ЦМС *petiolaris* произошли от источника с ЦМС PET1. Все изученные линии – закрепители стерильности (с фертильной цитоплазмой), а также стерильные аналоги

ВИР109 и ВИР151 на основе ЦМС RIG0 характеризовались гаплотипом 1, что свидетельствует об отличиях в организации их митохондриального генома от форм с ЦМС PET1. В то же время линии-аналоги ВИР116 и ВИР471 на основе ЦМС RIG0 характеризовались гаплотипом 2 мтДНК, свойственным ЦМС PET1. Возможно, полиморфизм линий-аналогов с ЦМС RIG0 по наличию митохондриального фрагмента *orfH522* обусловлен гетерогенностью мтДНК различных растений исходного источника ЦМС, представляющего чрезвычайно полиморфную по морфологическим признакам популяцию (Гаврилова, Рожкова, 2005). Это предположение подтверждено результатами ПЦР-анализа шести отдельных растений имеющегося в коллекции ВИР источника ЦМС RIG0. У четырех растений продукты амплификации геномной ДНК с праймерами orfH522 были представлены фрагментом 516 пн (гаплотип 2), а два растения характеризовались присутствием уникального фрагмента 530 пн (гаплотип 3). У одного из растений, характеризовавшихся уникальным ампликоном *orfH522*, не наблюдали продуктов амплификации с праймерами atp9 (гаплотип 5). Таким образом, можно заключить, что мтДНК источника ЦМС RIG0 – гетерогенна; она включает, по меньшей мере, три (2, 4, 5) гаплотипа. У проанализированных растений источника ЦМС RIG0 гаплотип 1 не выявлен, однако его наличие можно предполагать исходя из данных о принадлежности к этому гаплотипу мтДНК ряда линий-аналогов с ЦМС RIG0. Ранее показано, что линии ВИР793 и RIL130, у которых присутствие гена *Rf1* подтверждено с помощью молекулярных маркеров, восстанавливают фертильность пыльцы гибридов от скрещиваний с обоими типами стерильных аналогов ВИР471 и ВИР116, а при скрещиваниях носителей гена *Rf1* с ЦМС аналогами ВИР109 (RIG0) и ВИР151 (RIG0) восстановления фертильности пыльцы не происходит (в отличие от скрещиваний с аналогами этих линий на основе ЦМС PET) (Анисимова, Гаврилова и др., 2009; Маркин и др., 2009). Поскольку изученные стерильные аналоги различались по наличию специфичного для мтДНК PET1 маркерного фрагмента *orfH522*, различия в результатах скрещиваний можно объяснить тем, что ядерный ген *Rf1* экспрессировался в геноме F_1 межлинейных гибридов на фоне аберрантного митохондриального гена *orfH522*, но не экспрессировался у форм, в геноме которых ген *orfH522* отсутствовал. Следовательно, полученные данные указывают на строгую специфичность взаимодействия ядерного гена *Rf1* с митохондриальным геном *orfH522*.

Маркерный фрагмент *orfH522* выявлен у большинства автофертильных линий, способных восстанавливать фертильность ЦМС PET в тест-скрещиваниях (табл. 3). Объясняется это тем, что в селекции отцовских форм гибридов подсолнечника (автофертильных линий – восстановителей фертильности) широко используется метод самоопыления («разложения» на линии) коммерческих гибридов (Гаврилова, Рожкова, 2005; De Carvalho, De Toledo, 2008). Данный подход позволяет быстро и эффективно отбирать генотипы, несущие доминантные аллели генов восстановления фертильности. Получаемые таким путем линии имеют стерильную цитоплазму и способны продуцировать жизнеспособную пыльцу лишь при наличии в генотипе доминантного гена *Rf*. В то же время носители рецессивных аллелей автоматически отбраковываются, поскольку не завязывают семена при самоопылении вследствие мужской стерильности.

Рестрикционным анализом не выявлено полиморфизма амплифицированных фрагментов *atp9* и *orfH522* у линий различного происхождения по сайтам узнавания HaeIII, TaqI, MspI и RsaI, что свидетельствовало об отсутствии изменчивости митохондриальных генов, ассоциированных с PET1.

Сопоставление результатов молекулярного анализа с данными генеалогии позволило сделать заключения о генотипах автофертильных линий по ядерному локусу *Rf1* и типе их цитоплазмона (табл. 3). Оказалось, что 23 из 55 изученных автофертильных линий имеют митохондриальный ген *orfH522* (гаплотип 2 мтДНК) и, следовательно, предположительно обладают цитоплазмоном стерильного типа (PET1). Для 26 линий продемонстрирована способность к восстановлению фертильности пыльцы в тест-скрещиваниях с ЦМС PET1. Линия ВИР254 по этому признаку не изучалась. Однако поскольку она характеризуется

цитоплазмоном стерильного типа (PET1), можно предполагать, что в ее генотипе также присутствует ген *Rf1*. Для 16 линий этой группы присутствие гена восстановления фертильности подтверждено с помощью SCAR-маркеров локуса *Rf1* (*Bentolila et al, 2002*). У ряда линий гибридного происхождения, характеризующихся цитоплазмой S-PET1 (ВИР394, ВИР365, ВИР364, ВИР196), молекулярные маркеры гена *Rf1* не выявлены.

Таблица 3. Дифференциация автофертильных линий по типу митохондриального генома
Table 3. Differentiation of autofertile lines according to the mitochondrial genome

Линия	Гаплотип мтДНК	Наличие ЦМС в генеалогии	Тип цитоплазмона
ВИР581, ВИР630, ВИР631, ВИР636, ВИР681, ВИР700, RIL38, RIL130, RIL228, ВИР394	2	+	S (PET1)
ВИР637, ВИР792, ВИР793, ВИР639, ВИР702, ВИР558, ВИР741, ВИР365, ВК571, ВИР196, ВИР364, ВИР249, ВИР254*	2	Нет данных	S (PET1)
ВИР210, ВИР635	2, 3	Нет данных	S (PET1) или S (X)
ВИР900	1, 2	Нет данных	S (PET1) или S (X)
ВИР638	1, 2, 3	Нет данных	S (PET1) или S (X)
ВИР160, ВИР387, ВИР450, ВИР653	1	+	S (X) или N
ВИР211, ВИР366, ВИР645, ВИР740	1	Нет данных	S (X) или N
ВИР218, ВИР349, ВИР262, ВИР371, **ВИР171, ВИР502, ВИР503, ВИР720,** ВИР302	1	-	N
НА89Б, ВИР101Б, ВИР109Б, ВИР114Б, ВИР116Б, ВИР130Б, ВИР471Б, ВИР151Б, ВИР340Б, ВИР434Б, ЮВ28Б	1	-	N

Примечания: жирным шрифтом выделены линии, закрепляющие стерильность в тест-скрещиваниях;

линия не изучалась по способности к восстановлению фертильности пыльцы в тест-скрещиваниях.

Учитывая вероятное гибридное происхождение этих линий, можно предположить, что отсутствие у них молекулярного маркера обусловлено рекомбинацией в F_1 исходного гибрида. У линий ВИР900, ВИР210, ВИР635 и ВИР638 отмечена внутрилинейная гетерогенность по типу митохондриального генома (рис. 2). Митохондриальная ДНК линии ВИР900 представлена гаплотипами 1 и 2, мтДНК линий ВИР210 и ВИР635 – гаплотипами 2 и 3, а у линии ВИР638 выявлены гаплотипы 1, 2 и 3 мтДНК. Сведений о происхождении этих линий не сохранилось. Однако, учитывая гетерогенность мтДНК RIG0, можно предположить, что в происхождении линий ВИР635 и ВИР638 принимали участие гибриды, созданные на основе источников, отличных от ЦМС PET1. Такой цитоплазмон обозначен как S (PET1) или S (X). В тех случаях, когда линия имела в генеалогии коммерческий гибрид, но маркер *orfH522* (соответствует гаплотипу 2 мтДНК) у нее отсутствовал (ВИР160, ВИР387, ВИР450, ВИР653), предполагали, что исходный гибрид и, следовательно, полученная от него

линия обладают ЦМС X либо характеризуются фертильной цитоплазмой (в том случае если материнской формой исходного гибрида была фертильная (не ЦМС) линия, подвергнутая химической кастрации, что практиковалось до открытия ЦМС. К этой же группе отнесли линии неизвестного происхождения, у которых также не выявлен маркер orfH522 (ВИР211, ВИР366, ВИР645, ВИР740 с гаплотипом 1 мтДНК). Линии, вошедшие в эту группу, различались и по наличию-отсутствию маркеров гена *Rf1*. Все они, кроме ВИР160, восстанавливали мужскую фертильность ЦМС PET в тест-скрещиваниях. Важно подчеркнуть, что отсутствие митохондриального маркера у ряда линий или отдельных растений в пределах линии могло быть обусловлено спонтанной реверсией специфичного для ЦМС PET1 аберрантного митохондриального гена к норме; случаи таких реверсией описаны у других растений (Schnable, Wise, 1998). В то же время внутрилинейную гетерогенность по митохондриальным маркерам едва ли можно объяснить механическим засорением, поскольку линии коллекции поддерживаются путем жесткого инцухта (самоопыления). Большинство линий имеют маркерные морфологические признаки; они различаются по характеру ветвления, наличию антоциана, окраске и форме листа, окраске ложно-язычковых цветков, пыльников, рылец и другим признакам (Анащенко и др., 1992), что позволяет выявлять и отбраковывать нетипичные растения. Линии, предположительно имеющие стерильную цитоплазму, могут рассматриваться как потенциальные источники генов восстановления фертильности для данного типа ЦМС. Таким образом, судя по результатам молекулярного скрининга, более половины изученных представителей коллекции автофертильных линий имеют стерильную (PET1) цитоплазму и, следовательно, могут рассматриваться как надежные источники гена восстановления фертильности ЦМС PET1 для селекции родительских форм гибридов подсолнечника. Результаты показывают, что среди 39 линий-восстановителей до 87% обладают стерильной цитоплазмой (PET1 или X) и лишь 13% имеют цитоплазмон фертильного типа. Селекция восстановителей фертильности на стерильной основе получила широкое распространение: это помогает их поддержанию в чистоте и способствует выбраковке растений, потерявших доминантную аллель гена *Rf* в результате случайного переопыления (De Carvalho, De Toledo, 2008). Как и следовало ожидать, мтДНК линий – закрепителей стерильности (линии Б в нижней строке таблицы 3) – мономорфна по локусу orfH522 и относится к гаплотипу, свойственному фертильной (N) цитоплазме.

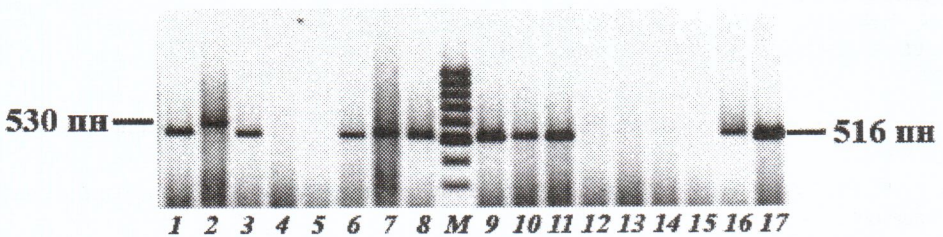


Рисунок 2. Полиморфизм продуктов амплификации геномной ДНК автофертильных линий с праймерами orfH522: *1*, – ВИР196, *2*, *3* – ВИР210, *4*, *5* – ВИР349, *6*, *7* – ВИР394, *8*, *9* – ВИР631, *10, 11* – ВИР630, *12*, *13* – ВИР109А PET1;*1, 6-11*, *16*, *16* – аллель 2, *2* – аллель 3, *4*, *5*, *12-15* – аллель 0 (нулевая); М – маркер молекулярной массы 100-1000 bp DNA Ladder (Fermentas).
Figure 2. Polymorphism of genomic DNA amplification products in autofertile lines with the primers orfH522: *1*, – VIR196, *2*, *3* – VIR210, *4*, *5* – VIR349, *6*, *7* – VIR394, *8*, *9* – VIR631, *10, 11* – VIR630, *12*, *13* – VIR109A PET1;*1, 6-11*, *16*, *16* – allele 2, *2* – allele 3, *4*, *5*, *12-15* – allele 0 (zero allele); M – marker of molecular weight 100-1000 bp DNA Ladder (Fermentas).

У представителей большинства многолетних (*H. giganteus* L., *H. occidentalis* Riddell, *H. nuttallii* T. & G., *H. mollis* Lam., *H. multiflorus* , *H. angustifloius* L.) и однолетних (*H. argophyllus*, *H. debilis* Nutt.) видов фрагмент *orfH522* не выявлен. Он отмечен лишь *H.*

petiolaris. Образец *H. petiolaris* оказался гетерогенным по типу цитоплазмона: мтДНК двух проанализированных растений этого образца принадлежала к различным гаплотипам (1 – с нулевой аллелью orfH522 и 2 – с аллелью, характерной для источника ЦМС PET1). Большинство потомств от скрещиваний стерильных аналогов линий НА232, ВИР114, НА89, ВИР117, ВИР151, ВИР471, ВИР137, ВИР116 на основе ЦМС PET1 с многолетними видами различного уровня плоидности характеризовались гаплотипом мтДНК, свойственным мтДНК материнской линии. Поскольку ИЛ автофертильны, стерильный тип их цитоплазмона является одним из подтверждений успешной интрогрессии гена восстановления фертильности из генома многолетнего вида.

У всех растений ИЛ, выделенной из гибрида ВИР114 *H. giganteus*, продукт амплификации с праймерами *orfH522* отсутствовал. Не наблюдали его и у единичных растений из гибридных потомств ВИР151 *H. trachelifolius*, НА232 *H. maximiliani* и (ВИР137 *H. mollis*). Размер продуктов, синтезированных с праймерами orfH522 на ДНК отдельных растений ИЛ (НА232 *H. strumosus*), а также ранних поколений гибридов ВИР114 *H. hirsutus* и ВИР114 *H. rigidus*, отличался от ожидаемого. Поскольку межвидовая гибридизация служит основным источником получения ЦМС форм у различных растений (Schnable, Wise, 1998), наблюдавшуюся изменчивость по наличию-отсутствию маркерного фрагмента и его длине также можно объяснить структурными реорганизациями митохондриального генома.

Среди 11 изученных сортовых популяций (Фуксинка 62, Зеленка 61, Скороспелый 87, Саратовский 85, Степной 81, Харьковский 3, Харьковский 7, Белгородский 94, Д-306, Лакомка и Передовик) носители стерильной цитоплазмы не выявлены с помощью митохондриальных маркеров *atp9* и orfH522.

Для идентификации последовательностей, предположительно соответствующих генам восстановления фертильности, с помощью специфичных праймеров QHL12D20, QHB28C23, QHA7J09, QHB34C08 (табл. 1) был выполнен ПЦР анализ 19 генотипов, различавшихся по аллельному состоянию локуса *Rf1* (НА89Б, ВИР116А PET1, ВИР116А RIG0, ВИР109 PET1, ВИР109 RIG0, ВИР130А PET1, ВИР340Б, ВИР114Б, ВИР364, ВИР740, ВИР558, ВИР700, ВИР366, ВИР637, RIL130, RIL228, ИЛ (НА232 × *H. angustifolius*, × *H. argophyllus*, × *H. mollis*). Фрагменты, синтезированные с помощью различных праймеров, различались по размеру, однако отличий по длине фрагментов между генотипами не выявлено.

Фрагменты, синтезированные с праймерами QHB28C23 и QHL12D20 на ДНК 5 генотипов, различавшихся по аллельному состоянию локуса *Rf1*, имели размер 459 пн и 1169 пн соответственно. Для определения их первичных нуклеотидных и предсказанных аминокислотных последовательностей полученные ампликоны были выделены из агарозного геля, клонированы и секвенированы. В последовательности фрагмента QHL12D20 выявлен высоко полиморфный интрон протяженностью около 600 пн. В результате поиска в биоинформативной базе данных установлено, что геномные фрагменты QHB28C23 и QHL12D20, являются гомологами известных генов восстановителей фертильности. Предполагаемые белковые последовательности включают 167 (QHB28C23) и 189 (QHL12D20) аминокислотных остатков и имеют в своей структуре повторяющиеся консервативные мотивы из 35 аминокислот (PPR – *pentatricopeptide repeats*), характерные для белков, кодируемых генами *Rf* петунии (Bentolila, Alfonso, Hanson, 2002), риса (Kazama, Toriyama, 2003), редиса (Imai et al., 2003). В последовательности QHB28C23 выявлено два PPR мотива, а QHL12D20 – три. Интроны в последовательности фрагмента QHL12D20 у линий ВИР109А (стерильная ЦМС PET1, генотип *rf1rf1*), ВИР740 (восстановитель фертильности ЦМС PET1, генотип *RfRf*) и многолетнего дикого вида *H.mollis* различаются отдельными нуклеотидными заменами и вставками-делециями небольших (до 5 нуклеотидов) фрагментов. Фрагмент QHB28C23 интрона не содержит. У изученных генотипов обнаружен полиморфизм и в кодирующих последовательностях PPR-мотивов. В ряде случаев это приводит к аминокислотным заменам в соответствующих белковых молекулах. Так, при сравнении с исходной последовательностью у двух клонированных

Рисунок 3. Выравнивание предсказанных белковых последовательностей *Petunia* × *hybrida* [10] и клонированного фрагмента QHL12D20 *H. annuus* .

Figure 3. Alignment of the predicted protein sequences in *Petunia* × *hybrida* [10] and the cloned fragment QHL12D20 of *H. annuus* .

фрагментов QHB28C23 из линии-закрепителя стерильности НА89Б (*rf1rf1*) выявлены 2 и 1 аминокислотные замены, у одного клонированного фрагмента стерильной линии ВИР109А (S PET1, *rf1rf*) 1 – 2 замены, а у двух клонированных геномных фрагментов однолетнего дикого вида *H.argophyllus* – одна и две замены соответственно. Линии ВИР740 (*Rf1Rf1*) и L228 (обе – носители доминантной аллели гена *Rf1*) оказались идентичными исходной EST QHB28C23 по составу предполагаемой аминокислотной последовательности. Предсказанная аминокислотная последовательность QHL12D20 у стерильной формы также отличалась большей изменчивостью по сравнению с фертильной; у стерильной линии ВИР 109А (ЦМС PET1) обнаружено 9 аминокислотных замен, у восстановителя фертильности ВИР740 (*Rf1Rf1*) и *H.mollis* – 4 и 3 замены соответственно. В позиции 90 нуклеотидной последовательности мотива PPR-4 линии ВИР 109А (ЦМС PET1, *rf1rf*) выявлена замена триплета GGA, кодирующего аминокислоту глицин, на терминирующий кодон TGA. Результаты элайнмента предполагаемых белковых последовательностей выявили полное совпадение позиций PPR-доменов у гомолога восстановителя фертильности из генома подсолнечника и гена *Rf1 Petunia hybrida* (рис. 3).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе охарактеризован полиморфизм мтДНК линий и межвидовых гибридов подсолнечника по локусам, определяющим тип цитоплазмы (фертильная или стерильная), определены гаплотипы мтДНК линий коллекции по локусам *atp9* и *orfH522* и сделаны заключения о типе их цитоплазмона. С помощью молекулярных маркеров, специфичных для митохондриального генома, впервые показано широкое распространение стерильных типов цитоплазмы среди автофертильных линий. Большинство таких линий имеют цитоплазмон PET1, что объясняется широким использованием данного типа ЦМС при производстве коммерческих гибридов, послуживших исходным материалом для их получения. Этот факт особенно важен для работы с коллекцией линий, поскольку дает возможность контролировать присутствие в генотипе линии с S цитоплазмой гена (или генов) *Rf* без проведения скрещиваний. Очевидно, взаимодействие ядерного гена *Rf1* с митохондриальным геном *orfH522*, обусловливающим ЦМС PET1, строго специфично, поэтому в селекции линий – аналогов с разными типами ЦМС и межлинейных гибридов необходимо учитывать молекулярную гетерогенность мтДНК источника ЦМС RIG0 и ряда автофертильных линий – восстановителей фертильности. В геноме подсолнечника впервые идентифицированы последовательности, кодирующие PPR-белки (содержащие консервативные повторы из 35 аминокислот). Эти последовательности гомологичны генам *Rf* других растений и, следовательно, могут принимать участие в супрессии ЦМС фенотипа. Их дальнейшее изучение позволит выяснить молекулярные механизмы ядерно-цитоплазматических взаимодействий, составляющих феномен восстановления фертильности форм с ЦМС. Ценным материалом для таких исследований могут служить идентифицированные в ходе настоящего исследования линии-восстановители со стерильной цитоплазмой PET1, поскольку они являются носителями в одном генотипе аберрантного митохондриального гена *orfH522* и ядерного гена *Rf1*, супрессирующего этот мутантный фенотип.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Анащенко А. В., Дука М. В.* Изучение генетической системы ЦМС-*Rf* у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). Сообщение II. Восстановление мужской фертильности у гибридов на основе $ЦМС_р$ // Генетика, 1985. № 12. С. 1999-2004.

2. *Анащенко А. В., Дука М. В.* Изучение генетической системы ЦМС-*Rf* у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.). Сообщение VI. Идентификация генов *Rf* из разных источников восстановителей фертильности // Генетика, 1986. № 1. С. 80-85.

3. *Анащенко А. В., Гаврилова В. А., Анисимова И. Н., Рожкова В. Т., Смирнова Н. Г.* Самоопыленные маркированные линии подсолнечника / Каталог мировой коллекции ВИР. СПб: ВИР, 1992. Выпуск 627. 26 с.

4. *Анисимова И. Н., Гаврилова В. А., Рожкова В. Т., Тимофеева Г. И., Тихонова М. А.* Молекулярные маркеры в идентификации генов восстановления фертильности пыльцы у подсолнечника // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук, 2009. № 6. С.

5. *Гаврилова В. А., Рожкова В. Т.* Доноры восстановления фертильности пыльцы линий ЦМС подсолнечника для гетерозисной селекции // Идентифицированный генофонд растений и селекция // Под ред. Б. В. Ригина и Е И. Гаевской. СПб: ВИР, 2005. С. 377-379.

6. *Маркин Н. В., Тихонова М. А., Анисимова И. Н., Рожкова В. Т., Гаврилова В. А., Усатов А. В.* SCAR-маркер гена *Rf1* подсолнечника у линий восстановителей фертильности пыльцы растений с различными типами ЦМС // Научно-технический бюллетень ВНИИМК, 2009. № 2. С. 3-6.

7. *Bentolila S., Alfonso A. A., Hanson M. R.* A pentatricopeptide repeat-containing gene restores fertility to cytoplasmic male-sterile plants. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 2002. № 16. P. 10887-10892.

8. *De Carvalho C. G. P., De Toledo J. F. F.* Extracting female inbred lines from commercial sunflower hybrids // Pesq. agropec. bras., 2008. № 9. P. 1159-1162.

9. *Doyle J. L., Doyle J. L.* Isolation of plant DNA from fresh tissue // Focus, 1990. № 12. 3. 13-15

10. *Horn R.* Molecular diversity of male-sterile inducing and male-fertile cytoplasm in the genus *Helianthus* // Theor. Appl. Genet., 2002. V. 104. P. 562-570 .

11. *Horn R., Kusterer B., Lazarescu E., Prufe M., Friedt W.* Molecular mapping of the *Rf1* gene restoring fertility in PETI- based F_1 hybrids in sunflower (*Helianthus annuus* L.) // Theor. Appl. Genet., 2003. V.106. P. 599-606.

12. *Imai R., Koizuka N., Fujimoto H., Hayakawa T., Sakai T., Imamura J.* Delimination of the fertility restorer locus *Rfk1* to a 43-kb contig in Kosena radish (*Raphanus sativus* L.) // Mol. Gen. Genomics, 2003. V. 269. P. 388-394.

13. *Jo Y. D., Kim Y.-M., Park Mi-Na, Yoo J.-H., Park M. K., Kim B.-D., Kaag B.-C.* Development and evaluation of broadly applicable marker for *Restorer-of-fertility* in pepper // Mol. Breeding, 2009. № 2. P. 187-201.

14. *Kazama T., Toriyama K.* A pentatricopeptide repeat-containing gene that promotes the processing of aberrant atp6 RNA of cytoplasmic male-sterile rice // FEBS Letters, 2003. № 1-3. P. 99-102.

15. *Leclerq P.* Une sterilite cytoplasmique chez le tournesol // Ann. Amelior. Plant., 1969. V. 19. P. 99-106.

16. *Schnable P. S., Wise R. P.* The molecular basis of cytoplasmic male sterility and fertility restoration // Trend Plant Sci., 1998. № 5. P. 175-180.

17. *Schnabel U., Engelmann U., Horn R.* Development of markers for the use of the PEF1 cytoplasm in sunflower hybrid breeding // Plant Breeding, 2008. № 6. P. 541-652.

18. *Small I. D., Peeters N.* The PPR motif – a TPR-related motif prevalent in plant organellar proteins // Trends Biochem Sci., 2000. № 2. P. 46-47.

19. *Wang F., Yue B., Hu J., Stewart McD., Zhang J.* A target region amplified polymorphism marker for fertility restorer gene Rf1 and chromosomal localization of Rf1 and Rf2 in cotton // Crop Science, 2009. V. 49. P. 1602-1608.

20. *Zhang Zh., Zheng Y.* Identification of candidate genes associated with fertility restoration in maize S cytoplasmic male sterility // Plant Mol. Biol. Rep., 2008. № 1. P. 60-71.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЫ У РЯДА ДИКИХ МНОГОЛЕТНИХ ВИДОВ И ОБРАЗЦОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА КУБАНСКОЙ СТАНЦИИ

Воронова О. Н.[1], Гаврилова В. А.[2], Толстая Т. Т.[3], Рожкова В. Т.[3]

[1]Ботанический институт имени В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
e-mail: o_voronova@list.ru

[2]Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: v.gavrilova@vir.nw.ru

[3]Кубанская опытно-селекционная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, пос. Ботаника, Россия

РЕЗЮМЕ

Был проведен ряд опытов, направленных на отработку методов сбора, фиксации, окраски и определения жизнеспособности пыльцы, применимых в условиях полевой станции. Исследование фертильности пыльцы проводилось у некоторых из диких видов, культурных сортов и гибридов подсолнечника из коллекции ВИР, произрастающих на Кубанской опытной станции. В результате работы составлены общие рекомендации по проведению опытов, а также проанализированы данные по морфологии и фертильности пыльцы у ряда образцов коллекции.

Ключевые слова: подсолнечник, ЦМС, пыльца, фертильность, методы

ESTIMATION OF THE POLLEN FERTILITY IN SOME WILD PERENNIALS SPECIES AND SAMPLES OF SUNFLOWER FROM THE COLLECTION GROWING AT KUBAN EXPERIMENTAL STATION OF VIR

Voronova O. N.[1] , Gavrilova V. A.[2] , Tostaya T. T.[3] , Rozhkova V. T. [3]

[1]Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russia, e-mail: o_voronova@list.ru

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

[3]Kuban Experimental station of N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry of RAAS, Botanika, Russia.

SUMMARY

Some experiences directed on working off of methods of gathering, fixing, coloring and definition of viability of pollen, applicable in the conditions of field station has been carried out. Pollen fertility was investigated at some of wild species, cultivars and hybrids of sunflower from collection VIR, growing on the Kuban experimental station. As a result of work the general recommendations about carrying out of experiences are made, and also the data on pollen morphology and fertility at a number of samples of a collection is analyzed.

Key words: CMS, pollen, fertility, methods

ВВЕДЕНИЕ

В селекционной работе с подсолнечником часто используется межвидовая гибридизация, позволяющая привнести в генотип культурного вида разные хозяйственно-ценные признаки. Многолетние дикие виды подсолнечника являются уникальными источниками генов устойчивости к болезням и восстановления фертильности пыльцы у линий с ЦМС (Пустовойт, 1975; Анащенко, Попова, 1985; Christov, 1994; Gavrilova et al., 1997; Гаврилова, Анисимова, 2003; Atlagiж, 2004).

Однолетние виды подсолнечника сравнительно легко скрещиваются с культурным *Helianthus annuus*. Многолетние виды намного труднее вступают в гибридизацию; как

Исследование поддержано грантом РФФИ № 11-04-01466-а

правило, образуется всего несколько гибридных семян на корзинку (Gavrilova et al., 1997; Faure et al., 2002; Гаврилова, Анисимова, 2003). Причиной плохой завязываемости семян при межвидовой гибридизации могут быть как нарушения в микроспорогенезе, приводящие к формированию стерильной пыльцы, так и отклонения в процессе опыления и оплодотворения.

Основной задачей нашего исследования было определение качества пыльцы и оценка её фертильности. Существует несколько методов определения жизнеспособности пыльцы в лабораторных условиях: пыльцу окрашивают, проращивают на искусственной питательной среде или выявляют в ней ферменты, связанные с процессами жизнедеятельности (Барыкина и др., 2000). При выполнении нашей работы особое внимание было уделено проблеме сохранности пыльцы и отработке методики оценки жизнеспособности пыльцы в условиях полевой станции с ограниченным набором лабораторного оборудования.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве объектов исследования были взяты дикие виды, некоторые культурные сорта и гибриды подсолнечника из коллекции ВНИИ растениеводства им. Н. И. Вавилова, произрастающие на полях Кубанской опытной станции.

На начальном этапе иследования был проведен ряд небольших опытов, направленных на отработку методов сбора, фиксации, окраски и определения жизнеспособности пыльцы, применимых в условиях полевой станции. Затем, с использованием разработанных методик, проводился анализ морфологии и фертильности пыльцы. Работа продолжалась в течении нескольких полевых сезонов (2003 – 2008гг). Были апробированы разные методы фиксации и окраски.

Пыльца собиралась непосредственно перед фиксацией с предварительно изолированных соцветий. Пыльники извлекали тонким пинцетом у растений непосредственно в поле и сразу же опускали в раствор фиксатора. Фиксировали материал не менее 2-х часов. В качестве фиксирующей жидкости использовали раствор FAA (70° этиловый спирт: 40% продажный формалин: ледяная уксусная кислота в соотношении 100:7:7). В этом фиксаторе материал может оставаться в течении 1-2 недели, затем его следует промыть спиртом и хранить в 70° спирте. Для фиксации пыльников был также опробован раствор Карнуа (Паушева, 1980), который некоторыми авторами предлагается как наиболее подходящий для эмбриологических исследований. Для фиксации изолированных пестиков, опыленных на питательной среде применялся спирт-уксусный фиксатор (96° этиловый спирт: уксусная кислота в соотношении 1:1).

Для окраски пыльцевых зерен использовали ацетокармин, гематоксилин Караццци и Гарриса (готовые растворы от компании «Биовитрум»), а также была опробована окраска пыльцы по методу П. И. Диакона.

Приготовление ацетокармина (по Прозиной, 1960): кармин растворяют в 45% уксусной кислоте до полного насыщения раствора, затем жидкость кипятят, охлаждают и фильтруют

Приготовление временных препаратов, окрашенных ацетокармином: пыльники (5 шт) переносили на предметное стекло в капле фиксатора, оттягивали излишек фиксатора фильтровальной бумагой или пипеткой, капали ацетокармин; препаровальными иглами раздавливали каждый пыльник так, чтобы из него вышла пыльца; остатки пыльника убирали с предметного стекла. Накрывали покровным стеклом и сразу анализировали под микроскопом, или переводили полученные временные препараты в постоянные; предварительно отмыв от красителя (капая воду и оттягивая фильтровальной бумагой). В качестве монтировочной среды использовали глицерин-желатину (Барыкина и др., 2000) или водорастворимую среду Mowiol (Vinylalkohol polimer - поливиниловый спирт (Фрайштат, 1980)).

Свежую пыльцу и пыльцевые трубки, прорастающие на питательной среде, окрашивали ацетокармином без предварительной фиксации.

Проращивание пыльцы проводилось тремя методами: 1) *in vitro* на питательной среде, 2) *in vivo* на пестиках на живом растении и 3) *ex vivo* на отдельных пестиках, извлеченных из растения и помещенных на питательную среду.

Для исследования прорастания пыльцы *in vitro* использовалась искусственная питательная среда на основе агара и сахарозы (1 г агар-агара и 20 г сахарозы на 100мл воды) (Паушева, 1980). Также была апробирована методика по проращиванию пыльцы диких видов подсолнечника *in vitro*, на основе питательной среды с добавлением борной кислоты и хлористого кальция, предложенная для культурного подсолнечника (Bobek, Kovacik 1972).

Опыление ex vivo изолированных пестиков: из цветков, взятых с предварительно изолированных корзинок извлекали пинцетом пестики (10 шт.) и помещали вертикально в чашку Петри на питательную среду. Пинцетом брали раскрытый пыльник и осторожно наносили пыльцу на рыльца. Чашку Петри накрывали крышкой и ставили в теплое место. Через сутки столбики извлекали из среды и фиксировали спирт-уксусным фиксатором.

Для исследования влияния возраста цветка и, соответственно, самого столбика на момент опыления, а также для проверки гипотезы о блокировании прорастания пыльцы на поверхности рыльца, были поставлены три варианта опыта с опылением изолированных пестиков *ex vivo*. В первом опыте пестики были взяты из цветущего круга корзинки («контроль»), во втором варианте – с уже отцветающего круга корзинки («старые»), в третьем – пестики были взяты из цветущего круга корзинки, но рыльца обрезались и пыльца наносилась непосредственно на столбик («без рыльца»).

Исследование отдельных пестиков, опыленных *in vivo* и *ex vivo,* проводилось методом мацерации с последующей окраской и просветлением. Были опробованы несколько способов фиксации (фиксатор FAA и спирт-уксусный), мацерации (механическое раздавливание или кипячение на водяной бане) и окраски (ацетокармин, метиловый синий, гематоксилин по Джиллу с подкрашиванием эозином).

Приготовление метилового синего в лактофеноле: 0,5 г хлопчатобумажного синего (cotton blue) или метилового синего растворяют в 100 мл лактофенола (молочная кислота, фенол, глицерин и вода в соотношении 1:1:1:1). В случае необходимости молочную кислоту можно заменить лимонной кислотой (Барыкина и др., 2000).

Окрашивание метиловым синим: по 2 пестика для каждой комбинации скрещивания извлекали из фиксатора (спирт-уксусного) и переносили в бюкс с водой. Бюксы с материалом ставили на водяную баню и кипятили в течении 30 минут. Столбики переносили на предметное стекло в каплю метилового синего (0,5% раствор в лактофеноле). Через 60 минут столбики отмывали дистиллированной водой. В случае сильного окрашивания тканей столбика на препарат капали лактофенол для дифференцировки. Через некоторое время лактофенол оттягивался пипеткой или фильтровальной бумагой и на объект наносили капля монтировочной среды Mowiol. Препарат накрывали покровным стеклом, и столбики раздавливали легким постукиванием карандаша по стеклу. Препараты анализировали под микроскопом после застывания монтировочной среды (примерно через сутки). Для ускорения процесса застывания среды препараты можно подсушить на нагревательном столике.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

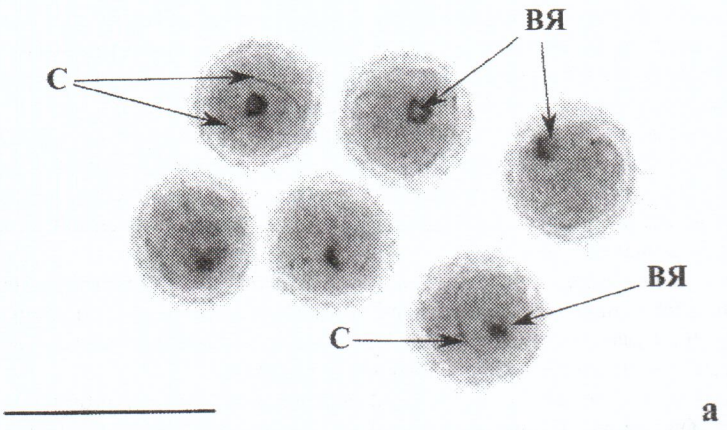
Цито-морфологический анализ материала, зафиксированного в FAA и в растворе Карнуа, показал, что оба фиксатора позволяют получить четкое окрашивания материала в дальнейшем, содержимое клеток не сжато, не деформировано. Но при работе в условиях полевой станции удобнее использовать FAA, поскольку в нем материал можно хранить и не требуется отмывать от фиксатора перед окрашиванием. Если же дальнейшая обработка требует мацерацию тканей, лучше использовать спирт-уксусный фиксатор.

Анализ темпорально зафиксированных пыльников, подтвердил, что лучшим временем для сбора пыльцы является 9.00–10.00 ч. утра в солнечную погоду (в пасмурную погоду раскрывание пыльников запаздывает или не происходит вовсе), когда пыльцевые зерна уже

полностью готовы к опылению. Важно успеть до массового вскрытия пыльников, чтобы в них было максимальное количество пыльцы.

Сравнение разных методов окраски пыльцы показало, что удобнее использовать для окрашивания временных препаратов ацетокармин. Он прост в изготовлении и использовании, окрашивает нормальные (фертильные) пыльцевые зерна в красновато-карминной цветовой гамме, пустые и поврежденные пыльцевые зерна (стерильные) остаются неокрашенными. Зрелые пыльцевые зерна у подсолнечника округлые, трех-бороздно-поровые, трехклеточные, с крупным вегетативным ядром и двумя ланцетовидными спермиями; экзина толстая с крупными шипами. В нормальном пыльцевом зерне и прорастающей пыльцевой трубке четко различается цитоплазма, вегетативное ядро и два спермия (рис. 1).

Рисунок 1.



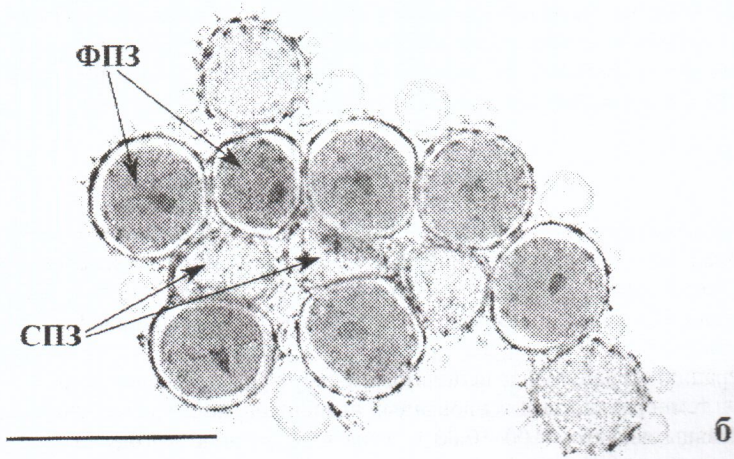


Рисунок 1 (продолжение).

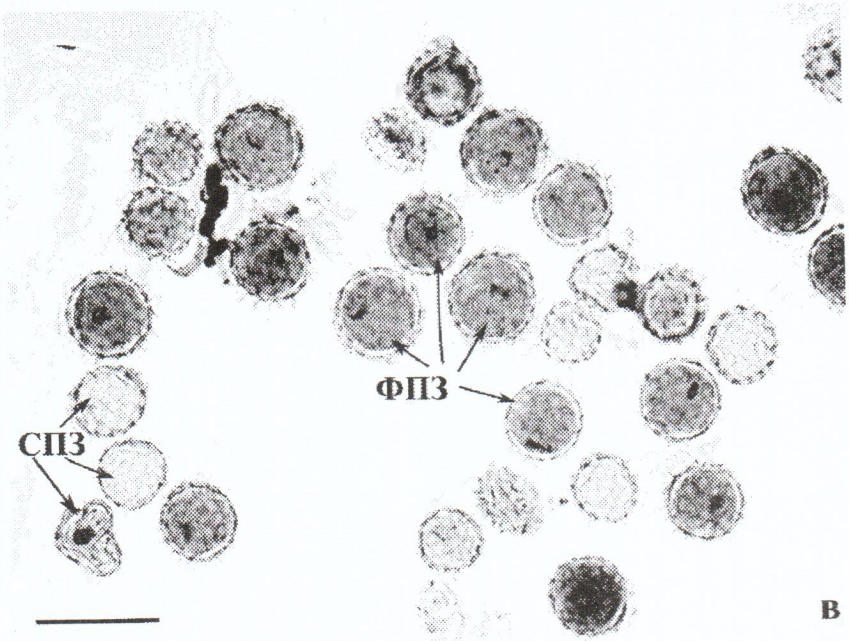


Рисунок 1. Зрелые пыльцевые зерна подсолнечника, окрашенные ацетокармином: а – культурный подсолнечник сорт ВНИИМК 8883, б и в – два образца при разном увеличении гибриды ВИР 116 АрЧи-598210 (ЦМСЧRf).
ВЯ – вегетативное ядро, С – спермий, СПЗ – стерильное пыльцевое зерно, ФПЗ – фертильное пыльцевое зерно. Масштаб – 50 мкм.
Figure 1. The mature pollen grains of sunflower stained by acetocarmin: a – cultural sunflower variates ВНИИМК 8883, б, в – two samples at different increase hybrids ВИР of 116 АrЧi-598210 (ЦМСЧRf).
ВЯ – vegetative nucleus, С – sperms, СПЗ – sterile pollen grain, ФПЗ – fertile pollen grain. Scale – 50 microns.

Окраска пыльцы гемтоксилином давала менее четкую картину. Окраска по методу П. И. Диакона в наших опытах не удалась, возможно, причиной были температурные перепады при транспортировке, хранении красителя или при обработке материала.

Цитологический анализ свежесобранной пыльцы и хранившейся в холодильнике (+4°С) 3-ое суток не выявил различий в морфологии и степени зрелости пыльцевых зерен.

Цито-морфологическое исследование пыльцы некоторых видов рода *Helianthus* и межвидовых гибридов, проведенное в 2003 – 2007гг., показало, что наименьший полиморфизм и высокий уровень фертильности характерен для образцов *H. ciliaris*, *H. rigidus*, *H. strumosus*, которые по качеству пыльцы сходны с культурными сортами Передовик, Мастер, ВНИИМК 8883 (табл. 1, рис. 1.).

В следующую группу можно отнести *H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. salicifolius*, *H. californicus*, *H. maximiliani* и *H. nutalli*, для которых отмечается наличие некоторого полиморфизма в размере пыльцевых зерен. Причем для трех последних видов отмечено снижение доли нормальных хорошо окрашенных пыльцевых зерен в пробе, по сравнению с предыдущими годами.

Таблица 1. Фертильность пыльцы образцов из коллекции диких видов и межвидовых гибридов, определенная ацетокарминовым методом

Table 1. Pollen fertility of samples from collection of wield species and interspecific hybrids defined by acetocarmin method

Объект	№ делянки, год сбора	Окрашенные пыльцевые зерна (в %)	Слабо-окрашенные пыльцевые зерна (в %)	Неокрашенные пыльцевые зерна (в %)	Аномальные пыльцевые зерна (в %)
H. ciliaris	2003	98	0	0	2
	д.1, 2004	97	0	1	2
	д.1, 2005	96	1	3	0
	д.1, 2006	95	0	2	3
	д.1, 2007	97	0	1	2
	д.1, 2008	98	1	0	1
	д.2, 2006	83	8	7	2
	д.2, 2007	99	0	1	0
H. anguistifolius	д.3, 2006	75	16	6	3
	д.4, 2006	67	27	3	3
	д.5, 2006	46	51	2	1
H. floridanus	д.6, 2004	70	0	17	13
	д.6, 2006	73	9	16	2
H. decapetalus	д.9, 2006	94	5	1	0
	д.10, 2006	71	28	1	0
	д.11, 2003	88	10	2	0
	д.11, 2004	74	16	6	4
	д.11, 2006	68	23	9	0
	д.11, 2007	73	18	6	3
	д.12, 2006	63	24	13	0
	д.13, 2006	39	58	3	0
	д.13, 2008	85	0	0	15
	д.14, 2006	93	4	3	0
	д.15, 2006	68	8	24	0
H. divaricatus	2003	92	0	8	0
	д.16, 2006	77	0	19	4
	д.16, 2007	92	3	4	1
	д.17, 2006	87	8	4	1
	д.18,2004	93	0	5	2
	д.18, 2006	51	28	11	10
H. eggerti	д.19, 2004	86	3	7	4
	д.19, 2006	86	9	5	0
H. hirsutus	д.20, 2004	99	0	1	0
	д.20, 2006	74	18	8	0
	д.21, 2006	87	11	1	1
	д.21, 2008	95	2	0	3

Объект	№ делянки, год сбора	Окрашенные пыльцевые зерна (в %)	Слабо-окрашенные пыльцевые зерна (в %)	Неокрашенные пыльцевые зерна (в %)	Аномальные пыльцевые зерна (в %)
H. mollis	д.24, 2004	95	1	2	2
	д.24, 2006	93	4	3	0
	д.24, 2008	90	4	2	4
	д.25, 2006	84	9	7	0
	д.26, 2006	78	14	8	0
H. occidentalis	д.27, 2003	99	0	1	0
	д.27, 2004	79	8	3	10
	д.27, 2006	60	8	4	28
	д.28, 2006	99	0	1	0
	д.29, 2006	89	2	3	6
H. rigidus	д.31, 2007	98	1	1	0
	д.33, 2004	97	0	2	1
	д.33, 2006	84	5	11	0
	д.33, 2007	92	1	7	0
	д.35,2007	97	0	1	2
H. lactiflorus	д.40, 2004	83	7	10	0
H. strumosus	2003	97	2	1	0
	д.42, 2004	99	1	0	0
	д.42, 2006	96	3	1	0
	д.43, 2006	96	1	3	0
	д.44, 2006	79	13	8	0
	д.44, 2007	99	1	0	0
	д.44, 2008	98	1	1	0
H. californicus	д.50, 2006	60	22	17	1
	д.51, 2004	91	6	2	1
	д.51, 2006	98	1	1	0
	д.52, 2007	81	6	0	13
H. giganteus	д.54, 2004	70	5	22	3
	д.54, 2006	92	5	3	0
	д.56, 2006	72	19	5	4
H. grosseseratus	д.59, 2004	98	0	2	0
	д.61, 2006	75	2	23	0
H. maximiliani	2003	95	0	5	0
	д.63, 2004	97	0	2	1
	д.63, 2006	99	1	0	0
	д.63, 2007	42	36	16	6
	д.64, 2006	95	1	4	0
	д.67, 2006	94	2	4	0

Объект	№ делянки, год сбора	Окрашенные пыльцевые зерна (в %)	Слабо-окрашенные пыльцевые зерна (в %)	Неокрашенные пыльцевые зерна (в %)	Аномальные пыльцевые зерна (в %)
H. nuttalli	2003	82	6	12	0
	д.68, 2005	93	2	5	0
	д.68, 2006	93	3	4	0
	д.68, 2007	64	12	21	3
	д.69, 2006	82	1	16	1
	д.71, 2004	81	0	4	15
	д.71, 2006	70	23	7	0
	д.72. 2006	67	18	15	0
H. salicifolius	д.74, 2004	86	2	11	1
	д.74, 2005	94	4	2	0
	д.75, 2007	89	7	3	1
H. laevigatus	д.77, 2006	85	10	5	0
H. parishi	д.83, 2006	72	6	22	0
H. orgyalis	д.86,2006	86	5	8	1
H. multiflorus(?)	д.87, 2004	90	5	5	0
H. tomentosus= multiflorus (?)	д.97, 2004	43	35	22	0
	д.97, 2006	16	51	26	7
H. sp. гибрид	д.98, 2006	88	8	4	0
H. petiolaris	д.557, 2008	93	0	0	7
	д.559, 2008	98	0	1	1
HA89 Ч H. occidentalis	д.112, 2003	48	50	2	0
	д.112, 2004	60	20	20	0
ВИР117 Ч *H. strumosus*	д.113, 2007	51	16	3	30
НА89 Ч *H. strumosus*	д.114, 2003	2	95	3	0
	д.114, 2005	7	55	6	32
	д.114, 2007	10	27	35	28
НА89 Ч *H. strumosus*	д.115, 2003	0	0	0	0
	д.115, 2007	62	10	9	19
	д.115, 2008	76	14	2	8
ВИР129 Ч *H. occidentalis*	д.116, 2003	30	70	0	0
	д.116, 2004	75	14	1	10
	д.116, 2007	67	29	4	0
H.maximiliani Ч ВИР151	д.118, 2003	98	1	1	0
«Передовик»	контроль, 2006	99	1	0	0
	контроль, 2007	97	3	0	0
«Мастер»	контроль, 2007	96	3	0	1

Незначительное количество аномальных пыльцевых зерен (микро- или макро-пыльцевые зерна, т. е. мельче или крупнее нормальных) отмечается в следующей группе образцов которая включает *H. eggerti*, *H. hirsutus*, *H. mollis*, *H. occidentalis*. Из этой группы стоит обратить внимание на *H. occidentalis*, для которого в пределах одной делянки № 27 отмечается увеличение полиморфизма пыльцы из года в год, и в то же время, именно с этой делянки чаще всего идет сбор пыльцы для скрещиваний. Для образцов *H. floridanus*, *H. divaricatus*, *H. giganteus*, *H. grosseseratus*, *H. salicifolius* отмечается больший полиморфизм и формирование микро-, макро- пыльцевых зерен или наличие большего количества пыльцы неокрашивающейся ацетокармином.

Наибольший полиморфизм, как и ожидалось, наблюдается в группе многолетних межвидовых гибридов (ВИР117 × *H. strumosus*, НА89 × *H. strumosus*). Доля нормальных хорошо окрашенных пыльцевых зерен в пробе составляет от 10 до 67%. Доля пыльцевых зерен аномальных размеров (микро- или макро- пыльцевые зерна) значительна – 20 – 30%. Подобные аномалии являются, как правило, следствием нарушений в микроспорогенезе, в частности при расхождении хромосом в мейозе.

В целом, данные по морфологии пыльцы позволяют предположить гибридное происхождение для образцов *H. floridanus*, *H. eggerti*, *H. decapetalis* (делянка № 15) и *H. tomentosus* (делянка № 97), что для последнего было подтверждено другими исследованиями.

Цито-морфологический анализ пыльцы гибридов от скрещиваний *H. annuus* × *H. maximiliani* и *H. maximiliani* × *H. annuus* показал, что в межвидовых комбинациях, где в качестве материнского растения использовался *H. annuus* наблюдается полиморфизм пыльцевых зерен (встречаются микро-пыльцевые зерна) и асинхронность развития, у некоторых растений в пыльнике было очень мало пыльцы. В комбинации, где в качестве материнского растения использовался *H. maximiliani*, пыльцевые зерна морфологически более однородные.

Исследование пыльцы самоопыляющейся линии, полученной путем межвидовой гибридизации, ВИР151 × *H. occidentalis* выявило, что у нее пониженная фертильность пыльцы (около 60%), в дальнейшем у этой линии было обнаружено образование апоспорических зародышевых мешков. Эти два явления (стерильность пыльцы и переход к апомиксису) могут быть взаимосвязаны (Шишкинская и др., 2004). В данном случае, пониженная фертильности пыльцы послужила сигналом к более полному эмбриологическому исследованию образца.

Определение фертильности пыльцы у разных форм культурного подсолнечника для выявления особенностей наследования по признаку «восстановление фертильности пыльцы» в скрещиваниях с использованием разных систем ЦМС выявило выщепление частично стерильных форм среди морфологически фертильных растений (табл. 2, рис. 1в).

В комбинациях, где отцовская форма несет ген «восстановления фертильности пыльцы», ожидается, что потомки должны быть фертильны. Оценка мужской стерильности/фертильности в селекционных опытах, как правило, ведется по морфологическим признакам – визуально определяется нормальные пыльники или недоразвитые. Проведенные нами цитологические исследования с использованием ацетокарминового метода показали, что в визуально нормальных пыльниках более половины пыльцевых зерен могут оказаться стерильными (в результатах разброс от 44% до 99% по признаку окрашиваемости пыльцы). В этом случае растение не может считаться фертильным. Механизм формирования подобного типа стерильности не известен и требует дальнейшего изучения.

Полученные данные позволяют выдвинуть гипотезу о более сложных механизмах регуляции признака ЦМС и наличии дополнительных генов, влияющих на проявление этого признака.

Проращивание на питательной среде свежей пыльцы и хранившейся в холодильнике (1 и 2 сут.) выявило, что у *H. ciliaris* лучше прорастала свежая пыльца, а у *H. strumosus*, *H. divaricatus*, *H. occidentalis*, *H. maximiliani*, *H. decapetalus*, *H. nuttalli* лучше прорастала пыльца после суток хранения в холодильнике. У *H. hirsutus*, *H. mollis*, *H. giganteus* прорастание пыльцы не наблюдалось.

Таблица 2. Фертильность пыльцы гибридов, ацетокарминовый метод (данные за 2008г.)
Table 2. Pollen fertility of hybrids investigated by acetocarmin method (2008)

Объект	Номер делянки	Окрашенные (в %)	Слабо окрашенные (в %)	Неокрашенные (в %)	Аномальные (в %)
ВНИИМК 8883	контроль	99	0	0	1
ВИР471 Ap × б/н	1602II	99	0	0	1
ВИР471 Ap × ВИР793	1603II	99	0	0	1
ВИР471 A rig × б/н	1604II	99	0	0	1
8ВИР471 A rig × б/н	1604II	99	0	0	1
ВИР109 Ap × ВИР365	1614I	99	0	0	1
ВИР109 Ap × ВИР365	1614I	99	0	0	1
ВИР109 Ap × ВИР365	1614I	99	0	1	0
ВИР471 A rig × ВИР793	1605II	98	0	1	1
ВИР116 Ap × и-598266	1608II	98	0	1	1
ВИР109 Ap × ВИР365	1614I	98	2	0	0
ВИР109 Ap × ВИР365	1614I	98	1	1	0
ВИР116 Arig × и-598210	1634I	98	1	0	1
ВИР471 Ap × ВИР793	1603II	97	1	1	1
ВИР471 A rig × б/н	1604II	97	1	1	1
ВИР471 A rig × ВИР793	1605II	97	0	0	3
ВИР116 Ap × и-598174	1606I	97	0	1	2
ВИР116 Ap × и-598210	1607II	97	2	0	2
ВИР116 Ap × и-598266	1608II	97	1	0	2
ВИР116 Arig × и-598266	1609I	97	1	1	1
ВИР116 Arig × и-598266	1609I	97	0	0	3
ВИР471 Ap × б/н	1602II	96	1	0	3
ВИР116 Arig × и-598266	1609I	96	0	2	2
ВИР116 Arig × и-598210	1634I	95	0	1	4
ВИР116 Ap × и-598210	1607II	94	1	1	4
ВИР116 Ap × и-598266	1608I	94	2	2	2
ВИР471 Ap × ВИР793	1603II	93	7	0	0
ВИР116 Arig × и-598210	1634I	93	0	1	6
ВИР116 Ap × и-598210	1607II	92	5	2	1
ВИР471 A rig × ВИР793	1605II	80	0	0	20
ВИР116 Ap × и-598266	1608I	75	1	4	20
ВИР471 Ap × б/н	1602II	70	0	0	30
ВИР116 Ap × и-598266	1608I	64	3	5	28
ВИР116 Ap × и-598174	1606I	61	12	12	15
ВИР116 Arig × и-598266	1609I	58	5	5	32
ВИР116 Ap × и-598266	1608II	17	5	13	65
ВИР116 Ap × и-598174	1606I	4	29	38	29

Пыльцевые зерна прорастают в течение 1-2 часов, если за это время прорастание не произошло, то дальнейшие наблюдения бесполезны. Проращивание пыльцы на питательной среде на основе агара с сахарозой и с добавлением борной кислоты и хлористого кальция (Bobek, Kovacik, 1972) положительного результата не дало. В наших опытах лучшей оказалась искусственная питательная среда с сахарозой (Паушева, 1980). Но однозначно трактовать результаты только в пользу последней мы не будем, поскольку из-за отсутствия термостата, невозможно было добиться во всех опытах одинаковых условий температуры и влажности.

Исследование фертильности пыльцы методом опыления отдельных пестиков *ex vivo* (табл. 3) показало, что на пестиках с обрезанными рыльцами пыльца не прорастает совсем.

Таблица 3. Фертильности пыльцы, определенная методом опыления отдельных столбиков *ex vivo*, у некоторых видов рода *Helianthus* и межвидовых гибридов.
Table 3. Pollen fertility some of *Helianthus* species and interspecific hybrids investigated by method of *ex vivo* pollination

Объекты исследования: Пыльца / пестики (вариант опыта)	Всего проросших пыльцевых зерен (в %)	Соотношение нормальных / аномальных пыльцевых трубок среди проросших	Окрашенные, но не проросшие пыльцевые зерна (в %)	Пыльцевые зерна со съежившимся содержимым или без него (в %)
H.strumosus / *H.annuus* («старые»)	64	61 / 3	34	2
H.nutalli / *H.annuus* («старые»)	72	49 / 23	27	1
H.nutalli / *H.annuus* («контроль»)	67	46 / 21	31	2
H.californicus / *H.annuus* («старые»)	58	44 / 14	40	2
H.californicus / *H.annuus* («контроль»)	49	42 / 7	2	49
H.salicifolius / ВИР 114 А	47	38 / 9	48	5
ВИР117×*H.strumosus* (д.113 ИКП) / *H.annuus* («контроль»)	68	36 / 32	29	3
H.strumosus / ВИР 116 А	42	32 / 10	38	20
H.strumosus / ВИР 116 А	32	31 / 1	63	5
H.maximiliani / ВИР 116 А	37	26 / 11	60	5
H.divaricatus / ВИР 114 А	42	26 / 16	52	6
H.ciliaris / *H.annuus* («контроль»)	35	25 / 10	62	3
H.ciliaris / *H.annuus* («старые»)	31	19 / 12	57	12
H.giganteus / ВИР 116 А	27	15 / 12	64	9
H.maximiliani / ВИР 116 А	42	14 / 28	38	20
H.mollis / ВИР 116 А	22	10 / 12	79	2
H.hirsutus / ВИР 116 А	58	10 / 48	34	8

Объекты исследования: Пыльца / пестики (вариант опыта)	Всего проросших пыльцевых зерен (в %)	Соотношение нормальных / аномальных пыльцевых трубок среди проросших	Окрашенные, но не проросшие пыльцевые зерна (в %)	Пыльцевые зерна со съежившимся содержимым или без него (в %)
H.nutalli / *H.annuus* («без рылец»)	16	8 / 8	79	5
H.ciliaris / *H.annuus* («без рылец»)	16	8 / 8	79	5
H.rigidus / ВИР 116 А	88	6 / 82	6	6
H.californicus / ВИР 116 А	24	6 / 18	53	23
H.ciliaris / ВИР114 А	18	4 / 14	77	5
H.occidentalis / ВИР 116 А	44	4 / 40	52	4
H.californicus / *H.annuus* («без рылец»)	12	4 / 8	88	0
H.nutalli / ВИР 114 А	72	3 / 4	91	2
НА89 *H.strumosus* / ВИР 114 А	3	3 / 0	37	60
H.giganteus / ВИР 116 А	20	3 / 17	69	11
H.mollis / ВИР 116 А	48	2 / 46	44	8
H.californicus / ВИР 116 А	2	1 / 1	92	6
ВИР117×H.strumosus (д.113 ИКП) / *H.annuus* (без рылец)		Пыльцевые зерна на препарате не обнаружены		
НА89×H.strumosus (д.114 ИК) / *H.annuus* (все варианты)		на препарате обнаружены единичные пыльцевые зерна с сильно утолщенными оболочками и сморщенным содержимым		
(НА89×H.strumosus) (д.115 ИКП) / *H.annuus* (все варианты)		на препарате обнаружены единичные пыльцевые зерна с слегка утолщенными оболочками и хорошо окрашенным содержимым		

При межвидовых скрещиваниях лучше всего пыльца прорастала на молодых пестиках с неповрежденными рыльцами. Но пыльцевые трубки дорастали только до определенного размера, а потом начинали ветвиться и закручиваться. Т. е. пыльца прорастала после взаимодействия с поверхностными слоями рыльца (эпидермальные и субэпидермальные слои), а в нижележащих слоях пыльцевые трубки начинали расти аномально (рис. 2.).

Сравнение прорастания пыльцы на пестиках дикой формы *H. annuus* и ЦМС линий ВИР116 и ВИР114 показало, что, в отличии от дикой формы, на пестиках ЦМС линий пыльцевые трубки прорастали хуже и почти не взаимодействовали с поверхностными слоями рылец (рис. 2).

Рисунок 2.

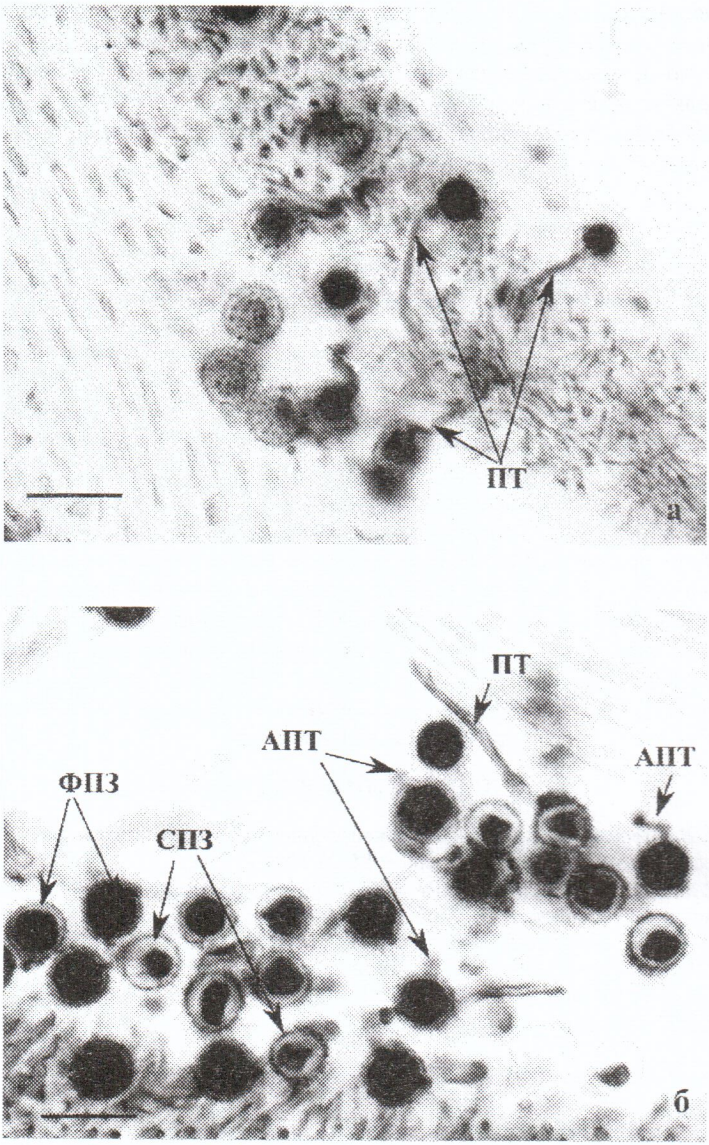


Рисунок 2. Рыльца культурного подсолнечника ВИР 116 А, окрашенные метиловым синим в лактофеноле, с прорастающими на них пыльцевыми зернами многолетних диких видов подсолнечника (опыление *ex vivo)*: а – пыльца *H. strumosus*, в – пыльца *H. californicus.*
АПТ – аномальная пыльцевая трубка, ПТ – пыльцевая трубка, СПЗ – стерильное пыльцевое зерно, ФПЗ – фертильное пыльцевое зерно.
Figure 2. The stigmas of cultural sunflower ВИР 116 А, stained by lactophenol cotton blue, with pollen grains of perennial wild sunflower sprouting on them (pollination ex vivo): a – pollen *H. strumosus*, в – pollen *H. californicus*. АПТ – abnormal pollen tube, ПТ – pollen tube, СПЗ – sterile pollen grain, ФПЗ – fertile pollen grain.

Таким образом, у ЦМС линий при опылении их пыльцой диких видов подсолнечника нарушение взаимодействия пестик-пыльца происходит на самых ранних этапах и пыльца почти не прорастает, в отличие от дикого *H. annuus*, где нормальный рост нарушается после прохождения пыльцевыми трубками эпидермального и субэпидермального слоев рылец.

Данные по прорастанию пыльцы *in vivo*, при сравнении с морфологическими данными, позволяют заметить, что у тех видов, где она лучше прорастала, сама пыльца была морфологически более выровненная с небольшим количеством пустых или аномальных зерен (*H. strumosus*, *H. maximiliani*, *H. hirsutus*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные о стадии развития пыльцевых зерен, наличии полиморфизма, степени окрашиваемости позволяют дать экспресс-оценку фертильности образца, пока еще не окончилось его цветение, что важно для селекционной работы. Цитологические исследования показали, что визуальной оценки для определения фертильный или стерильный образец может быть недостаточно. Растение может иметь морфологически нормальные пыльники, но низкий уровень фертильности пыльцы. Сравнение разных методов определения фертильности (проращивание и окрашивание), фиксации и окраски пыльцы выявило, что в условиях полевой станции удобнее пользоваться ацетокраминовым методом окраски с предварительной фиксацией материала в растворе FAA. Цитоморфологический анализ пыльцы у образцов из коллекции диких многолетних видов позволяют рекомендовать для дальнейшего использования в селекционной работе образцы *H. ciliaris*, *H. rigidus*, *H. strumosus*, которые по качеству пыльцы сходны с культурными сортами Передовик, Мастер, ВНИИМК 8883, и некоторые образцы *H. decapetalus*, *H. divaricatus*, *H. salicifolius*, *H. californicus*, *H. maximiliani* и *H. nutalli*, для которых отмечается небольшой разброс в размере пыльцевых зерен. Наши результаты позволяют предположить гибридное происхождение для образцов *H. floridanus*, *H. eggerti*, *H. decapetalis* и *H. tomentosus*, что для последнего было подтверждено другими исследованиями.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Анащенко А. В., Попова А. И.* Коллекция дикорастущего подсолнечника и пути её использования в селекции // Сельскохозяйственная биология. 1985. № 10. С. 9 – 12.
2. *Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др.* Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М., 2000. 127 с.
3. *Гаврилова В. А., Анисимова И. Н.* Подсолнечник. СПб.: ВИР, 2003. 209 с.
4. *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.
5. *Прозина М. Н.* Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
6. *Пустовойт В. С.* Основные направления селекционной работы // Подсолнечник. М.: Колос, 1975. С. 153 – 163.
7. *Шишкинская Н. А., Юдакова О. И., Тырнов В. С.* Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов, 2004. 148с.
8. *Фрайштат Д. М.* Реактивы и препараты для микроскопии. М., 1980. 480 с.
9. *Atlagiж J.* Roles of interspecific hybridization and cytogenetic studies in sunflower breeding // Helia. 2004. V. 27. № 41. P. 1 – 24.
10. *Bobek J., Kovacik A.* Pollen germination in Sunflower *Helianthus annuus* L. *in vitro* // Genetika a ьlechtěni (Praha). 1972. V.8. № 4. P. 243 – 250.
11. *Christov M.* Hybridization of cultivated sunflower and wild *Helianthus* species // Compositae: Biology and utilization. Proceedings of the International Compositae Conference. Kew: Royal Botanic Gardens. 1994. V. 2. P. 603 – 615.
12. *Faure N., Serieys H., Cazaux E., Kaan F., Berville A.* Partial hybridization in wide crosses between cultivated sunflower and the perennial *Helianthus* species *H. mollis* and *H. orgyalis* // Annals of Botany. 2002. V. 39. P. 31 – 39.
13. *Gavrilova V. A., Tolstaya T. T., Rozhkova V. T.* Analysis of interspecific hybrids resulting from crosses between perennial wild *Helianthus* species and the cultivated sunflower // FAO Progress Report 1995–1996. Germany, 1997. P.75 – 80.

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛЬНА

Е. А. Пороховинова
Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: e.porohovinova@vir.nw.ru

РЕЗЮМЕ

В результате классического генетического анализа было изучено наследование 30 генов. Четыре из них (***s1***, ***sfbs1***, ***pbc1***, ***pbc3***) влияют на окраску гипокотиля, контролируют белую или светло-голубую окраску и деформацию венчика, желтые или светло-оранжевые пыльники, ген ***s1*** также обусловливает желтые (***s1***) или зеленые (***s1-2***) семена. Пять генов (***wf1***, ***dlb1***, ***dlb3***, ***dlb4*** и ***f***^{e}) отвечают за светло-голубую окраску цветка, последний с плейотропным действием на цвет гипокотиля и семян. Ген ***pf1*** отвечает за розовую окраску венчика, светло-оранжевые пыльники и желтый оттенок семян. Ген-модификатор ***RPF1*** ослабляет розовую окраску лепестков. Ген-модификатор ***yspf1*** обусловливает желтую или темно-желтую окраску семян у розовоцветковых растений гомозигот по гену ***pf1-a***^{d}, аллелю ***pf1***. Два гена (***ora1*** и ***2***) отвечают за светло-оранжевые пыльники, первый также осветляет тычиночные нити и придает крапчатость семенам. Ген ***SPS1*** ингибирует крапчатость семян. Три гена отвечают за фиолетовую (***sfc1, 2*** и ***3***) и один (***sfc5***) за синюю окраску венчика. Ген-модификатор ***svf1*** делает звездчатым цветок генотипа ***sfc2.*** Три неаллельных гена контролируют только цвет семян: ***YSED1*** и ***ysed2*** – желтый, а ***rs1*** – светло-желто-коричневый. Ген ***CSB1*** обусловливает образование ресничек на ложной перегородке коробочки. Ген ***sgh1*** определяет зеленую окраску гипокотиля. Ген ***FP1*** контролирует продольную складчатость лепестков. Ген ***waf1*** определяет белые тычиночные нити и ослабление окраски жилок лепестков и столбиков. Ген ***ygp1*** обусловливает желто-зеленую окраску растущего растения. Гены ***zeb1*** и ***zeb2*** обусловливают повышенную светочувствительность, карликовость, чередование продольных белых и зеленых полос у листьев, мелкие, ярко-фиолетовые, деформированные цветки. Проведены тесты на аллелизм с генами из других коллекций льна.

Ключевые слова: лен, генетическая коллекция, гены, морфологические признаки.

GENETIC CONTROL OF MORPHOLOGICAL CHARACTERS OF FLAX

E. A. Porokhovinova
N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St. Petersburg, Russia, e-mail: e.porohovinova@vir.nw.ru

SUMMARY

With the use of classical genetic analysis studied inheritance of 30 genes. Four of them (***s1, sfbs1, pbc1, pbc3***) affect the color of the hypocotyl, controlling white or light blue color and the deformation of the corolla, yellow or light orange anthers, the gene ***s1*** also causes yellow (***s1***) or green (***s1-2***) the seeds. Five genes (***wf1, dlb1, dlb3, dlb4*** and ***f***^{e}) control a light blue color of the flower, the latter with a pleiotropic effect on the color of the hypocotyl, and seeds. ***pf1*** gene responsible for the pink color of the corolla, anthers pale orange and yellow color seeds. Modifier gene ***RPF1*** reduces the pink color of the petals. ***yspf1*** modifier gene causes yellow or dark yellow seeds from plants homozygous pink flower's gene ***pf1-ad***, allele ***pf1***. Two genes (***ora1*** and ***2***) are responsible for light-orange anthers, the first also lightens the filaments and attached seed mottling. ***SPS1*** gene inhibits spotting of the seed. Three genes responsible for violet (***sfc1***, ***2*** and ***3***) and one for the blue (***sfc5***) color crown. Modifier gene does ***svf1*** stellate flower genotype ***sfc2***. Three nonallelic genes controlling seed color only: ***YSED1*** and ***ysed2*** - yellow, and ***rs1*** - light yellow-brown. ***CSB1*** gene controls the formation of cilia on the septa of the Boll . The ***sgh1*** gene determines green color of the hypocotyl. ***FP1*** gene controls the longitudinal folding of petals. The ***waf1*** gene determines the white filaments and the weakening of veins painting petals and columns. The ***ygp1*** gene responsible for yellow-green growing plants. Genes ***zeb1*** and ***zeb2*** rise to increased photosensitivity, dwarfism, alternating longitudinal bands of white and green of leaves, small, bright violet, deformed flowers. Tested for allelism with the genes from other collections of flax.

Key words: *Linum usitatissimum*, flax genetic collection, genetic analysis, genes of morphological characters, seed color

ВВЕДЕНИЕ

Культурный лен *Linum usitatissimum* L. был одним из тех растений, на которых Г. де Фризом были переоткрыты законы Г. Менделя (Tammes, 1928). Уже в начале XX в. Т. Таммес предложила первую систему генов, влияющих на различные признаки льна-долгунца (Tammes, 1912, 1928, 1930). Всего она описала 10 локусов, отвечающих за изменение окраски и формы цветков и семян.

Немного позднее в Индии Ф. Шав с коллегами, работая на масличном льне, выявили 14 генов, 6 из которых по проявлению были сходны с генами, обнаруженными Т. Таммес (Shaw, 1931).

В середине прошлого века во Франции Ф. Плонка были проведены наиболее масштабные работы по изучению морфологических признаков (Dubois, Harborne, 1975, Dubois et al., 1979, Plonka, 1951, 1956, 1971, Plonka et al., 1968). У большинства генотипов были определены пигменты и их гликозиды (Dubois, Harborne, 1975, Dubois et al., 1979). Часть линий Ф. Плонка имели то же название и происхождение, что и линии Т. Таммес. Он впервые провел аналогию (хотя иногда можно говорить об аллельности, или даже идентичности) между генами из его и Т. Таммес коллекций, что выразилось в номенклатуре описанных им генов. Классификация генов, контролирующих окраску и форму цветка и семян, составленная Ф. Плонка, является в данный момент наиболее полной и глубоко проработанной. В соответствии с задачами того времени больший упор в изучении делался на определение самонесовместимости (так объяснялись некоторые отклонения от ожидаемого расщепления) и гликозидов пигментов (искали связь с качеством волокна).

Сейчас создаются коллекции, решающие практические задачи, например, с целью быстрого маркирования сортов. Из последних интересна коллекция Института масличных культур Украины, состоящая из 74 мутантов. Большинство этих линий получены в результате радиационного мутагенеза районированных сортов масличного льна Циан и Антарес. В этой коллекции идентифицировано 8 генов окраски и формы цветка и два – хлорофильной окраски растения (Лях и др., 2003, Мищенко, Лях, 2000).

Генетическая коллекция ВИР начала формироваться с 70-х годов прошлого столетия. Вначале она решала чисто утилитарные задачи по устойчивости к ржавчине или скороспелости, но в ней стали накапливаться линии с различными морфологическими отличиями от дикого типа. Затем, с начала 1990-х годов, коллекция стала целенаправленно пополняться морфологическими мутантами. На данный момент в ней содержится около 300 линий с контрастными морфологическими признаками (Брач и др., 2005, Брач, Пороховинова, 2005).

Параллельно происходит систематизация изученного, регулярно выходят списки генов с их фенотипическим проявлением (Брач, Пороховинова, 2005, Beard, Comstock, 1965, Keijzer, Metz, 1993). Всего известно около 30 генов, контролирующих морфологические признаки льна. Однако многие из них имеют сходные фенотип и тип наследования и, возможно, аллельны. В большинстве публикаций авторы не дают родословную родительских линий. В дополнение приходится констатировать, что инбредные линии практически всегда менее жизнеспособны и продуктивны, легко подвергаются биологическому засорению и спонтанному мутагенезу, а рецессивные аллели без направленного отбора быстро элиминируются из гибридной популяции.

Описание проявления генов без «живых» линий все равно, что восприятие живописи на слух: теряется одна часть информации, добавляется другая, часто субъективная. Невозможность сравнить новые данные с генами, опубликованными ранее, сводит на нет всю работу предшественников и затрудняет работу потомкам. К сожалению, нигде в мире не сохранилась целиком коллекция Т. Таммес, а коллекция Ф. Плонка (около 50 линий) существует в INRA (Франция), но законсервирована и недоступна (Fouilloux, 2001). У нас в ВИРе есть множество образцов с номинальным наличием генов из коллекции Т. Таммес, но лишь некоторые сохранили правильные фенотипы; чаще последние были утеряны еще до

Фенотип линий льна гомозиготных по генам, контролирующим морфологические признаки

Phenotypes of flax lines homosygous for genes controlling morphological characters

Фенотип линий льна гомозиготных по генам, контролирующим морфологические признаки (*продолжение*)

Phenotypes of flax lines homozygous for genes controlling morphological characters (*continuation*)

поступления в коллекцию. В мировой коллекции ВИР есть множество линий из коллекции Ф. Плонка, многие из них имеют правильный фенотип, хотя и засорены. Из образцов коллекций Т. Таммес и Ф. Плонка нами созданы линии шестого поколения инбридинга, которые активно вовлекаются в генетический анализ для проведения тестов на аллелизм.

У льна сложно найти признаки с простым генетическим контролем. Кроме цветка, альтернативные различия и их генетический контроль описаны только для хлорофильной окраски (5 ядерных генов (Лях и др., 2003, Brethagne-Sagnard et al., 1996, Kendall et al., 1955)), наличия ресничек на ложных перегородках коробочки (Beard, Comstock, 1965, Kendall et al., 1955), волнистости стебля (Tejklova, 2002), а также пять систем мужской стерильности (Рыкова, 1979, Kendall et al., 1955).

В таблице 1 представлены практически все известные в настоящее время гены морфологических признаков льна и проведено их сравнение, гены со сходным проявлением объединены в группы. Нужно отметить, что кроме отсутствия тестов на аллелизм сравнение генов затрудняется воздействием окружающей среды на проявление одних и тех же аллелей.

Таблица 1. Гены, контролирующие морфологические признаки льна
Table 1. Genes controlling the morphological characteristics of flax

Ген	Автор[4]	Фенотип
дикий тип (д. т.)		Лепестки голубые (в бутоне темно-голубые), плоские и гладкие; жилки темно-голубые; тычиночные нити и столбики синие; пыльники голубовато-желтые; рыльца голубые; семена красно-коричневые
p^{b1}	Pl.	Лепестки белые, сложенные и гофрированные, пыльники желто-оранжевые. Семена желто-зеленые
b1	Tam.	Лепестки белые, гофрированные, пыльники желтые, семена серо-зеленые
$b1^{vg}$	M&R	Лепестки белые, гофрированные, пыльники желтые, семена пятнистые. $b1^{vg}$> ***vg*** по результатам тестов на аллелизм
Y	Лях	Белый венчик, кремовые пыльники. Форма лепестков и цвет семян не изучались
f^{an}	Pl.	Лепестки белые, сложенные и гофрированные, пыльники желтые. Не влияет на семена
z	Лях	Белый венчик, кремовые пыльники. Форма лепестков и цвет семян не изучались
p^{b2}	Pl.	Бутон светло-голубой, лепестки белые, менее сложенные и гофрированные, чем у p^{b1}, пыльники серые или грязно-желтые. Не влияет на цвет семян
b2	Tam.	Венчик белый, пыльники желтые, лепестки гофрированные, семена коричневые
f^{dl}	Pl.	Лепестки почти белые (в бутоне голубые), менее сложенные и гофрированные, чем у p^{b1} и f^{an}; пыльники желто-серые. Не влияет на семена
dl^{a}	Pl.	Ослабляет голубую окраску венчика. Не влияет на форму лепестков и окраску семян
a	Tam.	Ослабляет окраску венчика; действует во всех окрашенных лепестках
f^{e}	Pl.	Во время раскрытия венчик очень светло-голубой, затем белеет, пыльники серые.

[4] Лях Лях и др. (Лях и др., 2003, Мищенко, Лях, 2000); B.-S. Brethagne-Sagnard et al.(Brethagne-Sagnard et al., 1996); Com. Compstock, (цит. по: Keijzer, Metz, 1993); Kn. Knowles (цит. по: Beard, 1965); K&M Keijzer, Metz (Keijzer, Metz, 1993); M&R – Mittapalli & Rowland (Mittapali, Rowland, 2003); Pl. Plonka (Plonka, 1951, 1956, 1971, Plonka et al., 1968); P&M Popescu & Marinescu (Popescu, Marinescu, 1996); R&W. Rowland & Willen (Rowland, Wilen, *1998)* ;Shaw – (Shaw et al. 1931); Tam. Tammes (Tammes, 1912, 1928, 1930); Tey. Teyklova (Teyklova, 2002).

Ген	Автор[4]	Фенотип
		Действие в семенах не описано. По ранним работам родительская линия имела пятнистые семена с моногенным контролем. Одновременно окраска лепестков и семян не рассматривалась
e	Tam.	Лепестки цвета белого медведя. Ген ***e*** действует во всех генотипах, дающих окрашенные лепестки. Цвет семян не изучался. Ген ***E*** усиливает окраску лепестков сильнее, чем ген ***A***
k	Tam.	Неравномерность окраски лепестков, край окрашен сильнее центра, действует во всех генотипах, обеспечивающих окрашенные лепестки
a^d	Pl.	Бледно-розовые лепестки с голубовато-розовыми жилками; пыльники и пыльца желтые или оранжево-желтые, розовые рыльца; голубые тычиночные нити и столбики. Семена от желтых до серо-желто-коричневых
d	Tam.	Розовые лепестки; желтые пыльники; семена желтые, желто-коричневые, но никак не красно-коричневые
б/н.[5]	Лях	Белые лепестки с окрашенными у ноготка жилками, розовые или желтые пыльники, желтые семена
L^m	Pl.	У розовых лепестков (ген a^d) появляется светло-сиреневый оттенок. В других генотипах этот цвет маскируется голубыми и пурпурными пигментами. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано
dl^m	Pl.	Светло-сиреневый цвет в пластинке лепестка генотипа a^dL^m ослаблен. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано
L^r	Pl.	Подавление темно-розового цвета лепестков генотипа a^d. Жилки остаются ярко-красными, пигмент из них проникает в пластинку лепестка, и она становится очень светло-розовой вместо белой. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано
n^c	Pl.	N^cn^c – лепестки светло-голубые, жилки лепестков, тычиночные нити, столбики – белые, пыльники голубые; n^cn^c – цветок белый, пыльники голубые. В жаркое лето некоторые разновидности n^cn^c показывают бледно голубой цвет бутона, а N^cn^c – лепестки дикого типа. Не влияет на форму лепестков
c	Tam.	Лепестки белые, пыльники голубые
x	Лях	***xx*** – лепестки белые, пыльники голубые; ***Xx*** – лепестки бледно-голубые; пыльники голубые; ***XX*** – дикий тип
n^f	Pl.	У A^dn^f венчик фиолетовый (пурпурный). Жилки лепестков и тычиночные нити фиолетовые. Голубые пыльники и пестики. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано. $n^f\,a^d$ лепестки из светло-розовых (a^dN^f) становятся более интенсивно розовыми
f	Tam.	Лиловый венчик. У ***f d*** лепестки темно-розовые
б/н.	Лях	Фиолетово-голубые лепестки
a^h	Pl.	Пыльники и пыльца желто-оранжевые. Не влияет на форму лепестков. Действие на цвет семян не описано
h	Tam.	Желтый цвет пыльников во всех возможных генотипах

[5] ***б/н.*** – ген не назван (Лях и др, 2003).

Ген	Автор[4]	Фенотип
б/н.	Лях	Кремовые пыльники
f^k	Pl.	Тычиночные нити не окрашены. Слегка ослабляется пигментация жилок лепестков и столбиков. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано
f^p	Pl.	Тычиночные нити не окрашены. Не влияет на форму лепестков. Действие на окраску семян не описано
r^m	Pl.	Семена не красно-коричневые. Не влияет на окраску и форму цветка
g	Tam.	Желтый цвет семян во всех возможных генотипах
ysed22	R&W	Желтые семена
YSED18	R&W.	То же
Y1	P&M	«
X	Shaw	Усиливает желтый цвет семян до темно-желтого, желто-коричневый до темно-желто-коричневого
Ha	K&M.	Реснички на ложных перегородках коробочки
S	Kn.	То же
yg	Com.	Желто-зеленый цвет растения
б/н.	Лях	Хлорофильная недостаточность «золотистая верхушка»
xantha	Лях	В начале вегетации растения ярко желтого цвета, в конце – бледно зеленые.
albina	B.-S.	*Albina*. Мутант поддерживается в культуре клеток
sl1, sl2	Kn.	Хлорофильная недостаточность, комплементарные гены, летальные для всходов
cs1	Tey.	Кудрявый стебель. Неполное доминирование

Наше исследование посвящено идентификации, систематизации и изучению взаимодействия генов морфологических признаков льна классическим генетическим анализом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работу проводили с 1993 по 2010г. на полях Пушкинских лабораторий ВИР в Ленинградской области. Для генетического анализа использовали линии шестого поколения инбридинга из генетической коллекции, созданной в отделе генетических ресурсов масличных и прядильных культур ВИР, а также 6 линий из генетической коллекции УкрНИИМК. Отдельно следует отметить линии шестого поколения инбридинга, созданные на основе образцов, полученных из лаборатории Ф. Плонка (INRA, Франция). Часть линий была выделена из исходных сортов, описанных им как носители конкретных генов. Одна линия выделена из образца, несущего ген ***e*** – по классификации Т. Таммес.

Для генетического анализа проводили скрещивания между линиями, приведенными в таблице 2. Гибриды F_1 выращивали под изолятором и обмолачивали индивидуально по растениям. Полученные семьи F_2 выращивали рядом с родительскими линиями и гибридами F_1. В качестве эталона дикого типа использовали линию льна-долгунца гк-2. Если было необходимо индивидуально оценивать растения от всходов до спелости, гибриды F_2 высаживали в луночный питомник 2,5×2,5 см, где каждое растение имело свой номер. Если контрастные признаки проявлялись во время цветения или созревания, то гибриды высевали

на делянки (ширина 40 см, междурядья 20 см ~50 растений на рядке). Если надо было оценивать признаки в разные стадии жизни, контрастные фенотипы во время всходов отмечали проволокой разных цветов, в период цветения – нитками разных цветов и фактуры, а после созревания описывали коробочки и семена. При необходимости для подтверждения результатов изучались семьи F_3.

Таблица 2. Характеристика инбредных линий льна, включенных в гибридизацию
Table 2. Characterization of inbred lines of flax, included in the hybridization

Линия	Родословная	Генотип[6]	Фенотип
Линии с деформированными лепестками			
гк-67	л-2 из к-4035 (Ottawa 770B, Канада)	***b1*** $\equiv$ ***p^{b1}*** $\equiv$ ***s1***	Зеленый гипокотиль, лепестки белые, сложенные и гофрированные, белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники и семена
гк-103	л-4 из к-5896 (Lin 225, Нидерланды)	***s1*** = ***p^{b1}***	То же
гк-136	л-1 из к-6634 (Mermilloid, Чехия)	***s1*** = ***p^{b1}***	«
гк-137	л-1 к-6645 (Modzuron, Чехословакия)	***s1-2*** $\simeq$ ***s1***	Зеленый гипокотиль, лепестки белые, сложенные и гофрированные, белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники, зеленые семена
гк-132	л-1 из к-6608 (Currong, Австралия)	***sfbs1***	Зеленый гипокотиль, лепестки белые, слабо сложенные и слабо гофрированные, удлиненные; белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники, красно-коричневые семена
гк-185	л-1 из к-2601 (Португалия)	«	То же
гк-156	л-1-2 из к-7130 (Rabat l2; Марокко)	«	«
гк-277	и-606138 (M12 мутант с.Циан;УкрНИИМК[7])	***б/н.*** ~ ***sfbs1***	«
гк-391	л-1-2 из и-601679 (Eyre, Австралия)	***б/н.*** = ***sfbs1*** ***б/н.*** = ***YSED1 CSB1***	Зеленый гипокотиль, лепестки белые, слабо сложенные и слабо гофрированные, удлиненные; белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники и семена, реснички на ложной перегородке коробочки
	л-1(гк-132×гк-103), ***sfbs1, s1,*** ВИР	***sfbs1, s1***	Зеленый гипокотиль, белые венчик, тычиночные нити и столбики, желтые пыльники и семена, сложенные и гофрированные лепестки
гк-208	л-1 из к-7947 (Pale Blue Crimped, США)	***pbc1***	Светло-фиолетовый гипокотиль, лепестки белые с голубым оттенком (бутон очень светло-голубой, жилки белые), гофрированные, белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники, красно-коричневые семена

[6] Здесь и далее: $\equiv$ - аллели идентифицированы в одной линии; = - гены аллельны, фенотипы одинаковы, но аллели идентифицированы в разных линиях; $\simeq$ - гены аллельны по результатам теста на аллелизм, но фенотипы незначительно отличаются; $\neq$ - гены не аллельны по результатам теста на аллелизм; / - аналог гена, описанного в литературе.

[7] линия получена из коллекции В. А. Ляха, УкрНИИМК.

Линия	Родословная	Генотип[6]	Фенотип
гк-188	л-3 из к-3002 (Индия, Pusa Bihar)	«	То же
гк-288	л-5 из к-4717 (Узбекистан)	***pbc1-2***	Светло-фиолетовый гипокотиль, лепестки очень светло-голубые (бутон и жилки светло-голубые), слабо гофрированные «жасмин», белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники, красно-коричневые семена
гк-53	л-1-4 из к-1044 (Витебский кряж, Белоруссия)	***pbc3***	Зеленый гипокотиль, лепестки белые с голубовато-фиолетовым оттенком (бутон и жилки светло-голубые), сложенные и гофрированные; голубые тычиночные нити, темно-голубые столбики, светло-оранжевые пыльники, красно-коричневые семена
гк-172	л-1 из к-7771 (Beta 15, Чехословакия)	***dlb3-2 FP1***	Фиолетовый гипокотиль, лепестки очень светло-голубые (бутон синий, жилки темно-голубые), с продольными складками, светло-голубые у основания тычиночные нити, светло-голубые столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-100	л-1-2-1-2 соматический мутант из к-5821 (Karnobat 5,Венгрия)	***sfc2, svf1***	Фиолетовый гипокотиль, лепестки сине-фиолетовые, сложенные и гофрированные, белые тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-281	л-1-8 спонтанный мутант из л-1 к-48 (сел. Альтгаузена, Петроградская губ.)	***zeb1, zeb2?***	Фиолетовый гипокотиль. Пониженная жизнеспособность на свету. При ярком освещении растения карликовые, белые стебли и листья, гибнут до цветения. При затенении увеличивается размер растения, зеленая окраска стебля, появляется чередование продольных белых и зеленых полос *(zebrina)* у листьев, цветки мелкие, ярко-фиолетовые, деформированные, тычиночные нити и столбики синие, красно-коричневые семена
	Отбор из гк-281 × гк-121	***zeb1, zeb2?, sfc1***	Фиолетовый гипокотиль. Жизнеспособность на свету понижена. Растение карликовое, но значительно длиннее гк-281. Зеленая окраска стебля, чередование продольных белых и зеленых полос *(zebrina)* у листьев, цветки мелкие, сине-фиолетовые, недеформированные, синие тычиночные нити и столбики
Линии с белыми или светло-голубыми недеформированными лепестками			
гк-109	л-3-2 из к-6099 (Makovi M.A.G. Аргентина)	***wf1 ~n**[c]*	Фиолетовый гипокотиль, белые лепестки, тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-145	л-2 из к-6936 (Нега, Нидерланды)	***n**[c] ~wf1*	Фиолетовый гипокотиль, белые лепестки (в жаркое лето – очень светло-голубые, в бутоне светло-голубые), белые тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-280	и-606142 (Л2; УкрНИИМК[7])	***x =wf1***	Зеленый гипокотиль, белые лепестки, тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-124	л-1 из к-6284 (Stormont Motley, Сев. Ирландия)	***f**[e] dlb4*	Светло-фиолетовый гипокотиль, очень светло-голубые лепестки (светло-голубой бутон, голубые жилки), белые тычиночные нити и столбики, серые пыльники, красно-коричневые с желтым пятном семена

Линия	Родословная	Генотип[6]	Фенотип
гк-1	л-1 из к-30 (сел. Альтгаузена, Петроградская губ.)	***dlb1, ora2 dlb6?***	Фиолетовый гипокотиль, очень очень светло-голубые лепестки, (светло-голубой бутон, темно-голубые жилки), голубые тычиночные нити, синие у основания столбики, светло-оранжевые пыльники, красно-коричневые семена
гк-32	л-2-1 из к-716 (Псковский кряж, Россия)	***dlb3***	Фиолетовый гипокотиль, светло-голубые лепестки (синий бутон и жилки), белые тычиночные нити, светло-голубые у основания столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-199	л-3 из к-6855 (Tammes e; Нидерланды)	***e = dlb3-e, ora3***	Фиолетовый гипокотиль, светло-голубые лепестки (синий бутон, темно-голубые жилки), белые тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-210	л-1 из и-588294 (Б-125, *xanthoveriscens*; Упитская о.с., Литва)	***ygp1 dlb3***	Фиолетовый гипокотиль, светло-голубые лепестки, (синий бутон и жилки), белые тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена. Желто-зеленая окраска растущего растения
гк-83	л-3-1 из к-5642, (*var.floribibis roseces*, Неизвестно)	***dlb3-3***	Фиолетовый гипокотиль, светло-голубые лепестки, (темно-голубой бутон, голубые жилки) белые тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-278	и-606139 (М23 мутант с.Циан; УкрНИИМК[7])	***б/н= dlb5 б/н.= ora2***	Фиолетовый гипокотиль, светло-голубые лепестки (темно-голубой бутон, голубые жилки), белые тычиночные нити и столбики, светло-оранжевые пыльники, красно-коричневые семена
Линии с розовыми недеформированными лепестками и светло-оранжевыми пыльниками			
гк-141	л-1 из к-6815 (мутант из сорта К-6, Россия)	***pf1, rpf1***	Фиолетовый гипокотиль, розовые лепестки (темно-розовый бутон, голубовато-розовые жилки), голубые тычиночные нити и столбики, светло-оранжевые пыльники, темно-желто-коричневые семена
гк-143	л-1 из к-6917 (с (47-4) 80 Versailles, Франция)	***a^d~ pf1, rpf1 ~f***	Фиолетовый гипокотиль, розовые лепестки (темно-розовый бутон, голубовато-розовые жилки), голубые тычиночные нити и столбики, светло-оранжевые пыльники, семена от желто-коричневых до светло-желто-коричневых
гк-129	л-2 из к-6392 (Bolley Golden, США)	***a^d~pf1 RPF1 ~L^r yspf1***	Фиолетовый гипокотиль, белые с розовым оттенком лепестки, (очень светло-розовый бутон, голубовато-розовые жилки), белые тычиночные нити и столбики, светло-оранжевые пыльники, желтые семена
гк-275	и-606146 (М45 мутант с.Антарес, УкрНИИМК[7])	***б/н.~ pf1, RPF1***	Неравномерно окрашенный (зеленый у семядолей, ниже – фиолетовый) гипокотиль, белые с розовым оттенком лепестки, (очень светло-розовый бутон, голубовато-розовые жилки), белые тычиночные нити и столбики, светло-оранжевые пыльники, желтые семена
гк-273	и-606143 (ЛР-1-1, УкрНИИМК)	***б/н=pf1 б/н= sfc1 yspf1***	Фиолетовый гипокотиль, розовые лепестки, (темно-розовый бутон, фиолетово-розовые жилки), белые тычиночные нити и столбики, светло-оранжевые пыльники, желтые семена

Линия	Родословная	Генотип[6]	Фенотип
Линии с фиолетовыми или голубыми недеформированными лепестками			
гк-121	л-1-1 из к-6272 (L. Dominion, Северная Ирландия)	***sfc1 SPS1 rs1***	Фиолетовый гипокотиль, сине-фиолетовые лепестки, синие тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, светло-желто-коричневые семена
гк-122	л-3-2 из к-6272 (L. Dominion, Северная Ирландия)	***n^f =sfc3***	Фиолетовый гипокотиль, красно-фиолетовые лепестки, синие тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-123	л-1 из к-6273 (L.Duke, Северная Ирландия)	***n^f = =sfc3***	Фиолетовый гипокотиль, красно-фиолетовые лепестки, фиолетовые тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-173	л-1 из и-548145 (48254 Ottawa 2152, Германия)	***sgh1, sfc3-2 CSB1, ysed2***	Зеленый, затем светло-фиолетовый гипокотиль, красно-фиолетовые лепестки, светло-голубые тычиночные нити, голубые столбики, голубые пыльники, желтые семена, реснички на ложной перегородке коробочки
гк-179	л-1 из и-549589 (Швеция)	***sfc5***	Фиолетовый гипокотиль, синие лепестки и жилки, белые тычиночные нити и голубые у основания столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-65	л-3 из к-3178 (местный, Тверская губ.)	***ora1, sps1***	Фиолетовый гипокотиль, голубые лепестки, светло-голубые тычиночные нити, синие столбики, светло-оранжевые пыльники, красно-коричневые с желтой крапчатостью семена
гк-159	л-1-1 из к-7659 (Bionda, Германия)	***CSB1 YSED1***	Фиолетовый гипокотиль, голубые лепестки, светло-голубые тычиночные нити, синие у основания столбики, голубые пыльники, желтые семена, реснички на ложной перегородке коробочки
гк-390	л-1 из и-595808 (Linola, Канада)	***YSED 18 = YSED1 CSB1***	Фиолетовый гипокотиль, голубые лепестки (немного светлее дикого типа), синие тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, желтые семена, реснички на ложной перегородке коробочки
гк-54	л-5 из к-1507 (местный, Вятская губ.)	***waf1***	Фиолетовый гипокотиль, голубые лепестки, белые тычиночные нити, синие столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена
гк-2	л-1 из к-48 (сел. Альтгаузена, Петроградская губ.)	***csb1***	**Дикий тип**. Фиолетовый гипокотиль, голубые плоские лепестки, синие тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена, ресничек на ложной перегородке коробочки нет

Обработку данных проводили методами классического генетического анализа (Лакин, 1990, Тихомирова, 1990) с использованием оригинальных макросов, написанных автором в среде MS Excel 2002.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У льна «дикий тип» растения имеет фиолетовый гипокотиль, зеленый стебель и листья, недеформированный голубой венчик (в бутоне синий), синие жилки лепестка, тычиночные нити и столбики, голубые пыльники, красно-коричневые семена. Коробочки без ресничек на ложной перегородке.

Нами было изучено наследование генов, меняющих один или несколько из этих признаков. Для удобства восприятия мы разделили все изученные нами гены по их фенотипическому проявлению: от наиболее «глобальных» изменений «дикого типа» до незначительных (рисунок). В данной публикации мы не обсуждаем взаимодействие генов за исключением тестов на аллелизм.

Бледный гипокотиль, белые или почти белые звездчатые цветки (см. табл. 3)

Ген ***s1*** (star 1) [= $=p^{b1}$][6,8] отвечает за зеленый гипокотиль, белый венчик, тычиночные нити и столбики, желтые пыльники и семена, сложенные и гофрированные лепестки. Также гомозиготы по гену ***s1*** имеют пониженную жизнеспособность. В большой выборке это приводит к кажущемуся расщеплению 13:3, но при этом последний класс в дальнейшем не расщепляется (данные не приведены). Другой аллель гена ***s1 – s1-2*** [~$b1^{vg}$] определяет зеленую, а не желтую окраску семян. Этот аллель доминантен по отношению к аллелю ***s1*** (***S1*** > ***s1-2*** > ***s1***).

Ген ***sfbs1*** (star flower brown seeds 1) [$/f^{an}$] определяет зеленый гипокотиль, белые венчик, тычиночные нити и столбики, желтые пыльники; слабосложенные и слабогофрированные лепестки, ослабление деформации за счет удлинения лепестка.

Ген ***pbc1*** (pale blue crimped 1) [$/p^{b2}$] имеет два рецессивных аллеля ***pbc1*** и ***pbc1-2***. Они контролируют светло-фиолетовый гипокотиль, темнеющий через несколько дней после всходов, почти белый венчик (***pbc1*** – очень очень светло-голубой, в бутоне очень светло-голубой или ***pbc1-2*** – очень светло-голубой венчик, в бутоне светло-голубой), белые тычиночные нити и столбики, желтые пыльники и гофрированные (***pbc1***) или слабо гофрированные, придающие цветку форму «жасмина» (***pbc1-2***) лепестки. Тест на аллелизм показал единообразие по окраске гипокотиля и непрерывный ряд изменчивости по очень светло-голубой (до почти белой) окраске лепестков и гофрированности лепестков.

Ген ***pbc3*** (pale blue crimped 3) [$/f^{all}$] контролирует зеленый гипокотиль, лепестки очень светло-голубые (светло-голубые в бутоне) со светло-голубыми жилками, сложенные и гофрированные, голубые тычиночные нити, темно-голубые столбики, светло-оранжевые пыльники.

Гены ***s1***, ***sfbs1***, ***pbc1*** и ***pbc3*** неаллельны. Действие гена ***s1*** маскирует проявление генов ***sfbs1*** и ***pbc1***, а действие гена ***sfbs1*** – проявление гена ***pbc1*** (***s1***> ***sfbs1*** > ***pbc1***). Действие гена ***pbc1*** маскирует проявление гена ***pbc3***.

---

[8] В квадратных скобках указан аналог гена по классификации F. Plonka (Dubois, Harborne, 1975, Dubois et al., 1979, Plonka, 1951, 1956, 1971, Plonka et al., 1968).

Таблица 3. Генетический контроль деформации лепестков и желтой окраски семян
Table 3. Genetic control of the deformation of petals and yellow seeds

Скрещивание		Фенотипы гибридов, повторяющих			Расщепление по классам, повторяющим			n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	F_1	P_1	P_2		
гк-2 × гк-136	***s1***	гип[9]. фиол., леп.гол. плоск., т.н.и стб.син., пыльн.гол.,сем.кр.-кор.		гип.зел.,леп.бел. слож. и гофр., т.н. и стб.бел., пыльн.желт., сем.желт.	**3**[10] 36 174		**1** 8 49	**4** 44 223	**3,84** 1,09 1,09
гк-137 × гк-136		гип. зел., леп. бел. слож. и гофр., т.н. и стб.бел., пыльн.желт.			**3** 34 19		**1** 10 7	**4** 44 25	**3,84** 0,12 0,12
		сем.зел.		сем.желт.					
гк-2 × гк-132	***sfbs1***	сем.кр.кор.			**3** 32 148		**1** 8 53	**4** 40 201	**3,84** 0,53 0,20
		гип. фиол., леп.гол.плоск., пыльн.гол.		гип. зел., леп.бел. сл.слож. сл.гофр. пыльн.желт.					
гк-132 × гк-275	***sfbs1 б/н.~ sfbs1-2***	гип. зел., леп., т.н. и стб. бел., пыльн. желт; леп. от оч.сл.слож. и оч.сл.гофр. (гк-275) до сл.слож. и сл.гофр.(гк-132)			Един.				
гк-132 × гк-103	***sfbs1*** ***s1***	гип.фиол., леп.гол., плоск., пыльн.гол., сем.кр.кор.	гип.зел., леп.бел. сл.слож.,сл.гофр. пыльн. желт., сем.кр.кор.	гип.зел. леп.бел., слож., гофр., пыльн.желт., сем.желт.	**9** 128 108	**3** 37 26	**4** 51 38	**16** 216 172	**5,99** 0,82 3,10
F_3(4 семьи) ***sfbs1sfbs1S1s1***			гип.зел.леп.бел, сл.слож,сл.гофр	гип.зел, леп.бел., слож, гофр.		**3** 66	**1** 23	**4** 89	**3,84** 0,00
F_3 (6 семей) ***sfbs1sfbs1S1S1***			гип.зел.,леп.бел сл.слож,сл.гофр			Един.			
F_3 (8 семей) ***- -s1s1***				гип.зел.,леп.бел, слож., гофр.			Един.		
гк-2 × гк-208	***pbc1***	леп.гол.,плоск., пыльн.гол.		леп. оч.оч.св.гол. гофр., пыльн.желт.	**3** 363 167		**1** 127 62	**4** 490 299	**3,84** 0,22 0,59
гк-2 × гк-188	***pbc1***	«		«	117		52	169	3,00
гк-208 × гк-136	***pbc1*** ***s1***	леп.гол., плоск. пыльн.гол.	леп.оч.оч.св.гол. гофр. пыльн.желт.	леп.бел, слож,гофр. пыльн.желт.	**9** 202	**3** 61	**4** 73	**16** 336	**5,99** 2,40
гк-208 × гк-132	***pbc1*** ***sfbs1***	леп.гол., плоск., пыльн.гол.	леп.оч.оч. св.гол., гофр., пыльн.желт.	леп.бел., сл.слож,сл.гофр. пыльн.желт.	**9** 79 160	**3** 25 47	**4** 40 74	**16** 144 281	**5,99** 0,64 0,84

[9] Здесь и далее: обозначения (сокращение подчеркнуто) белая, гипокотиль, голубая, гофрированные, желтая, зеленая, коричневая, крапчатые, красно, лепестки, окраска, оранжевая, очень, плоские, промежуточная, пыльники, пятнистые, растения, реснички, розовая, светло, серая, семена, синяя, складчатые, слабо, сложенные, столбики, темная, тычиночные нити, осветленные, фиолетовая.

[10] Здесь и далее: первая строка – теоретическое расщепление, вторая- прямое скрещивание, третья – обратное; если иначе, п. – прямое, о. – обратное. Жирным шрифтом отмечено **N** и $\chi^2_{теор.}$. $\chi^2_{практ.} > \chi^2_{теор.}$ отмечено курсивом.

Скрещивание		Фенотипы гибридов, повторяющих			Расщепление по классам, повторяющим			n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	F_1	P_1	P_2		
гк-188 ×гк-132	***pbc1 sfbs1***	«	«	«	79 227	29 70	37 104	145 281	0,22 0,51
F_3(2 семьи) ***pbs1 pbs1 SFBS1 sfbs1***			«	«		**3** 28	**1** 6	**4** 34	**3,84** 0,98
гк-2 × гк-288	***pbc1-2***	леп.гол.,плоск. пыльн.гол.		леп.оч.оч.св.гол.«жасмин» пыльн.желт.	**3** 147 113		**1** 51 45	**4** 198 158	**3,84** 0,06 1,06
гк-288 × гк-132	***pbc1-2 sfbs1***	леп.гол., плоск., пыльн.гол.	леп.оч.оч.св. гол. «жасмин» пыльн.желт.	леп.бел. сл.слож, сл.гофр. пыльн.желт.	**9** 189 44	**3** 57 14	**4** 68 14	**16** 314 72	**5,99** 2,33 1,21
гк-288 × гк-208	***pbc1-2 pbc1***	гип. св.фиол., леп. от бел с гол. отт., гофр. (гк-208) до леп.оч.св.гол.,сл.гофр.(«жасмин»).							
гк-2 × гк-53	***pbc3***	сем.кр.кор.			**3** 35 36		**1** 16 8	**4** 51 44	**3,84** 1,10 1,09
		гип. фиол., леп.гол. плоск.,пыльн.гол.		гип.зел., леп.оч.св.гол., слож.,гофр.,пыльн.св.ор.					
гк-208 ×гк-53	***pbc1 pbc3***	гип.фиол., леп.гол., плоск., пыльн.	гип.зел. или св.фиол.,		**9** 169	**4** 82	**3** 57	**16** 308	**5,99** 0,44
			леп.оч.оч.св.гол. гофр, пыльн. желт.	леп.оч.оч.св.гол., слож., гофр, пыльн. св.ор.					
гк-391 ×л-1 (гк-132 × гк-103)	***sfbs1 YSED1 sfbs1 s1***	гип.зел., леп., т.н. и столб. бел. пыльн.желт.			**9** 58 69	**4** 24 19	**3** 28 25	**16** 110 113	**5,99** 3,33 4,18
		леп.сл.сл. и сл. гофр. сем.желт. *(P_1 и F_1)*	леп.сл. и гофр. сем.желт. *(P_2)*	леп.сл.сл. и сл.гофр. сем кор. *(1 новый класс)*					
F_3 2 семьи ***sfbs1sfbs1S1s1 YSED1ysed1***		«	«	«	52	15	24	91	5,41
F_3 2 семьи ***sfbs1sfbs1S1S1 YSED1ysed1***			леп.бел сл.сл. и сл. гофр.			**3** 58	**1** 21	**4** 79	**3,84** 0,11
			сем.желт.	сем кор.					
F_3 2 семьи ***sfbs1sfbs1S1s1***			леп.сл.сл. и сл. гофр.	леп.сл. и гофр.		**3** 76	**1** 15	**4** 91	**3,84** 3,52
гк-159× гк-391	***YSED1 CSB1 sfbs1 YSED1 CSB1***	сем.желт., ресн. есть			**3** 284 461		**1** 79 153	**4** 363 614	**3,84** 2,03 0,00
		гип.фиол.,леп.гол.,плоск. пыльн.гол.		гип.зел., леп. бел. пыльн.желт.					
гк-390 × гк-391	***YSED1 8CSB1 sfbs1 YSED1 CSB1***	«		«	**3** 207 71		**1** 74 27	**4** 281 98	**3,84** 0,27 0,34

Светло-голубые или белые цветки с недеформированными лепестками (см. табл. 4)

Ген ***f*** [=f^e] определяет светло-фиолетовый гипокотиль, очень светло-голубой венчик, белые тычиночные нити и столбики, серые пыльники, семена красно-коричневые с желтым пятном. Образец, несущий этот ген, получен из коллекции Ф. Плонка.

Ген ***wf1*** (white flower 1) [~n^c] имеет неполное доминирование: *wf1wf1* – белые венчик, тычиночные нити и столбики, *WF1wf1* – светло-голубые лепестки, белые тычиночные нити и столбики. В отличие от гена ***n***^{c} у рецессивной гомозиготы по гену ***wf1*** в жаркое лето бутон не становится голубым.

Ген ***dlb1*** (dilution blue 1) [/dl^a] определяет очень светло-голубые, почти белые лепестки с темно-голубыми жилками, осветленные тычиночные нити и столбики.

Ген ***dlb3*** (dilution blue 3) [= e^{11}] имеет серию аллелей: ***dlb3***, ***dlb3-2***, ***dlb3-3*** и ***dlb3-e.*** Они определяют светло-голубой или очень светло-голубой (***dlb3-2***) венчик, голубые (***dlb3-3***), темно-голубые или синие (***dlb3***) жилки, осветленные или белые (***dlb3-3*** и ***dlb3-e***) тычиночные нити и столбики. Линия, гомозиготная по гену ***dlb3-e,*** получена из коллекции T.Tammes с описанным ею геном ***e***. Действие гена ***dlb3*** маскирует проявление генов ***dlb3-3*** и ***dlb3-e***. Расщепление в F_2 показало непрерывный ряд изменчивости по окраске между фенотипами, определяющимися генами ***dlb3*** и ***dlb3-2***.

Ген ***dlb4*** (dilution blue 4) [/dl^a] обусловливает незначительное осветление голубой окраски венчика, темно-голубые жилки, тычиночные нити и столбики.

Ген ***dlb5*** (dilution blue 5) [=$б/н.^5$ /dl^a] обусловливает светло-голубые лепестки с голубыми жилками, белыми тычиночными нитями и столбиками.

Ген ***dlb1*** неаллелен генам ***dlb3, dlb4*** и ***dlb5***. Гены ***dlb1*** и ***dlb3*** наследуются независимо, по типу комплементарного взаимодействия. Гены ***dlb1*** с ***dlb4*** и ***dlb1*** с ***dlb5*** также наследуются независимо, но ген ***dlb1*** маскирует проявление генов ***dlb4*** и ***dlb5***. Взаимодействие генов ***dlb3*** и ***dlb4*** можно трактовать неоднозначно. Нами анализировалось расщепление F_2 в течение четырех сезонов, изучено 1331 потомков, из них 95 имеют окраску дикого типа или немного светлее. То есть можно выдвинуть две гипотезы: $H0_1$ двойной доминантный эпистаз (15 светло-голубой : 1 голубой венчик); $H0_2$ кумулятивная полимерия с внутри- или межгенным кроссинговером ($v_{крс.}$=0,09, расщепление 14,7:1,3), обе – статистически достоверны. Так как у потомков четырех из шести растений F_2 с голубым венчиком было моногенное расщепление, то гипотеза $H0_2$ более вероятна. Потомство других двух растений имело голубые лепестки. Взаимодействие гена ***dlb5*** с генами ***dlb3*** и ***dlb4*** не изучалось.

Ген ***f***^{e} неаллелен генам ***dlb1 - dlb4.*** Взаимодействие генов ***f***^{e} и ***dlb1*** по типу комплементарного, т. е. в генотипе ***f***^{e}***dlb1*** лепестки становятся почти белыми (как у ***dlb1***), жилки очень светло-голубыми, тычиночные нити и столбики белыми, пыльники серыми, семена пятнистыми (как у ***f***^{e}). Ген ***f***^{e} маскирует проявление генов ***dlb3*** и ***dlb4***.

[11] Ген по классификации T. Tammes (Tammes, 1912, 1928, 1930).

Таблица 4. Генетический контроль белой и светло-голубой окраски венчика, тычиночных нитей и столбиков, светло-оранжевого цвета пыльников и хлорофильной окраски растения

Table 4. Genetic control of white and light blue color of corolla, filaments and style, pale orange anthers and chlorophyll colour of the plant

Скрещивание		Фенотипы гибридов, повторяющих				Расщепление по классам, повторяющим					n	χ^2
линии	*гены*	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новым			
гк-2 × гк-109	*wf1*	леп.св.гол., т.н.,стб.бел	леп.гол., т.н.,стб.син	леп.бел., т.н., стб.бел.		**2** 95 16	**1** 52 7	**1** 44 8			**4** 191 31	**5,99** 0,68 0,09
гк-2 × гк-124	*fe dlb4*	гип.фиол., леп.гол., жилки син., т.н. и стб.син., пыльн.гол., сем.кр.-кор.		гип.св.фиол., леп.оч. св.гол., жилки св.гол., т.н.и стб. бел., пыльн. сер.,сем.кр.-кор., пятн.	гип.фиол., леп.светлее гол., жилки т.гол.,т.н. и стб.т.гол., пыльн. гол.,сем.кр.-кор.	**9** 26 59		**4** 16 32	**3** 5 18		**16** 47 109	**5,99** 3,19 1,21
гк-2 × гк-65	*ora1*	леп.гол.,т.н. и стб.син., пыльн.гол. сем.кр.-кор.		леп.гол., т.н.и стб. гол. пыльн.св.ор. сем.кр.-кор. крапч.		**3** 22 41		**1** 8 12			**4** 30 53	**3,84** 0,04 0,16
гк-65 × гк-124	*ora1 f*	леп.гол., т.н, стб.син,пыльн. гол.сем.кр.кор	леп.гол.,т.н.,стб.син., пыльн. св.ор., сем. кр.кор., крапч.	леп.оч.св.гол., т.н. и стб.осв., пыльн.сер., сем. кр.кор.,пятн.	леп.оч.св.гол., т.н. и стб. бел., пыльн.св.ор., сем.кр.кор.,пятн.и крапч.	**9** 72 75	**3** 31 24	**3** 19 23	**1** 11 5		**16** 133 127	**7,81** 3,86 1,30
гк-2 × гк-1	*dlb1, ora2, dlb6?*	сем.кр.кор.				**9** 87 72 62		**1** 11 19 1	**3** 34 32 22	**3** 29 33 22	**16** п.107 о.161 о.156	**7,81** 5,27 0,39 *12,31*
		леп.гол.(P_1 и F_1), или немного светлее, т.н. и стб.син., пыльн.гол.		леп.оч.оч.св.гол., т.н. и стб.осв., пыльн.св.ор.	леп.гол., т.н.и стб.син., пыльн.св.ор. / леп.оч.оч.св.гол., т.н.стб.осв. пыльн.гол.							
гк-1 × гк-65	*ora2 ora1*	пыльн.св.ор. сем.кр.кор.		пыльн.св.ор. сем.кр.кор.крапч.	пыльн.гол. сем.кр.кор.	**7** 70 121		**4** 41 92	**5** 43 83		**16** 154 296	**5,99** 0,81 5,91
F_3 (3 семьи) *ORA1ora1 ORA2ORA2*		**пыльн.гол. сем.кр.кор.**		пыльн.св.ор. сем.кр.кор.крапч.	пыльн.св.ор., сем.кр.кор.	**3** 83		**1** 30	**0 примесь** 9		**4** 113	**3,84** 0,14
гк-2 × гк-32	*dlb3*	леп.гол., т.н. и стб. син.		леп.св.гол., т.н. и стб. осветл.		**3** 130 63		**1** 44 20			**4** 174 83	**3,84** 0,01 0,04
гк-65 × гк-121	*ora1, sps1 rs1*	пыльн.гол., сем кр.-кор	пыльн. св.ор., сем.кр-кор,крапч	пыльн. гол., сем св.ж.-кор.	пыльн. св.ор., сем.св.ж.-кор. / пыльн. св.ор., сем кр.кор.	**36** 177 226	**3** 13 21	**12** 56 89	**4** 18 29	**9** 32 66	**64** 296 431	**9,49** 2,96 2,61

Продолжение табл. 4.

Скрещивание		Фенотипы гибридов, повторяющих					Расщепление по классам, повторяющим					n	χ^2
линии	*гены*	F_1	P_1	P_2	новые		F_1	P_1	P_2	новым			
гк-2 × гк-172	***dlb3-2 FP1***	леп.гол. складч., т.н.,стб.син.	леп.гол. плоск., т.н.,стб.син.	леп.оч.св.гол., складч., т.н.,стб. осветл.	леп.оч.св.гол., плоск., т.н.,стб.осветл.		**9** п. 85 п. 59 п. 53 о.128	**3** 43 34 22 45	**3** 33 28 23 38	**1** 6 5 4 16		**16** п.167 п.126 п.102 о.227	**7,81** 7,19 *8,41* 2,44 0,86
гк-2 × гк-210	***ygp1 dlb3***	раст.зел., леп.гол.или светлее, т.н.и стб.син.		раст.ж.-зел., леп.св.гол., т.н.и стб. бел. или св.гол.	раст.ж.-зел., леп. гол.или светлее, т.н.и стб.син.	раст.зел.,леп. св.гол. т.н. стб. бел.или св.гол.	**9** 298		**1** 41	**3** 88	**3** 104	**16** 531	**7,81** 3,38
гк-32 × гк-210	***dlb3***	леп.св.гол., т.н.и стб.бел. или осветл.					**3** 119		**1** 49			**4** 168	**3,84** 1,56
	ygp1 dlb3	раст.зел.		раст. ж.-зел.			152		50			202	0,01
гк-2 × гк-199	***dlb3-e ora3***	леп.гол, т.н.и стб. син., пыльн.гол.		леп.св.гол, т.н.и стб.бел. или св.гол. пыльн.св.ор.	леп.гол, т.н.и стб. син., пыльн.св.ор.	леп.св.гол,т.н.и стб.бел., св.гол. пыльн.син	**9** 88		**1** 11	**3** 34	**3** 26	**16** 159	**7,81** 1,21
гк-32 × гк-210	***dlb3***	леп.св.гол.					**9** 65		**1** 9	**3** 26	**3** 16	**16** 116	**7,81** 2,77
	dlb3-e ora3	жилки син., т.н., стб. осв., пыльн.гол.		жилки т.гол.,т.н., стб. бел. пыльн.св.ор.	жилки син.,т.н., стб. осв., пыльн.св.ор.	жилки т.гол., т.н.,стб.бел., пыльн.гол.	51		8	12	13	82	4,11
гк-1 × гк-172	***dlb1 dlb3-2***	леп.гол., жилки син., т.н.стб.син.	леп.о.о.св.гол. жилки т.гол, т.н.и стб.осветл.	леп.оч.св.гол., жилки т.гол.., т.н.,стб. осветл.			**9** 210 204	**4** 92 98	**3** 92 77			**16** 394 379	**5,99** 5,49 1,00
гк-1 × гк-32	***dlb1 dlb6? dlb3***	леп.гол.или светлее, жилки син,т.н.стб.син	леп.оч.оч.св. гол., жилки т.гол, т.н.и стб.осветл.	леп.св.гол., жилки син., т.н. и стб.осветл.	леп.св.гол., жилки син., т.н и стб.бел.	леп.оч.оч.св. гол., жилки св.гол, т.н.и стб.осветл.	**27** 82 181	**13** 44 113	**12** 45 84	**9** 29 69	**13** 15 21	**64** 215 468	**9,49** 3,84 5,11
гк-1 × гк-124	***dlb1 fe dlb4***	леп.гол., жилки син, т.н.и стб.син, сем.кр-кор.	леп.о.о.св.гол. жилки т.гол , т.н.и стб.освет сем.кр-кор.	леп.оч.св.гол. жилки св.гол., т.н.и стб.бел., сем. кр-кор., пятн.	леп. св.гол. жилки т.гол., т.н.и стб.освет. сем.кр-кор.	леп.о.оч.св.гол жилки оч.св. гол т.н.и стб. бел., сем.кр-кор, пятн.	**27** 110 109	**12** 58 49	**12** 48 61	**9** 41 29	**12** 20 13	**64** 277 261	**9,49** 1,93 5,27
F_3 (3 семьи) ***dlb1dlb1 $F^e f$***		**леп.оч.оч.св.гол., жилки т.гол., т.н. и стб.осветл., сем.кр.-кор.**			леп.оч.оч.св.гол.жилки оч.св.гол. т.н.и стб. бел.,сем.кр.-кор,пятн.		**3** 74		**1** 24			**4** 100	**3,84** 0,05
F_3 (1 семья) ***dlb1dlb1f f***		**леп.оч.оч.св.гол., жилки т.гол., т.н.и стб.осветл., сем.кр-кор.**					Единообр.						

Окончание табл. 4.

Скрещивание		Фенотипы гибридов, повторяющих					Расщепление по классам, повторяющим				n	χ^2
линии	*гены*	F_1	P_1	P_2	новые		F_1	P_1	P_2	новым		
F_3 (8 семей)	***DLB1dlb1ff***	**леп.оч.св.гол., жилки св.гол., т.н.и стб.бел., сем.кр-кор., пятн.**			леп.о.оч.св.гол.,жилки оч.св.гол., т.н.и стб. бел., сем.кр.-кор.,пятн.		**3** 160	**1** 55			**4** 215	**3,84** 0,04
F_3 (2семьи)	***DLB1DLB1ff***	**леп.оч.св.гол., жилки св.гол., т.н.и стб.бел., сем.кр-кор, пятн.**					Единообр.					
F_3(3семьи)	***dlb1dlb1f^{e}f^e***	**леп.оч.оч.св.гол., жилки оч.св.гол., т.н.и стб. бел., сем.кр-кор,пятн.**					Единообр.					
гк-1 × гк-278	***dlb1, ora2 б/н.= dlb5 б/н= ora2***	пыльн.св.ор.	леп.гол., жилки син., т.н.и стб.син.	леп.о.о.св.гол. жилки т.гол, т.н. и стб. осветл.или бел.	леп.св.гол., жилки гол., т.н.и стб. бел.	леп. светлее гол., жилки гол., т.н.и стб. осветл.	леп.св.гол., жилки гол., т.н.и стб.бел. с гол отт	**27** 49	**16** 34	**3** 6	**9** 17	**9** 21	**64** 127	**9,49** 1,14
гк-32× гк-83	***dlb3*** ***dlb3-3***	леп.св.гол.	т.н. и стб.осветл.	т.н. и стб.бел.			**3** 157 169		**1** 40 55			**4** 197 244	**3,84** 2,31 0,02
гк-32× гк-172	***dlb3*** ***dlb3-2***	Непрерывный ряд изменчивости окраски лепестков от св. гол. (гк-32) до оч. св. гол. (гк-172), т.н. и стб. осветл.					Единообр.					
гк-32 × гк-124	***dlb3*** ***f^e*** ***dlb4***	леп.св.гол.,жилки гол., пыльн.гол.		леп.оч.св.гол., жилки св.гол.,пыльн.сер.	леп.гол.или светлее, жилки т.гол.пыльн.гол.	**$H0_1/H0_2$**	**45/ 44** 562 674		**16/16** 191 236	**3/4** 42 53		**64/64** 795 963	**5,99** 0,92/ 2,05 1,48/ 1,28
F_3 (6 семей)		**леп.св.гол., жилки гол.**		леп.гол.или светлее, жилки син.или т.гол.		**$H0_1/H0_2$**	**15/14,7** 101		**1/1,3** 10			**16/16** 111	**3,84** 1,44/ 0,12
F_3 (2 семьи)		**леп.гол.или светлее, жилки син.или т.гол.**					Единообр.					
F_3 (4 семьи)			**леп.гол.или светлее, жилки син.или т.гол.**		леп.св.гол., жилки гол.		**3** 66		**1** 28			**4** 94	**3,84** 1,15
F_3 (10 семей)		**леп.св.гол., жилки гол.**											
F_3 (2 семьи)		**леп.св.гол., жилки гол.**			леп.гол.или светлее, жилки син.или т.гол.		**3** 38		**1** 13			**4** 51	**3,84** 0,01
F_3(3семьи)	***f^{e}f^e***	**леп.оч.св.гол. жилки св.гол.**					Единообр.					
гк-172 ×гк124	***dlb3-2*** ***f^e dlb4***	леп.оч.св.гол. или св.гол., жилки гол., пыльн.гол.		леп.оч.св.гол., жилки св.гол.,пыльн.сер.	леп.гол., жилки син, т.гол., пыльн.гол.	**$H0_1/H0_2$**	**45/ 44** о.147		**16/16** 57	**3/4** 17		**64/64** 221	**5,99** 4,77/0,90
гк-2 × гк-54	***waf1***	леп.гол., т.н.син.		леп.гол., т.н.бел.			**3** 39 30		**1** 10 11			**4** 49 41	**3,84** 0,55 0,57

Розовые цветки с оранжевыми пыльниками (см. табл. 5)

Ген ***pf1*** (pink flower 1) [$\sim a^d$] контролирует розовые лепестки, светло-оранжевые пыльники, светло-голубые тычиночные нити и столбики, темно-желто-коричневые семена. В отличие от гена ***pf1-a^d*** и не названного гена из коллекции УкрНИИМК семена не меняют окраску от желтой до темно-желто-коричневой.

Ген ***RPF1*** (Reduced Pink Flower 1) [= l^r] не имеет самостоятельного действия. Ослабляет розовую окраску лепестков и голубую – тычиночных нитей в гомозиготе по гену *pf1*.

Таблица 5. Генетический контроль розовой окраски венчика
Table 5. Genetic control of the pink colour of corolla

Скрещивание		Фенотипы гибридов, повторяющих				Расщепление по классам, повторяющим				n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые	F_1	P_1	P_2	новые		
гк-2 × гк-141	***pf1, RPF1***	леп.гол.,пыльн.гол., сем.кр.-кор.		леп.роз., пыльн.св.ор. сем.т.ж.-кор.	леп.св. роз., пыльн.св.ор. сем.т.ж.-кор.	**12** 246 183		**1** 22 12	**3** 66 45	**16** 334 240	**5,99** 0,32 0,65
гк-2 × гк-143	***a^d l^r***	леп.гол., пыльн.гол., сем.кр.-кор.		леп.роз., пыльн. св.ор., сем. от желт, ж.-кор. (гк-143) до т.ж.-кор.	леп.св.роз., пыльн. св.ор., сем.от желт, до т.ж.-кор.	**12** 127 128		**1** 6 15	**3** 42 31	**16** 175 174	**5,99** 4,94 1,07
гк-2 × гк-129	***a^d l^r yspf1***	леп.гол., пыльн.гол., сем.кр.-кор.		леп. роз., пыльн. св. ор., сем. от желт.(гк-129) до т.желт.	леп.роз., пыльн. св.ор., сем. от ж.-кор. до т.ж.-кор.	**12** 140 67		**1** 11 3	**3** 32 13	**16** 183 83	**5,99** 0,23 1,71
гк-121 × гк-129	***rs1 a^d~ pf1 yspf1***	леп. не роз., пыльн. гол., сем. кр.-кор.	леп. не роз., пыльн. гол., сем. св.ж.-кор.	леп. роз., пыльн. св. ор., сем. от желт.(гк-129) до т.желт.	леп.роз., пыльн. св.ор., сем. от ж.-кор. до т.ж.-кор.	**36** 15 144	**12** 2 47	**4** 3 16	**12** 3 39	**64** 23 246	**7,81** 3,67 1,37
гк-121 × гк-273	***rs1 б.н.~ pf1 yspf1***	леп. не роз., пыльн. гол., сем. кр.-кор.	леп. не роз., пыльн. гол., сем. св.ж.-кор.	леп. роз., пыльн. св. ор., сем. от желт.(гк-273) до т.желт.	леп.роз., пыльн. св.ор., сем. от ж.-кор. до т.ж.-кор.	**36** 84	**12** 28	**4** 6	**12** 34	**64** 152	**7,81** 2,31
гк-129 × гк-141	***a^d, L^r pf1, rpf1***	пыльн.св.ор.				**3**		**1**		**4**	**3,84**
		леп.св.роз.		леп.роз.		12		4		16	0,00
гк-141 × гк-143	***pf1, rpf1 a^d, l^r***	леп.роз., пыльн.св.ор., сем. от желт., желто-кор. (гк-143, F_1), т.ж.кор. (гк-141), до почти черных				Непрерывный ряд изменчивости					
гк-275 × гк-141	***б/н. pf1, rpf1***	пыльн.св.ор.				**3**		**1**		**4**	**3,84**
		леп.св.роз., сем. от желт.(гк-275), ж.-кор. (F_1), до т.ж.-кор.		леп.роз., сем. от желт. до т.ж.-кор. (гк-141)		129		32		161	2,25
гк-141 × гк-65	***pf1, RPF1 ora1***	леп.гол., пыльн.гол., сем.кр.кор.	леп.роз., пыльн.св.ор сем.т.ж.кор	леп.гол., пыльн.св.ор., сем.кр.кор.крапч.	леп.св.роз., пыльн.св.ор., сем.т.ж.кор.	**9** 230 232	**1** 22 25	**3** 88 92	**3** 65 65	**16** 405 414	**7,81** 3,94 4,74

Ген ***yspf1*** (yellow seeds after pink flower) [-] не имеет самостоятельного действия. Обусловливает желтую или темно-желтую окраску семян у гомозигот по гену ***pf1-a^d*** или по неназванному гену розовоцветковости из коллекции УкрНИИМК. Ген имеет варьирующую экспрессивность, что влияет на оттенок семян, которые могут быть как желтыми и темно-желтыми (yspf1), так и пятнистыми, желто-коричневыми и темно-желто-коричневыми (YSPF1).

Оранжевые пыльники (см. табл. 4)

Ген ***ora1*** (orange anthers 1) [-] обусловливает светло-оранжевые пыльники, ослабление окраски жилок лепестков, тычиночных нитей и столбиков, желтую крапчатость у красно-коричневых семян. Комплементарное действие с геном ***f^e*** в семенах, которые становятся пятнистыми и крапчатыми.

Ген ***SPS1*** (speckled seeds 1) [-] ингибирует крапчатость семян в гомозиготе по гену *ora1*.

Ген ***ora2*** (orange anthers 2) [/a^h] контролирует светло-оранжевый цвет пыльников, не влияет на другие части цветка и семена. F_2 теста на аллелизм опроверг гипотезу об аллельности с геном *ora1* (F_1 пыльники светло-оранжевые, семена однотонные). Расщепление соответствовало кумулятивной полимерии 5:7:4, где 4 или 3 доминантные аллели обусловливают голубые пыльники и однотонные семена, 2 рецессивные аллели разных генов или рецессивная гомозигота по гену *ora2* обусловливают светло-оранжевые пыльники и однотонные семена, а гомозигота по гену *ora1* – светло-оранжевые пыльники и крапчатые семена. F_3 теста на аллелизм не опроверг эту гипотезу, но заставил задуматься, так как в каждой из трех семей потомков гибрида с голубыми пыльниками, помимо растений с голубыми пыльниками и оранжевыми пыльниками и крапчатыми семенами выщеплялось по 3 растения с оранжевыми пыльниками и однотонными семенами, что возможно при переопылении (F_2 выращивалось без изоляции) или при неполной пенетрантности. Потомки пяти растений F_2 со светло-оранжевыми пыльниками и однотонными (3 семьи) или крапчатыми (2 семьи) семенами не дали расщепления.

Ген ***ora3*** (orange anthers 3) [/a^h] обусловливает светло-оранжевый цвет пыльников, не влияет на другие части цветка и семена. Тест на аллелизм с геном ***ora2*** не проводился.

Фиолетовые или синие цветки (см. табл. 6 и 7)

Ген ***sfc1*** (strengthened flower colors 1) [≠ n^f] усиливает окраску лепестков с голубой до сине-фиолетовой. В гомозиготе по гену *pf1* розовая окраска лепестков изменяется на темно-розовую.

Ген ***sfc2*** (strengthened flower colors 2) [/ n^f] усиливает окраску лепестков с голубой до красно-фиолетовой, немного более светлой и красной, чем *sfc1*.

Ген ***sfc3*** (strengthened flower colors 3) [≡ n^f] усиливает окраску лепестков с голубой до красно-фиолетовой. Ген ***sfc3*** с неполным доминированием, в гетерозиготе лепестки голубые с фиолетовым оттенком. Известны две рецессивные аллели ***sfc3*** и ***sfc3-2***, ***sfc3-2*** контролирует более красный оттенок, часто тычиночные нити и столбики тоже фиолетовые.

Ген ***sfc5*** (strengthened flower colors 5) [-] меняет окраску лепестков с голубой на синюю.

Ген ***sfc1*** не аллелен генам ***sfc2*** и ***sfc3***. Ген ***sfc3*** маскирует проявление гена ***sfc1***. Взаимодействие гена ***sfc5*** с другими не изучалась.

Ген ***svf1*** (star violet flower 1) [-] делает сложенными и гофрированными фиолетовые лепестки генотипа *sfc2*. В пяти из восьми семей F_2 обнаружено сцепление 30сМ между генами *svf1* и *sfc2*. Для трех семей наследование этих генов независимое.

Таблица 6. Генетический контроль фиолетовой окраски венчика, наличия ресничек на ложной перегородке коробочки и цвета семян.
Table 6. Genetic control of violet colour of corolla, controls the formation of cilia on the Septa of the Boll and colors of seeds.

Скрещивание		Фенотипы гибридов, повторяющих								Расщепление по классам,повторяющим						n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые					F_1	P_1	P_2	новые				
гк-2 × гк-121	***sfc1, rs1***	леп.гол., сем.кр.-кор.		леп.син.-фиол., сем.св. ж.-кор.	леп.гол., сем.св.ж.-кор		леп.син.-фиол., сем.кр.-кор.			**9** 73 184		**1** 12 22	**3** 28 52		**3** 20 57	**16** 133 315	**7,81** 3,04 1,44
гк-2 × гк-123	***sfc3=*** n^f	леп.гол.(гк-2) или гол. с фиол. отт. (F1)		леп. кр.-фиол.	леп. син.-фиол.					**9** 123 85		**4** 59 36	**3** 40 24			**16** 222 145	**5,99** 0,31 0,52
гк-123 × гк-121	n^f**=** ***sfc3 sfc1***	леп. кр.-фиол.		леп. син.-фиол.						**3** 62 106		**1** 21 37				**4** 83 143	**3,84** 0,00 0,06
гк-122 × гк-121	n^f**=*sfc3*** ***sfc1***	«		«						**3** 149 101		**1** 64 36				**4** 213 137	**3,84** 2,89 0,12
гк-2 × гк-100	***sfc2, svf1***	леп.гол. плоск.		леп.кр.фиол. слож., гофр.	леп.кр.фиол. плоск.				**$H0_1$/$H0_2$** п.(2 семьи) о.(3 семьи) о.(3 семьи)	**12/12** 202 220 435		**1/1,96** 29 38 106	**3/2,04** 33 48 40			**16/16** 264 306 581	**5,99** *15,05*/0,44 *20,55*/2,47 0,45/ *27,41*
гк-121 × гк-100	***sfc1*** ***sfc2*** ***svf1***	леп.син. фиол. с гол.отт., плоск.	леп. син.-фиол., плоск.	леп.син.-фиол., слож. и гофр.						**9** 112 73	**3** 44 34	**4** 53 39				**16** 209 146	**5,99** *0,86* *2,78*
гк-2 × гк-174	***sfc5***	леп.гол.		леп.син.						**3** 117 194		**1** 37 62				**4** 154 256	**3,84** 0,08 0,08
гк-159 × гк-2	***CSB1*** ***YSED1***	ресн.есть, сем. желт.		ресн.нет, сем. кр.-кор.	ресн.есть, сем. кр.-кор.		ресн.нет, сем. желт.			**9** 180 223		**1** 19 21	**3** 56 63		**3** 54 71	**16** 309 378	**7,81** 0,56 1,67
гк-159 ×гк-121	***YSED1*** ***sfc1 rs1***	леп.гол., сем.желт.		леп.син-фиол., сем. св.-ж.-кор.	леп.гол. сем. кр.-кор.	леп.гол. сем.св.-ж.-кор.	леп.син.-фиол., сем.желт.	леп.син.-фиол., сем.кр.кор		**36** 227 53		**1** 2 0	**9** 51 15	**3** 14 4	**12** 75 11	**3** 18 3	**64** 387 86	**11,1** 4,35 4,38
F_3 (2семьи) ***rs1*** ***rs1YSED1ysed1***		**сем. желт.**		сем. св.ж.кор.						**3** 54		**1** 14				**4** 68	**3,84** 0,71
гк-121 ×гк-141	***sfc1,rs1*** ***pf1,*** ***RPF1***	леп. гол., пыльн.гол., сем. кр.кор.	леп.фиол., пыльн.гол., сем.св.ж.-кор	леп.роз., пыльн. св.ор., сем.т.ж.-кор.	леп.гол., пыльн. гол., сем.св.ж.-кор.		леп.фиол., пыльн.гол., сем. кр.кор.		леп.т.роз. пыльн.св.ор. сем.т.ж.кор.	**27** 314 155		**3** 42 13	**12** 129 69	**9** 89 58	**9** 92 51	**4** 49 26	**64** 715 372	**11,1** 5,33 2,12

Таблица 7. Генетический контроль зеленой окраски гипокотиля, фиолетовой окраски венчика, наличия ресничек на ложной перегородке коробочки, и цвета семян

Table 7. Genetic control of violet colour of corolla, controls the formation of cilia on the Septa of the Boll and colors of seeds.

Скрещивание		Фенотипы гибридов, повторяющих									Расщепление по классам, повторяющим										n	χ^2
линии	гены	F_1	P_1	P_2	новые						F_1	P_1	P_2	новые								
гк-2 × гк-173	*sgh1* *sfc3-2* *CSB1* *ysed2*	гип. фиол., леп. от гол. (гк-2), гол.с фиол. отт. (F1) до син-фиол. сем.кр.кор.		гип.зел., леп. кр. фиол. сем. желт.	гип.фиол., леп. от гол. до син-фиол. сем.желт	гип.фиол леп.кр. фиол., сем. кр.кор.	гип. фиол., леп.кр. фиол. сем. желт.	гип. зел., леп. от гол. до син.-фиол. сем.кр.кор	гип.зел., леп. от гол. до син.-фиол. сем.желт	гип. зел., леп. кр. фиол.сем. желт.	**27** 40 61	**1** 1 3		**9** 22 22	**9** 16 24	**3** 3 13	**9** 10 21	**3** 6 7	**3** 7 11	**64** 105 162	**14,1** 7,72 6,53
гк-123 × гк-173	n^f= *sfc3* *sgh1*	гип. фиол.		гип.зел.							**3** 187 282	**1** 52 97									**4** 239 379	**3,84** 0,07 0,26
	sfc3-2	леп. кр.-фиол.									**9** 150 158	**3** 63 46		**3** 61 59			**1** 19 17				**16** 293 280	**7,81** 3,21 1,63
	CSB1 *ysed2*	ресн. есть, сем.кр.кор	ресн. нет, сем.кр.кор	ресн.есть, сем. желт.	ресн.нет, сем.желт.																	
гк-121 × гк-173	*sfc1* *rs1* *sgh1*	гип.фиол.		гип.зел.							**3** 78 103	**1** 27 22									**4** 105 125	**3,84** 0,03 3,65
	sfc3-2	леп.кр.	леп.син.	леп.кр.-фиол., сем. желт.	леп.кр.-фиол., сем.св.-ж.-кор.		леп.син.-фиол., сем.кр.-кор.		леп.син.-фиол. сем. желт.		**27** **3** 32 4 55 4	**12** 19 24		**9** 10 9	**9** 11 23		**4** 39 9				**64** 79 124	**11,1** 2,13 6,79
	CSB1 *ysed2*	фиол. сем.кр.кор	фиол., сем.св.ж.кор																			
F_3(3 семьи) ***SGH1sgh1***		**гип.фиол.**		гип.зел.							**3** 92	**1** 30									**4** 122	**3,84** 0,01
F_3(3 семьи) ***SGH1SGH1***		**гип.фиол.**									Единообр.											
F_3(11 семей) ***sgh1sgh1***		**гип.зел.**									Единообр.											
гк-159 × гк-173	*CSB1, YSED 1*	гип.фиол.		гип.зел.							**3** 74 88	**1** 25 29									**4** 99 117	**3,84** 0,00 0,00
	sfc3-2	ресн.есть									**39** 86 96	**13** 23 13		**9** 16 30			**3** 5 6				**64** 130 145	**7,81** 1,50 3,44
	CSB1 *ysed2*	леп.от гол. (гк-159), гол.с фиол.отт. (F1) до син.-фиол. сем.желт.		леп.кр.-фиол., сем. желт.	леп. от гол. до син.-фиол., сем. кр.кор.			леп. кр.-фиол. сем.кр.кор														

Желтые или светло-желто-коричневые семена (см. табл. 3, 6, 7)

Доминантный ген ***YSED1*** (Yellow Seed 1) [=Y1[12], */YSED18*[13]] ответствен за желтую окраску семян.

Рецессивный ген ***ysed2*** (yellow seed 2) [$/r^m$ /ysed22[13]] также определяет желтую окраску семян, но более темную, чем в генотипе ***YSED1***.

Ген ***rs1*** (reduced (color of) seeds 1) [$/r^m$] определяет светло-желто-коричневую окраску семян.

Гены ***YSED1***, ***ysed2*** и ***rs1*** неаллельны. Действие гена ***YSED1*** маскирует проявление генов ***ysed2*** и ***rs1***, а действие гена ***ysed2*** – проявление гена ***rs1*** (***YSED1> ysed2> rs1***).

Реснички на ложной перегородке коробочки (см. табл. 6)

Ген ***CSB1*** (Ciliated Septa of the Boll) [*/Ha, /S*][14] контролирует образование ресничек на ложной перегородке коробочки.

Зеленый гипокотиль (см. табл. 7)

Ген ***sgh1*** (sunburn green hypocotyle) [-] определяет зеленую окраску гипокотиля, темнеющую до светло-фиолетовой через несколько дней после всходов.

Складчатость лепестков (см. табл. 4)

Ген ***FP1*** (Folded Petals 1) [-] – доминантный, контролирует продольную складчатость лепестков.

Белые тычиночные нити (см. табл. 4)

Ген ***waf1*** (white anther filaments 1) [$/f^k$] обусловливает белые тычиночные нити и незначительное ослабление окраски жилок лепестков и столбиков.

Нарушение хлорофильной окраски растения (см. табл. 4; 8)

Ген ***ygp1*** (yellow green plant 1) [*/yg*[15]] контролирует желто-зеленую окраску растущего растения.

Гены ***zeb1*** и ***zeb2?*** (zebrine white green plant 1) [*/sl1, sl2*[16]] обусловливают повышенную светочувствительность, что при ярком освещении приводит к карликовости, белой, со следами некроза, окраске растущих стебля и листьев. В таких условиях растения гибнут до цветения. При затенении размер растения незначительно увеличивается, появляется зеленая окраска стебля, у листьев – окраска *zebrina*, т. е. чередование продольных белых и зеленых полос. Цветки деформированные, мелкие, ярко-фиолетовые, площадь пластинки лепестка сокращена, тогда как число жилок не меняется; тычиночные нити и столбики синие. Коробочек практически не завязывается или появляются мелкие, сплюснутые. Семена мелкие, красно-коричневые, щуплые, 1–3 вместо 10 в коробочке. До цветения доживает только 72%, а до созревания – только 44% рецессивных гомозигот, тогда как «дикого типа» более 90%. При сильном затенении растение вырастает нормального размера, остаются только единичные белые полосы на листьях, цветок, коробочки и семена дикого типа.

Из-за пониженной жизнеспособности трудно определить расщепление. Так при умеренном затенении оно 9 «дикий тип» : 1 *zebrina* (летальность гомозигот по одному из

---

[12] ***Y1*** – ген по классификации Popescu & Marinescu (Popescu, Marinescu, 1996).

[13] Ген по классификации Rowland &Wilen (Rowland,Wilen, 1998).

[14] Ген ***Ha*** – по классификации Keijzer&Metz (Keijzer, Metz, 1993); ген ***S*** – по классификации Knowles цит. по (Beard, 1962).

[15] Ген по классификации Compstock (цит. по: Keijzer, Metz, 1993).

[16] Гены по классификации Knowles (цит. по: Beard, 1962).

генов), по мере созревания, оно становится 15 : 1 (некумулятивная полимерия). Расщепление в F_3 подтверждает гипотезу 15 : 1, так как появляются семьи с расщеплением 3 : 1, но окончательно не опровергает гипотезу 9 : 1. С другой стороны, нельзя исключить гипотезу о моногенном контроле и пониженной жизнеспособности рецессивных гомозигот. В ее пользу говорит факт получения родительской линии как спонтанной мутации у линии ~ 25 поколения инбридинга. Возможно колебание расщепления в F_2 из-за случайной гибели рецессивных гомозигот, а в F_3 отобрались генотипы с адаптированным генетическим окружением.

Таблица 8. Генетический контроль хлорофильной (*zebrina*) окраски растения
Table 8. Genetic control of chlorophyll (zebrina) colour of the plant

♀; Число семей	Стадия развития	Фенотипы гибридов, повторяющих			n	Модель расщепления, χ^2		
		раст. зел.	**раст. *zebrina***			**3:1**	**15:1**	**9:1**
F_2 ♀ гк-121 (раст. зел) × ♀ гк-281 (раст. *zebrina*, гены *zeb1* и *zeb2?*); F_1 раст.зел.								
гк-121; 1	«Елочка»	311	36		347	39,59	10,08	**0,05**
	Цветение	282	26		308	45,04	**2,52**	**0,83**
	Созревание	281	18		299	57,45	**0,03**	5,26
гк-281; 1	«Елочка»	562	50		612	92,45	**3,85**	**2,28**
	Цветение	517	36		553	100,8	**0,06**	7,48
	Созревание	504	22		526	121,8	**3,84**	19,78
Расщепление в F_3; F_2 – раст.зел.								
гк-121; 6	«Елочка»	283	20		303	54,71	**0,06**	**3,89**
гк-121; 1		60	12		72	**2,67**	13,33	**3,56**
гк-281; 3		120	27		147	**3,45**	36,84	11,44
гк-121;2,гк-281;7		все						
Наличие расщепления		**есть расщ.**		**един.**		**2:1**	**8:7**	**5:4**
гк-121;9, гк-281;10	«Елочка»	10		9	19	1,68	0,00	0,07
		расщ. 15:1	**расщ. 3:1**	**един.**		**4:4:7**		
		6	4	9	19	0,39		
F_2♀гк-210 (раст. ж.-зел., ген *ygp1*)×♂[гк-281×гк-121] (раст.*zebrina*, гены *zeb1* и *zeb2?*);F_1 раст.зел.								
		раст. зел.	**раст. ж.-зел.**	**раст. *zebrina***		**9:3:4**	**45:15:4**	**27:9:4**
гк-210; 3	«Елочка»	80	23	26	129	**2,03**	42,90	15,13
гк-210; 3		229	80	29	338	48,76	**3,26**	**0,89**
гк-210; 4		305	108	39	452	64,97	**4,65**	**1,24**
гк-210; 1		113	36	29	178	7,26	30,69	7,88
		раст. зел. или ж.-зел.		**раст. *zebrina***		**3:1**	**15:1**	**9:1**
гк-210; 3	«Елочка»	103		26	129	**1,61**	42,57	14,78
гк-210; 3		309		29	338	48,60	**3,13**	**0,76**

♀; Число семей	Стадия развития	Фенотипы гибридов, повторяющих		n	Модель расщепления, χ^2		
		раст. зел.	раст. *zebrina*		3:1	15:1	9:1
гк-210; 4		413	39	452	64,61	4,36	**0,94**
гк-210; 1		149	29	178	7,20	30,64	7,83
Расщепление в F_3 (F_2 раст. ж.-зел.)							
		ж.-зел.	**раст. *zebrina***				
раст. *zebrina*; 3	«Елочка»		все				
раст.ж.-зел.; 1		35	2	37	7,58	**0,05**	**0,87**
раст.ж.-зел.; 3		все					
Расщепление в F_4 (F_3 раст. ж.-зел.); в семье F_3 было расщепление							
раст.ж.-зел.; 1	«Елочка»	все					
раст.ж.-зел.; 1	«Елочка»	103	39	133	**0,42**	60,36	23,20
	Цветение	93	8	101	15,71	**0,48**	**0,49**
раст.ж.-зел.; 1	«Елочка»	148	42	190	**0,85**	81,52	30,94
	Цветение	110	2	112	32,19	**3,81**	8,40

Проводили тест на аллелизм между генами ***ygp1*** и ***zeb1, 2.*** Для этого в качестве отцовской линии использовали гибрид F_4 гк-281 × гк-121, с большей жизнеспособностью, чем гк-281. Установлено, что гены ***zeb1*** и ***zeb2*** неаллельны гену ***ygp1.*** Действие генов ***zeb1*** и ***zeb2*** маскирует проявление гена ***ygp1***. Нами было проанализировано 11 семей F_2, около 1100 растений. Расщепление по генам ***zeb1*** и ***zeb2*** для трех семей было моногенным, для трех – гипотезы 9 : 1 или 15 : 1 были статистически достоверны, а для четырех – только гипотеза 9:1. Одна семья имела расщепление, достоверно отличающееся от всех трех гипотез.

Проведены тесты на аллелизм между генами линий нашей коллекции и генами линий из других коллекций, имеющие сходные фенотипы. Доказана аллельность следующих генов[17]: ***s1*** (гк-103, 136) и $\boldsymbol{p^{b1}}$***, b1*** (гк-67), ***s1-2*** (гк-137); ***sfbs1*** (гк-132, 156, 185, 391) и ***б/н.*** (гк-275); ***pbc1*** (гк-188, 208) и ***pbc1-2*** (гк-288); ***wf1*** (гк-109), $\boldsymbol{n^c}$ (гк-145) и ***x*** (гк-280); ***dlb3*** (гк-32, 210), ***dlb3-2*** (гк-172), ***dlb3-3*** (гк-83) и ***e*** = ***dlb3-e*** (гк-210); ***ora2*** (гк-1) и ***б/н.*** (гк-278); ***pf1*** (гк-141), $\boldsymbol{a^d}$ ***=pf1-ad*** (гк-129, 143) и ***б/н.*** (гк-273, 275); ***RPF1*** (гк-141), $\boldsymbol{L^r}$ (гк-143) и ***б/н.*** (гк-275); ***sfc1*** и ***б/н.*** (гк-273); ***sfc3-2*** (гк-173) и $\boldsymbol{n^f}$ =***sfc3*** (гк-122, 123); ***CSB1*** (гк-159, 173, 390, 391); ***YSED1*** = ***Y1*** (гк-159), ***б/н.*** (гк-391), ***YSED18*** (гк-390). Линия с геном $\boldsymbol{f^e}$ получена из коллекции Ф. Плонка.

[17] Гены по классификации: $\boldsymbol{p^{b1}}$, $\boldsymbol{n^c}$, $\boldsymbol{a^d}$, $\boldsymbol{L^r}$, $\boldsymbol{n^f}$, $\boldsymbol{f^e}$ – F. Plonka (Dubois, Harborne, 1975, Dubois et al., 1979, Plonka, 1951, 1956, 1971, Plonka et al., 1968), ***e*** – T. Tammes (Tammes, 1912, 1928, 1930), ***x, б/н***. – В. Ляха (Лях и др., 2003, Мищенко, Лях, 2000).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Всего было проанализировано наследование 30 генов. Из 30 описанных ранее генов нами не было изучено только 4. Есть линии, но не подтвержден генетический контроль у трех признаков: (1) ослабление окраски центра лепестка, (2) белые тычиночные нити и (3) волнистый стебель. Образец, несущий последний признак, был любезно предоставлен Е. Тейкловой, автором мутации, впервые описавшей ее генетический контроль.

В генетической коллекции ВИР есть линии с сиреневыми лепестками, но они не несут ген розовой окраски, а следовательно, контролирующие их гены неаналогичны генам $\boldsymbol{L^m}$ и $\boldsymbol{dl^m}$, модификаторам розовой окраски.

Наша коллекция также внесла вклад в изучение биологического разнообразия. Нами впервые описано пять генов: ***ora1*** – обусловливает светло-оранжевые пыльники и желтую крапчатость у красно-коричневых семян, ***SPS1*** ингибирует ее. Ген ***svf1*** делает звездчатыми фиолетовые цветки генотипа sfc2. Доминантный ген ***FP1*** контролирует продольную складчатость лепестков, а ген ***sgh1*** определяет зеленую окраску гипокотиля.

Таким образом, генетическая коллекция ВИР содержит линии с практически всеми известными генами морфологических признаков.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Брач Н. Б., Пороховинова Е. А., Кутузова С. Н.* Генетические коллекции важнейших с. х. культур. Лен // Идент. генофонд раст. и сел. СПб.: ВИР, 2005. С. 303 330.
2. *Брач Н. Б., Пороховинова Е. А.* Наследование морфологических и хозяйственно ценных признаков льна (*Linum usitatissimum* L.) // Идент. генофонд раст. и сел. СПб.: ВИР, 2005. С. 863 872.
3. *Лакин Г. Ф.* Биометрия. М.: В.Ш., 1990. 351 с.
4. *Лях В. А., Мищенко Л. Ю., Полякова И. А.* Генетическая коллекция вида *Linum usitatissimum* L. Запорожье, 2003. 60 с.
5. *Мищенко Л. Ю., Лях В. А.* Наследование белой окраски лепестков венчика у некоторых линий льна масличного // Запоріжжя: Науково - технічний бюллетень Інституту олійних культур УААН, 2000. Вип. 5. С. 13–17.
6. *Рыкова Р. П.* Источники цитоплазматической мужской стерильности льна // Тр. по прикл. бот., ген. и сел. Л., 1979. Т. 64. Вып. 2. С. 52–58.
7. *Тихомирова М. М.* Генетический анализ. Л.: ЛГУ, 1990. 280 с.
8. *Beard B., Comstock V.* Flax genetics and Gene Symbolism // Crop Sci. 1965. V. 5. № 2. P. 151–154.
9. *Beard B.* Genetic and cytogenetic investigation with *Linum* (Review of the literature) // 32th Annual Flax Institute of the USA. Minneapolis, 1962. P. 3–6.
10. *Brethagne-Sagnard B., Fouilloux G., Ghupeau Y.* Induced albina mutations as a tool for genetic analisis and cell biology in flax (*Linum usitatissimum*) // J. of Experimental Botany. 1996. V.47. № 295. P. 189–194.
11. *Brutch N. B., Porokhovinova E. A., Kutuzova S. N.* Morphological diversity of flowers and seeds in flax (*Linum usitatissimum* L.). New approach to the creation of the descriptor and database for these characters // Proceedings of FAO workshop of the FAO European co-operative research network on flax and other bast plants dedicated to the 60th anniversary of AGRITEC Ltd. "Mapping of European germplasm for international flax database creation, use in breeding for different flax and linseed varieties". September 18–19, 2002. Sumperk, Czech Republic. Czech Republic, 2002.
12. *Dubois J. A., Harborne J. B.* Anthocyanin inheritance in petals of flax, *Linum usitatissimum* // Phytochemistry. 1975. V. 14. P. 2491–2494.
13. *Dubois J., Harborne J., Bablom B., Plonka F.* The inheritance of flower colors and anthocyanins in flax (*Linum usitatissimum* L.) // Ann. de l'amelioration de plantes Institute National de la recherche Agronomique. 1979. V. 29. № 3. P. 267–276.

14. *Fouilloux G. Dorvillez D., Blouet F.* The French flax and linseed germplasm collections – status 2001 // Flax genetic resource in Europe. 7-8 December, 2001. Prague, Czech Republic. P.29 31.
15. *Kendall H., Haves F., Rhinehart Immer D., Smith C.* Method of Plant Breeding. New York, London, Toronto, 1955. P. 230–237.
16. *Keijzer P., Metz P.* Breeding of flax for Fibre Production in Western Europe // The Biol. and Proces. of Flax. 1993. P. 33–66.
17. *Mittapali O., Rowland G.* Inheritance of seed color in flax // Crop.Sci., 2003. 43 :P.1945 1951.
18. *Plonka F.* Comportement genetique de quelques caracteres de la fleur et de graines chez le lin // Annales de l'amelioration de plantes Institute National de la recherche Agronomique. Paris, 1951. № 2. P.155–178.
19. *Plonka F.* Les varietes de Lin, dans le livre Plonka F., Anselme C. Les varietes de Lin et leur malades // Paris: Institute National de la recherche Agronomique, 1956. P. 8–139.
20. *Plonka F.* La competition polinique ches le Lin cultive // Paris: Annales de l'amelioration de plantes Institute National de la recherche Agronomique, 1971. V. 21. № 2. P. 179–220.
21. *Plonka F., Dubois J., Armoux J.* Les Fecondations avec des melanges de pollen comme moyen d'etude de la selection gametophytique dans les styles du lin cultive // Annales de l'amelioration de plantes. 1968. V. 18, № 3. P. 261–273.
22. *Popescu F.; Marinescu I.* Y1-a dominant gene for yellow colour of oil flax seeds // Probleme de genetica teoretica si aplicata 1996. v. 28(2) p. 99-106
23. *Rowland G. G, Wilen R.* New Trends in Linseed Breeding // Processing of the Bast Fibrous. Plants Today and Tomorrow, Breeding, Molecular Biology and biotechnology Beyond 21 st Century. St.-Petersburg, 1998. P. 32–35.
24. *Shaw F. J. F., Khan A. R., Alan M.* Studies in Indian oil-seeds. The Inheritance of characters in Indian linseed // Indian Journal of Agricult. Science. 1931. V. 1. P. 1–57.
25. *Tammes T.* Some correlation phenomena in hybrids // Amsterdam: Koninklijke Akademiae van Wateschappen te Amsterdam, 1912. V. 15. № 30. P. 1004–1014.
26. *Tammes T.* The genetics of the genus *Linum* // Bull. Genet. 1928. V. 4. P. 1–36.
27. *Tammes T.* Die Genetik des Leins // Der Zuchter. Jahrgang. 1930. H. 9. P. 246–257.
28. *Tejklova E.* Curly stem – an induced mutation in flax (*Linum usitatissimum*) // Czech. J.Genet. Plant Breed. 2002. V. 38. N. 3 4. P. 125 128.

ДЕКОРАТИВНЫЕ ОБРАЗЦЫ КЛЕЩЕВИНЫ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР

Н. И. Кияшко
Кубанская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Краснодарский край, Россия

РЕЗЮМЕ

Среди образцов коллекции клещевины выделены 35 линий, отличающихся декоративными признаками и характеризующиеся различной высотой растения, окраской стебля, листьев и коробочек. Эти линии могут быть использованы как декоративные на клумбах и в палисадниках.

Ключевые слова: клещевина, подвиды, декоративные линии

ORNAMENTAL ACCESSIONS OF CASTOR OIL PLANT FROM THE VIR COLLECTION

N. I. Kiyashko
Kuban Experiment Station of the N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, Krasnodar Territory, Russia

SUMMARY

Screening of the castor oil plant collection resulted in identifying 35 lines with ornamental traits. They are characterized by variable plant height and different colour of stems, leaves and seed capsules. These lines may be utilized as ornamental plants in flowerbeds and gardens.

Key words: castor oil plant, subspecies, ornamental lines.

Коллекция клещевины ВИР включает в себя образцы со всех континентов земного шара. На сегодняшний день в ее состав входит 1515 образцов с постоянными номерами каталога и около 90 образцов с временными (интродукционными номерами).

Культура представлена одним видом *Ricinus communis* L. (клещевина обыкновенная), делящимся на 6 подвидов: обыкновенный, персидский, китайский, индийский, занзибарский и сорнополевой (Мошкин,1980).

Первоначально изучение клещевины проводили в условиях Средней Азии. Часть коллекционных образцов (с целью включения в селекционный процесс) проходила оценку во ВНИИМК, на его Донской опытной станции, на Украине, в Башкирии, Молдавии и за рубежом. На КОС ВИР коллекцию изучают с 1932г. Работу начинала Галина Михайловна Попова. Ощутимый вклад в изучение и пополнение коллекции в разное время внесли Гвоздева З. В., Пирожникова М. Ф., Мирошниченко И. И., Венцлавович В. С., Стам Я. М., Подкуйченко Г. В. и Питько Г. Г.

В результате предпринятых усилий было изучено таксономическое и географическое разнообразие образцов клещевины, их вегетационный период, склонность к женской однополости, урожайность, масличность, способность коробочек к растрескиванию при созревании, устойчивость к болезням, приспособленность к механизированной уборке, а также выявлены образцы с комплексом ценных признаков (Попова,1941; Гвоздева,1952; Стам,1968; Подкуйченко,1970,1974,1979,1984,1986; Мошкин, 1980, Свиридов, 1987).

Таким образом, основное направление исследований было ориентировано на выявление хозяйственно ценных признаков и их комплексов у образцов клещевины.

Однако растение клещевины очень красиво само по себе. Коллекция содержит около сотни декоративных образцов. Факт этот остался почти не замеченным в литературе. Есть только упоминание о созданном на станции декоративном сорте «Казачка» (Подкуйченко, 1974). В настоящее время он является практически единственным коллекционным образцом, широко используемым у нас в стране для украшения парков, садовых участков и личных подворьев.

Целью нашей публикации является сообщение о наличии разнообразия декоративных образцов клещевины в коллекции ВИР.

Декоративность растению клещевины может придать его габитус, окраска и гетерохромность листьев, гофрированность листовой пластинки, форма кистей и окраска коробочек, а также сочетание эти признаков.

Габитус растения клещевины.

Высота растений коллекционных образцов клещевины колеблется от 0,5 м до 4 м. В декоративных целях, по нашему мнению, можно использовать:

карлика с различным цветом стебля (сизым, сиреневым, красным, коричневым);
среднерослые растения с шаровидной формой куста;
высокорослые растения с очень крупными листьями.

Окраска листьев растения клещевины.

К настоящему времени нам удалось подробно описать признаки 520 коллекционных образцов клещевины. Окраска их листьев изменялась от голубой до интенсивно антоциановой. Всего мы насчитали 14 цветов. В украинском классификаторе-справочнике есть сведение о наличии 9 цветов (Першин, Свиридов,1995). Что касается гетерохромности, то у одного и того же растения нижние листья могут быть темно-зелеными, листья среднего яруса красно-зелеными, а верхушечные – красными, коричневыми, фиолетовыми или перламутровыми.

Кисти клещевины.

Нами выделено шесть типов кистей наиболее характерных для культуры: узкоконические, конические, узкоцилиндрические, цилиндрические, овальные и аномальные. Растения с коническими, цилиндрическими и овальными кистями могут быть использованы в декоративных целях при условии, что коробочки на них будут привлекать внимание своей необычной окраской.

Окраска коробочек у наших образцов варьировала от голубой до интенсивно антоциановой. Всего выделено 14 цветов. В классификаторе-справочнике предлагают различать 5 цветов (Першин, Свиридов,1995). Под «необычной» для клещевины окраской коробочек мы подразумеваем красный, желтый, фиолетовый цвета и все разнообразия их оттенков, а также голубой и интенсивно антоциановый. Другими словами подходят все цвета, за исключением сизого и зеленого как традиционных для окраски коробочек клещевины. Необходимо добавить, что окраска шипов, покрывающих их, может придавать дополнительную привлекательность коробочкам и в целом кистям клещевины.

Анализ морфологических признаков растений позволяет 35 из 520 изученных образцов клещевины отнести к декоративным. Как видно из данных таблицы, все эти образцы достаточно красивы и могут быть применены для украшения парков и газонов. Кроме того, у нас есть опыт составления эффектных зимних букетов из кистей клещевины, различной формы и окраски.

Таблица. Декоративные образцы клещевины коллекции ВИР.
Table. Ornamental accessions of castor oil plant from the VIR collection.

№ по каталогу ВИР	Название	Происхождение	Краткое описание признаков декоративности	Возможное применение образца
925	Казачка	КОС ВИР	Стебель темно-красный, листья фиолетовые, красная кисть	Газон
411		Сев. Кавказ	Низкорослый, фиолетовые листья и кисти	Газон
442		Азербайджан	Куст «зеленый шар»	У входов зданий или в качестве зеленого бордюра
895	Сангвинеус розовый	КОС ВИР	Розовая кисть	Газон
926		КОС ВИР	Темно-красный стебель, алая кисть	Газон
1161	Adom Tahor	Израиль	Стебель, листья и кисти интенсивной антоциановой окраски	Клумба
1177	Даун 21	США	Карлик сиреневый	Клумба
1182	М301/1	Франция	Карлик красный	Клумба
1283	Местный	Уганда	Стебли желтые, кисти желтые с красными рыльцами на коробочках	Газон
1352	Л-80-1183-23	КОС ВИР	Стебли фиолетовые, листья разноцветные	Газон
1400		Пакистан	Листья перламутровые	Газон
1418		Йемен	Растения высокие с очень крупными листьями, стебли и листья красные, кисти алые	Живая изгородь
1419		Йемен	Растения высокие с очень крупными листьями, стебли красные, листья красно-зеленые, кисти алые	Живая изгородь
1430		Франция	Растения невысокие, ветвистые; стебли темно-красные, листья красно-зеленые; кисти мелкие, овальные красные, розовые и желтые	Клумба
501668		Вьетнам	Растения невысокие, стебель интенсивной антоциановой окраски, листья мелкие красно-зеленые и красные с гофрированной листовой пластинкой	Клумба, газон
510697		Зимбабве	Тонкостебельное, мелколистное, все фиолетовой окраски, кисти алые	Клумба
58878		Германия	Тонкостебельный, стебли темно-красные, листья красно-зеленые и темно антоциановой окраски; кисти алые.	Клумба, газон

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Гвоздева З. В.* Характеристика клещевины (*Ricinus communis* L.) по растрескиваемости коробочек // Тр. по прикл. бот., ген. и сел.: Технические культуры. Л.: ВИР. 1952. Т. XXIX В. 2. С. 208 – 213.
2. Классификатор-справочник (дескриптор) вида *Ricinus communis* L. // Составители *Першин А. Ф. и Свиридов А. А.* Запорожье, 1995. 32 с.
3. Клещевина. // под ред. *Мошкина В. А.* М.: Колос, 1980. 352 с.
4. *Подкуйченко Г. В.* Искусственное регулирование соотношения полов у клещевины. // Тр. по прикл. бот.ген. и сел.: Технические культуры. Л.: ВИР. 1970. Т. 42, В. 1. С. 184 – 190.
5. *Подкуйченко Г. В.* Изучение коллекции клещевины // Тр. По прикл. бот., ген. и сел.: Технические культуры. Л.: ВИР. 1974. Т. 53, В. 3. С. 228 – 241.
6. *Подкуйченко Г. В., Фомин В. С.* Агробиологическая характеристика образцов клещевины // Тр. по прикл. бот., ген. и сел.: Технические культуры. Л.: ВИР. 1979. Т. 64, В. 2. С. 107 – 118.
7. *Подкуйченко Г. В.* Перспективные образцы клещевины для различных направлений селекции // Тр. по прикл. бот., ген. и сел.: Селекция и генетика культурных растений на Кубани. Л.: ВИР. 1984. Т. 42. С. 65 – 70.
8. *Подкуйченко Г. В.*, Поддержание женской одноплодности клещевины // Масличные культуры. 1986.
9. *Попова Г. М. Ricinus* (Tourn) L. – Рицинус. // Культурная флора СССР (Масличные культуры). М.: Сельхозгиз, 1941. С. 246 – 304.
10. *Свиридов А. А.* Устойчивость к фузариозу коллекционных образцов вида *Ricinus communis* L. // Тр. по прикл. бот., ген. и сел.: Селекция и генетика технических культур. Л.: ВИР. 1987. Т. 113. С. 82 – 89.
11. *Стам Я. М.* Исследования по подсолнечнику и клещевине // Гетерозис в растениеводстве. Л., 1968.

КОЛЛЕКЦИЯ ДЕКОРАТИВНОГО ПОДСОЛНЕЧНИКА В ВИРе

О. В. Иванова[1,2], В. Т. Рожкова[3], В. А. Гаврилова[2]

[1]Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия e-mail: v.gavrilova@vir.nw.ru

[2]Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: lorien451@rambler.ru

[3]Кубанская опытная станция Всероссийского научно-исследовательского института растениеводства имени Н. И. Вавилова, Краснодарский край, Россия

РЕЗЮМЕ

Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства обладает коллекцией декоративного подсолнечника, содержащей различные образцы различающихся по многим декоративно ценным признакам (высота, ветвление стебля, форма листа, цвет язычковых и трубчатых цветков, форма и окраска семян). Линии данной коллекции были получены путем многолетнего инцухта линий-родоначальников.

Ключевые слова: Декоративный подсолнечник, коллекции, линии.

THE COLLECTION OF ORNAMENTAL SUNFLOWER AT THE VAVILOV INSTITUTE

O. V. Ivanova [1,2], V. T. Rozhkova [3] & V. A. Gavrilova [1]

[1]N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St. Petersburg, Russia, e-mail: v.gavrilova@vir.nm.ru

[2]St. Petersburg State University, St Petersburg, Russia, e-mail: lorien451@rambler.ru

[3]Kuban Experiment Station of the N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, Krasnodar Territory, Russia

SUMMARY

The Vavilov Institute of Plant Industry holds a collection of ornamental sunflower. It contains diverse accessions differing in many characters of ornamental value (stem height and branching, leaf shape, colour of ligulate and tubular flowers, seed shape and colour). Lines have been obtained from some of the collection accessions as a result of many years of inbreeding.

Key words: Ornamental sunflower, collections, lines.

Helianthus L. представляет собой обширный и полиморфный род. Родовое название *Helianthus* берет свое начало с 1700г, когда французский ботаник Joseph Tounefort одним из первых ввел его в употребление. Видовая же систематика принадлежит К. Линнею. Большая часть видов сосредоточена в Северной Америке. До недавнего времени ботаники относили *Helianthus* к семейству сложноцветные (*Compositae*), а сейчас – к семейству астровые (*Astraceae*) (Анисимова, Гаврилова, 2003). Когда именно подсолнечник появился в Росси, до конца неизвестно. На этот счет существует как минимум четыре версии, которые тесно связаны и в значительной степени перекликаются друг с другом. Самым распространенным является мнение о том, что подсолнечник завезли в Россию немецкие колонисты во второй половине XVIII века. Ч. Хейзер придерживается мнения о том, что подсолнечник использовался только на масло, т. к. в России это обусловлено тем, что «перед рождеством в течение 40 дней поста вера не позволяла потреблять жиры, кроме растительных» (Heiser, 1976). Существуют и другие мнения по этому вопросу. Например, Е. Н. Синская считает, что масличный подсолнечник попал в Среднюю Россию из Армении лет 200 – 300 назад (Синская, 1969). Д. Н. Прянишников и его последователи придерживаются мнения о том, что подсолнечник впервые появился на Украине, а далее распространился по всей Средней и Южной России (Прянишников, 1914; Купцов, 1931; Войтчишин, 1932; Ягодкин, 1934; Шутко,1935). На данный момент исторического подтверждения эти версии не имеют.

Фото 1. Внешний вид линии ВИР 749
Fig. 1. The plant of VIR 749 line of sunflower

Фото 2. Соцветие декоративного сорта “Икар”
Fig. 2. An inflorescence of the sunflower cultivar Ikar

Фото 3. Соцветие сорта “Солнышко”
Fig. 3. An inflorescence of the sunflower cultivar Solnyshko

Фото 4. Растение линии ВИР 913
Fig. 4. The plant of VIR 913 line of sunflower

Фото 5. Соцветие линии ВИР 728
Fig. 5. An inflorescence of VIR 913 line of sunflower

Фото 6. Соцветие линии ВИР 905
Fig. 6. An ornamental sunflower of the VIR 905 line

Фото 7. Растение линии ВИР 906
Fig. 7 The plant of VIR 906 line of sunflower

Фото 8. Растение линии ВИР 907
Fig. 8 The plant of VIR 907 line of sunflower

Фото 9. Соцветие линии ВИР 908
Fig. 9. An inflorescence of VIR 98 line of sunflower

Фото 10. Растение линии ВИР 911
Fig. 10. The plant of VIR 911 line of sunflower

Подсолнечником как декоративным растением заинтересовались гораздо позднее, по мере выведения новых масличных сортов и изучения расщеплений, полученных при скрещиваниях. В мире возделываются декоративные селекционные сорта, различающихся по цвету и форме язычковых цветков, высоте растения, типу ветвления, особенностям цветения и опыления и т д. В отделе масличных и прядильных культур ВИР сохраняется коллекция подсолнечника, насчитывающая 2230 образцов. Среди них имеются образцы и декоративного подсолнечника, которым уделяется отдельное внимание. Деятельность отдела направлена на выведение новых и поддержание старых декоративных сортов и линий подсолнечника. По результатам многолетних наблюдений отмечены образцы коллекции, имеющие скрытый потенциал генетической изменчивости, выявляемый в процессе самоопыления. Наиболее интересны в этом отношении два образца: к-1011, полученный из Англии в 1933г. и образец, переданный сотрудником института масличных культур Украинской академии наук А. С. Першиным в 1996г. Последний числится в рабочей коллекции под названием ВИР 721 и не внесен в постоянный каталог ВИР в связи постоянным появлением новых генотипов в ряду поколений. Линии с новыми декоративными признаками создаются на основе естественных мутантов, появляющихся в потомстве от инцухта таких образцов. В настоящее время в коллекции получены несколько линий, которые на протяжении не менее трех поколений не дают расщепления по фенотипу после самоопыления. Линии характеризуются ветвлением по всему стеблю, длительным периодом цветения (от 14 до 30 дней) с сохранением декоративности. Такая продолжительность цветения обусловлена последовательным раскрыванием корзинок. Однако имеются линии с одновременным цветением всех корзинок на растении. Описание данных линий представлено ниже.

Линия ВИР 749 характеризуется выравненностью проявления признаков, средней высотой растений около 100 см. Ветви короткие, обычно опущены вниз. Пыльники имеют янтарный цвет (фото 1).

Сорт Икар не расщепляется втечение 12 поколений инцухта. Средняя высота растения 150 см. Растение ветвистое, боковые ветви превышают по высоте центральную ось. Язычковые цветки желтого цвета. Цветение корзинки имеет 2 стадии. Во время первой стадии последовательно раскрываются ложноязычковые, затем трубчатые цветки. Для второй стадии характерно появление длинных ложноязычковых цветков в центре корзинки. К концу цветения соцветие похоже на крупную хризантему (фото 2).

Сорт Солнышко – гомозиготная линия по основным морфологическим признакам (фото 3). Средняя высота растения 120 см. Растение ветвистое, боковые ветви не превышают по высоте главного ствола. Язычковые цветки бордовые с желтой окраской у основания цветка.

У линии ВИР 913 высота растений может достигать 150 см. Растения ветвистые, ветвление по всему стеблю, иногда нижние ветви редуцированы. Язычковые цветки лимонного цвета, короткие, трубчатые – зеленые, не махровые. Соцветие имеет зеленый цвет в середине. Лист треугольной формы, край ровный (фото 4). Пыльца лимонного цвета. Пыльники черные. Антоциановая окраска отсутствует.

Линия ВИР 728 с высотой растения около 115 см. Ветвление по всему растению. Боковые ветви по высоте не превышают главный стебель. Лист матовый, треугольной формы, бугорчатый. Язычковые цветки лимонного цвета, сложены у основания, округлой формы, не длинные, не отогнуты. Трубчатые цветки и пыльца также лимонного цвета (фото 5).

Линия ВИР 905 была получена путем многолетнего инцухта линии ВИР 721. Все растения одной высоты. Стебли черного цвета, ветвление по всей длине, боковые ветви длинные около 80 см, с редуцированными вторичными побегами. Язычковые цветки цвета бордо с желтой исчерченностью. Трубчатые цветки и рыльце с антоцианом (фото 6).

Линия ВИР 906 создана из образца к-1011. Все растения одной высоты. Лист светло-зеленого цвета. Стебель ветвится по всей длине, боковые ветви не раскидистые (фото 7). Цвет язычковых цветков – желтый. Соцветие махровое.

Линия ВИР 907 получена путем многолетнего инцухта ВИР 721. Все растения одной высоты. Стебель ветвится по всей длине, боковые ветви не раскидистые. Соцветие полумахровое – звездчатое, когда большая часть цветков махровые, а по краю расположены редкие ложноязычковые (фото 8). Все цветки оранжевого цвета. Рыльца глубоко погруженные, скрытые. Антоциан отсутствует.

Линия ВИР 908 получена в результате многолетнего инцухта образца к-1011. Все растения одной высоты. Стебель ветвится по всей длине, боковые ветви раскидистые, высокие (длина 50-70 см), выше центральной. Цвет язычковых цветков – лососевый с бордовой серединой (фото 9). Антоциан присутствует. Соцветия полумахровые (звездчатые).

Линия ВИР 911 выделена из образца к-1011. Все растения одинаковой высоты (около 120 см). Ветвление по всей длине стебля. Ложноязычковые, язычковые и трубчатые цветки лимонного цвета, махровые (фото 10). Антоциан присутствует на рыльцах, цветковых чешуях и черешках растения.

Все описанные выше сорта и линии можно выращивать в палисадниках и на клумбах для украшения городов и сел. Кроме того, этот подсолнечник может использоваться как «срезочная» декоративная культура, поскольку многие представленные формы имеют длинные ветви, пригодные для букетов. Сорта Икар и Солнышко районированы, авторы публикации имеют авторские свидетельства и патенты на их возделывание. Линии планируется передать в ГСИ и пополнить разнообразие отечественных сортов декоративного подсолнечника.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Войтчишин М. В.* Подсолнечник, его культура и сорта // Харьков-Киев, Госсельхозиздат. 1932. 17с.
2. *Гаврилова В. А., Анисимова И. Н.* Генетика культурных растений. Подсолнечник // СПб.: ВИР. 2003. 209 с.
3. *Купцов А. И.* Подсолнечник // М.- Л., Госсельхозиздат. 1931. 38с.
4. *Прянишников Д. Н.* Частное земледелие (растения полевой культуры). // М., 1914. №. 5.
5. *Синская Е. Н.* Историческая география культурной флоры (На заре земледелия) // Л.: Колос. 1969. 201с.
6. *Шутко А. С.* Культура подсолнечника в СССР // Ростов – на – Дону, Азово – Черноморское краев. книгоиздат. 1935. 31 с.
7. *Ягодкин И. Г.* Культура подсолнечника. // Ростов – на – Дону, Азово – Черноморское краев. книгоиздат. 1934. 71 с.
8. *Heiser Ch.* The sunflower // Norman, University of Oklachoma Press. 1976. 198 с.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОРТА И ГИБРИДА КОНОПЛИ ДВОЙНОГО НАПРАВЛЕНИЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ

Т. И. Сухорада[1], М. Н. Пройдак[1], М. М. Шабельный[1],С. В. Григорьев[2]
[1]Краснодарский научно-исследовательский институт имени П. П. Лукьяненко РАСХН, г. Краснодар, Россия, e-mail: hemp-kniish@mail.ru
[2]Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова РАСХН, Санкт-Петербург, Россия, e-mail: s.grigoryev@vir.nw.ru

РЕЗЮМЕ

В Краснодарском НИИСХ созданы однодомный сорт и гибрид двойного направления использования. Сбор масла с гектара у них выше, чем у стандартного двудомного сорта Зеница почти в два раза. Урожайность стеблей также выше на 8,6 – 13,0 ц/га. Использование двустороннее на масло и волокно.

Ключевые слова: однодомная конопля двустороннего использования, полиненасыщенные жирные кислоты, тетрагидроканнабинол.

COMPARATIVE DESCRIPTION A CULTIVAR AND A HYBRID OF HEMP FOR DUAL UTILIZATION

T. I. Sukhorada[1], M. N. Proidak[1], M. M. Shabelnyi[1] & S. V. Grigoriev[2]
[1] P. P. Lukyanenko Research Institute of Agriculture, Krasnodar, Russia, e-mail: hemp-kniish@mail.ru
[2] N. I. Vavilov All-Russian Research Institute of Plant Industry, St Petersburg, Russia, e-mail: ser.grig.@mail.ru

SUMMARY

A monoecious hemp cultivar and a hybrid for dual utilization have been developed at the Lukyanenko Institute. Their oil yield per hectare is almost twice higher than that of the dioecious reference variety Zenitsa. Stem yield is also higher by 0.86-1.3 t/ha. They can be used both for oil and fibre purposes.

Key words: monoecious hemp, dual utilization, polyunsaturated fatty acids, tetrahydrocannabinol.

ВВЕДЕНИЕ

До недавнего времени использование конопли на масло было известно только в России. Специальных масличных сортов не было. Сейчас большая часть конопляного масла в Европе производится из сырья сортов так называемого двойного использования UNIKO-B и FASAMO. Недавно созданы сорта специально для производства масла FINOLA и ANKA, которые являются относительно низкостебельными, мало ветвистыми, рано созревают, идеальны для загущенного посева и уборки имеющейся техникой. Содержание и качество масла в семенах в прошлом не учитывались, но в настоящее время по этим параметрам ведется селекция. Кроме того, селекция ведется, направлено на технологичность уборки, особенно на способность растения в загущенных посевах образовывать одно соцветие с коротким ветвлением для получения семян (Crew, 1999; Григорьев, 1998).

Масло конопли – одно из наиболее ценных растительных масел, используемых как в пищу, так и для технических целей в парфюмерной, лакокрасочной и фармацевтической промышленностях. Оно широко используется в национальных кухнях народов бывшего СССР и было рекомендовано к использованию в официальной кулинарии (Кангаре, 1981; Махмудов, 1979).

Масло конопли содержит антиоксиданты, протеины, каротин, фитостеролы, фосфолипиды, и множество полезных минеральных веществ, включая кальций, магний, серу, калий, железо, цинк и фосфор. Семена – источник ценного белка, который содержит все двадцать аминокислот, включая девять основных. Также в семенах имеются витамины А, B_1,

B_2, B_3, B_6, C, D, и E. Зеленый цвет масла конопли – результат высокого уровня хлорофилла, который присутствует в семенах (Григорьев, 1998; Hanks. 1999).

Но наибольшая ценность масла конопли в высоком содержании ненасыщенных жирных кислот, которое выше, чем у любого другого масла. Это наиболее сбалансированное по составу масло. Пропорция между кислотами линолевой (ω6) и линоленовой (ω3) составляет 4:1, это самое оптимальное соотношение этих жирных кислот.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сорт конопли Омегадар-1 получен методом гибридизации двудомного сорта Кубанская ранняя (селекции КНИИСХ) с однодомным сортом ЮСО-31 (селекции Украинского института). Затем проведен многократный семейственно-групповой отбор на однодомность, масличность и выравненность посева.

По результатам проведенных испытаний с 2009 года он внесен в Государственный реестр селекционный достижений как однодомный сорт конопли двустороннего направления использования (Авторское свидетельство № 50882, Патент № 4897).

Гибрид Омегадар-2 – (Кубанская ранняя × Антонио) × Антонио по результатам экспертной оценки Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур Краснодарского края внесен в Государственный реестр с 2010 года как однодомный высокопродуктивный гибрид.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По результатам проведенных испытаний 2008 и 2009 годов новые сорт и гибрид показали следующие результаты (табл. 1).

Таблица 1. Хозяйственные, биологические и технологические свойства сорта и гибрида конопли двустороннего направления использования (2008, 2009гг.)
Table 1. Economic, biological and technological properties of the dual-purpose cultivar and hybrid of hemp (2008 – 2009)

Признаки	Зеница, стандарт	Омегадар-1	Омегадар-2	$НСР_{0,05}$
Вегетационный период, дней	138	125	115	
Урожайность, ц/га:				
семян	8,9	16,8	17,2	1,2
стеблей	142,2	155,2	150,8	3,4
волокна	38,53	42,52	40,8	1,5
Содержание волокна, %	27,1	27,4	27,1	
Прочность, кгс	30,4	31,3	32,0	
Общая высота растений, см	299	280	260	
Техническая длина, см	245	232	205	
Длина соцветия, см	54	48	55	
Содержание масла, %	31,1	32,2	32,5	
Сбор масла с гектара, кг	276,8	540,9	559,0	
Содержание ТГК, %	0,045	0,071	0,074	

Сорт двойного направления использования Омегадар-1 и гибрид Омегадар-2 скороспелее стандартного сорта Зеница на 13 – 23 дня. Урожайность семян в среднем превысила стандартный сорт Зеница на 7,9 – 8,3 ц/га, урожайность стеблей на 13,0 – 8,6 ц/га. Сбор волокна с гектара выше у вновь созданных сорта и гибрида на 4 – 2,3 ц/га. Содержание масла превышает стандартный сорт на 1,1 – 1,3%. Сбор масла у сорта Омегадар-1 и гибрида Омегадар-2 с гектара выше, чем у стандарта Зеница на 264,1 – 282,2 кг/га, т.е. почти в два раза.

Содержание тетрагидроканнабинола (по данным Госнаркоконтроля Краснодарского края) ниже допустимого уровня, т. е. ниже 0,1%.

При изучении жирнокислотного состава (табл. 2) созданные сорт и гибрид превышают стандартный сорт по содержанию олеиновой кислоты на 4,9 – 5,2%: гамма Линоленовой (С18:3 ω6) на 0,81 – 1,4 и паринаровой на 0,67 – 0,81%. Общее содержание ненасыщенных жирных кислот выше на 0,14 – 0,16%.

Таблица 2. Содержание и жирнокислотный состав масла семян конопли, 2008, 2009гг.
Table 2. Content and fatty acid composition of hemp seed oil (2008 – 2009)

Наименование	Сорт, гибрид		
	Зеница	Омегадар-1	Омегадар -2
Содержание масла, %	31,1	32,2	32,4
Ненасыщенные жирные кислоты, %	89,94	90,12	90,08
Пальмитиновая (С16:0), %	6,57	6,12	6,21
Пальмитоолеиновая (С16:1), %	0,09	0,07	0,08
Стеариновая (С18:0), %	2,7	2,69	2,62
Олеиновая (С18:1 ω9), %	17,5	22,4	22,7
Линолевая (С18:2 ω6), %	56,0	51,9	52,2
Альфа Линоленовая (С18:3 ω3), %	14,4	13,0	12,2
Гамма Линоленовая (С18:3 ω6), %	1,19	1,86	2,0
Паринаровая (С18:4 ω3), %	0,31	0,45	0,47
Арахиновая (С20:0), %	0,82	0,77	0,81
Эйкозеновая (С20:1), %	0,45	0,44	0,43
Бегеновая (С22:0), %	0,27	0,34	0,32
Отношение (ω6: ω3)	3,9 : 1	4,0 : 1	4,3 : 1

Если сравнивать между собой масличный сорт и гибрид, то видно, что гибрид Омегадар-2 продуктивнее сорта Омегадар-1. Гибрид скороспелее сорта на 10 дней. Разница в урожайности семян у сорта и гибрида в пределах ошибки опыта. Сбор масла с гектара у

гибрида выше, чем у сорта на 19 кг. Гибрид Омегадар-2 ниже сорта Омегадар-1 на 20 см., что положительно сказывается при уборке.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Созданные однодомный сорт и гибрид конопли значительно превышают по продуктивности созданные ранее двудомные сорта. Сорт Омегадар-1 и гибрид Омегадар-2 можно возделывать на двустороннее использование для получения масла и волокна.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Crew Shaun.* Development of hemp food products and processes // Manitoba Agruculture food and rural initiatives. April 16, 1999. P. 38 – 41.
2. *Григорьев С. В.* Конопля // Масличные культуры для пищевого использования в России (проблемы селекции, сортимент). СПб., 1998. С. 50 – 55.
3. *Кангаре В. В.* Салаты и бутерброды. Рига, 1981. 78 с.
4. *Махмудов К.* Узбекский плов: рецептура и технологии, целебные и диетические свойства. Ташкент, 1979. 112 с.
5. *Hanks Arthur.* The hemp commerce & farming report. Part two. V. 1. Issue 3, July 25th, 1999. P. 12 – 17.

ГИБРИДЫ ЮЖНОЙ КОНОПЛИ[1]

Т. И. Сухорада, С. А. Семынин, М. М. Шабельный
Краснодарский научно-исследовательский институт имени П. П. Лукьяненко РАСХН, г. Краснодар, Россия, e-mail: hemp-kniish@mail.ru

РЕЗЮМЕ

Созданы и районированы высокоурожайные гибриды южной конопли, не обладающие наркотической активностью. Они скороспелее на 10 – 23 дня. Урожайность семян выше двудомных сортов более чем в два раза, стеблей на 5,6 – 24,0%.

Ключевые слова: однодомная конопля южного экотипа, гетерозис, тетрагидроканнабинол.

SOUTHERN HEMP HYBRIDS

T. I. Sukhorada, S. A. Semynin, M. M. Shabelnyi
P. P. Lukyanenko Research Institute of Agriculture of RAAS, Krasnodar, Russia, e-mail: hemp-kniish@mail.ru

SUMMARY

High yielding Southern hemp hybrids with no narcotic activity have been developed. They mature 10 – 23 days earlier. Seed yielding is two times higher than that of dioecious varieties, stem yielding is 5.6 – 24.0% higher.

Key words: south ecotype of monoecious hemp, heterosis, tetragydrocannabinol

ВВЕДЕНИЕ

В XXI веке конопля будет иметь самую широкую область использования. Даже сегодня трудно назвать ту сферу народного хозяйства, где бы не использовались изделия из конопли. Это касается сельского хозяйства, производства электроэнергии, пищевой промышленности, авто- и судостроения, машиностроения, строительства и других отраслей народного хозяйства. Посевы конопли могут очистить загрязненную территорию, сохранить экологию среды, быть альтернативой в нефтяной химии и в двигателях внутреннего сгорания.

Главным направлением выбора будет увеличение фитомассы урожая с дальнейшим понижением каннабиноидных компонентов для исключения возможности использования конопли как наркотика.

Продукция из конопли применяется в различных отраслях промышленности. Кроме традиционного применения (канаты, шпагаты, брезенты) из нее можно изготавливать прекрасные ткани для верхней одежды и постельного белья. В настоящее время ощущается дефицит хлопка, не хватает льняного волокна, конопля может стать той культурой, которая восполнит недостающее сырье.

Практически любой продукт, который может быть изготовлен из дерева, хлопка или нефти (включая пластик) могут быть сделаны из конопли.

Конопля способна производить 10 тонн и более биомассы на гектар в течение четырех месяцев. Биомасса может быть преобразована в метан, метанол или бензин по цене сопоставимой с нефтяной, но гораздо безопаснее для окружающей среды. С одного гектара конопли можно изготовить столько бумаги как с 4-х гектаров леса. Конопля может

[1] Работа выполнена по заданию министерства сельского хозяйства (контракт № 1281/13 от 21 сентября 2006 года)

заменить все другие виды тканей и все это без избыточных химических веществ и дать положительный экологический эффект. Из конопли можно сделать более 50 тысяч продуктов, начиная от создания композитов, целлофан, динамит, шампунь, текстильные изделия, шпагат и пряжу. Это бесконечное множество применений затронет всех людей на планете. Из растения конопли можно изготовить почти все вещи, которые мы используем в нашей жизни.

Конопля по-прежнему остается наиболее урожайной культурой Европы, дающей самое прочное растительное волокно и уникальное пищевое масло.

Теоретическим руководством нашей работы послужило экспериментально установленное положение, что при скрещивании гомозиготных женских растений двудомной конопли, имеющих в клетках две хромосомы XX, с гомозиготными однодомными растениями, также содержащими в клетках пыльцы две хромосомы ХмХм, первое гибридное поколение состоит на 98% из женских растений (Аринштейн, 1966; Нимченко, 1970). Эксперименты показали, что однополые гибриды действительно являются промежуточной формой между двудомной и однодомной коноплей.

Как известно значительное увеличение урожая стеблей и волокна южной двудомной конопли возможно при использовании явления гетерозиса в первом поколении от межсортового скрещивания. Прибавка урожая достигает 17 – 20%.

Венгрия является единственной страной, в которой гибриды F_1 как районированные сорта играют роль в массовом производстве конопли и их максимальная площадь достигает 1000 гектаров. Причина дальнейшего нераспространения такой конопли заключается в том, что производство гибридных семян первого поколения связано с большими затратами ручного труда при выборке мужских растений из материнских рядов, а именно 15 – 17 рабочих дней на 1 га. Выборка поскони требует больших затрат времени и труда: т. к. необходимо срезать и убирать из рядов растения высотой 3 – 4 м и толщиной 6 – 8 см. Эта работа выполняется с большими трудностями и не всегда качественно. По этой причине стало необходимо так же, как и в случае с мужской стерильностью создание такого материнского сорта, который в своей большей части состоял из женских растений, чтобы частично или полностью исключить процесс выборки поскони (мужских растений) при производстве гибридных семян (Bocsa, 1959).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве исходного материала для получения гибридов взяты: материнская форма (♀) – двудомные сорта южной конопли, а отцовская форма (♂) – однодомные сорта среднерусского типа.

Южная конопля представлена сортами, внесенными в Государственный реестр: Зеница, Славянка, Пава, Кубанская ранняя. Среднерусская конопля представлена сортами совместной селекции Чувашского НИИСХ и Пензенского НИИСХ: Диана, Ингреда, Антонио, Юлиана.

В 2004 году было проведено скрещивание 4 двудомных сортов южной конопли с 4-мя однодомными и одновременно созревающими среднерусскими сортами (тестерами). Были получены семена 16 гибридов F_1, которые были разделены на три части для испытания в контрольном питомнике. На следующий год были получены гибриды F_1 ВС.

В 2006-2008 годах полученные гибриды F_1 и F_1ВС и стандарты испытывали в контрольном питомнике. Высевали их в трехкратной повторности однорядковыми делянками длиной 5 м с междурядьями 45 см. Учетная площадь делянки 2,25 м^2. В таблице 1 представлены результаты испытания гибридов F_1 и F_1 ВС.

Таблица 1. Продуктивность гибридов F_1 и F_1 ВС, полученных в Краснодарском НИИСХ, контрольный питомник, 2006 – 2008гг.

Table 1. Productivity of F_1 and F_1 BC hybrids, developed at KNIISH, Evaluation Nursery, 2006 – 2008.

Сорт	Опылители							
	Ингреда		Антонио		Диана		Юлиана	
Материнские сорта	F_1	F_1 ВС	F_1	F_1 ВС	F_1	F_1 ВС	F_1	F_1 ВС
Масса стебля одного растения, г								
Зеница	34,9	24,3	32,3	26,5	37,4	36,6	29,5	27,7
Славянка	29,2	27,1	32,0	30,6	41,6	30,7	37,8	25,8
Пава	28,6	26,1	32,5	25,9	34,2	22,8	29,9	24,8
Кубанская ранняя	29,6	31,9	27,1	27,0	34,4	24,5	26,3	28,3
$НСР_{0,05}$	1,5							
Масса семян с одного растения, г								
Зеница	2,3	2,3	3,5	2,7	2,0	2,4	1,7	2,3
Славянка	1,8	2,1	3,3	3,1	2,0	2,3	2,5	2,2
Пава	2,7	2,3	3,1	2,2	1,8	2,2	2,1	2,5
Кубанская ранняя	1,8	1,9	3,1	3,5	2,1	2,5	1,8	3,1
$НСР_{0,05}$	0,3							

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как видно из таблицы 1, за три года испытаний лучшими по массе стеблей и семян с одного растения были Кубанская ранняя × Юлиана (Южанка) и Кубанская ранняя × Антонио (Омегадар-2), которые превысили стандартный сорт Зеница по массе семян на 1,61 – 2,07 г и стеблей на 2,1 – 5,7. У стандартного сорта Зеница масса семян с одного растения 1,44 г; масса стеблей 26,2 г (среднее за 3 года).

По двухлетним данным (табл. 2) гибриды Южанка и Омегадар-2 скороспелее стандартного сорта Зеница на 10 – 23 дня. Гибриды по своим основным показателям превосходят стандартный сорт Зеница. Урожайность семян выше на 9,3 – 8,3 ц/га, стеблей на 34,3 – 8,6 ц/га, волокна 8,95 – 2,4 ц/га. Содержание волокна на уровне стандартного сорта. Прочность волокна выше на 1,6 кгс. Общая высота растений ниже на 13 – 39 см. Как видно из таблицы снижение общей высоты растений не сказалось на урожайности, т. к. созданные гибриды однодомного типа и отсутствие поскони значительно увеличило урожайность семян и стеблей. Таким образом, созданные гибриды вполне пригодны для двустороннего использования (семена, волокно) в любой зоне Краснодарского края. Созданные гибриды внесены в Государственный реестр селекционных достижений с 2010 года.

Таблица 2. Результаты испытания гибридов конопли в Краснодарском НИИСХ, конкурсное сортоиспытание, 2008, 2009гг.
Table 2. Results of hemp hybrids testing at KNIISH, average for 2008, 2009.

Признаки	Зеница, стандарт	гибрид Южанка	гибрид Омегадар-2	$НСР_{0,05}$
Вегетационный период, дней	138	128	115	
Урожайность, ц/га:				
семян	8,9	18,2	17,2	1,2
стеблей	142,2	176,5	150,8	3,4
волокна	38,53	47,48	40,86	1,5
Содержание волокна, %	27,1	26,9	27,1	
Прочность, кгс	30,4	32,0	32,0	
Общая высота растений, см	299	286	260	
Техническая длина, см	245	225	205	
Длина соцветия, см	54	61	55	
Содержание масла, %	31,1	31,6	32,5	
Сбор масла с гектара, кг	276,8	575,1	559,0	
Содержание ТГК, %	0,045	0,07	0,074	

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате проведенных скрещиваний двудомных сортов южной конопли с однодомными среднерусскими сортами получены гибриды, из которых два лучших Южанка и Омегадар-2, превысили стандартный сорт по урожайности семян на 93,0 – 104% и стеблей на 6,0-24,0%. Они внесены в Государственный реестр селекционных достижений с 2010 года.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Ариштейн А. И.* Гетерозис у гибридов разных половых форм конопли // Цитология и генетика, 1966. Вып. 2. С. 85 – 92.
2. *Нимченко П. В.* Изучение гибридов двудомной конопли с однодомной // Сб.тр. молодых ученых // Краснодар: КНИИСХ, 1970. Вып. II. С. 61 – 65.
3. *Bocsa J.* Elozetes jelentes a himmentes (uniszexualis) kenderalak eloallitasarol // Kisere. Kel, Budapest, 1959. N 52.P. 135 – 142.

РЕФЕРАТЫ

УДК 633. 521: 582

Уточнение вопросов внутривидовой классификации культурного льна (*Linum usitatissimum* L.) К у т у з о в а С. Н. // Труды по прикл. бот. ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 5 - 22.

Приведены результаты полного циклического скрещивания между 10 формами льна, представляющими все возможные таксономические единицы вида *Linum usitatissimum* L., изучения скрещиваемости между ними и плодовитости гибридов F_1. Установлено, что различия между долгунцами, межеумками и кудряшами недостаточны для присвоения им статуса подвидов. Предлагается считать их разновидностями в рамках одного подвида – *usitatissimum.* Учитывая практически 100%-ное образование карликовых растений, по-видимому гаплоидов, в F_1 от скрещивания льна из Эфиопии с *L. angustifolium,* несмотря на отсутствие существенных морфологических различий с кудряшами предлагается выделить эту форму в качестве разновидности в рамках того же подвида. Колхидскому льну, довольно близкому к культурному, но существенно отличающемуся по морфологическим признакам и скрещиваемости с *L. angustifolium* от других форм культурного льна, считаем правомерным присвоение статуса разновидности. Крупносемянные льны Средиземноморья и *L. bienne* Mill. сохраняют ранг подвидов по классификации Н. М. Черноморской (1987). Поскольку гибриды *L. crepitans* Dum. в прямых и обратных скрещиваниях с *L. angustifolium* в F_1 были полностью стерильными, а также учитывая другие особенности этой формы, считаем ее самостоятельным видом *L. crepitans* Dum., возникшим, вероятно, в результате мутации культурного льна. *L. angustifolium* Huds. является самостоятельным дикорастущим видом рода *Linum*, вероятным предком культурного льна. Ил. – 1, табл. – 7, библиогр. – 47 назв.

УДК 575.1

Развитие методов изучения наследования количественных признаков (обзор). Б р а ч Н. Б. // Труды по прикл. бот., ген., и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 23 - 35.

В обзоре представлены основные вехи развития математических методов исследования генетики количественных признаков начиная с работ Иогансена и Нильсона-Эле. Описаны подходы к изучению данных вопросов Филипченко, Серебровского, Гриффинга, Мазера и др. Современные методы, основанные на менделевском подходе к математическому анализу наследования, показаны на примере работы Мережко. Кроме того, приведены примеры использования некоторых методов для анализа результатов изучения ряда хозяйственно ценных признаков льна (*Linum usitatissimum* L.). Ил. – 6, табл. – 4, библиогр. – 23 назв.

УДК 57.087

Метод сравнительного анализа результатов изучения количественных признаков образцов растений, выращенных в различные годы (метод приведенных средних). Б р а ч Н. Б., П о р о х о в и н о в а Е. А. // Труды по прикл. бот., ген., и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 36 - 40.

В работе представлено обоснование и описание разработанного авторами метода сравнения результатов изучения количественных признаков образцов растений, выращенных в разные годы. Метод приведенных средних основан на сравнении характеристик оцениваемого генотипа с единым стандартом, высеваемым постоянно не менее 8 лет. Ил. – 1, табл. – 2, библиогр. – 6.

УДК 633. 521: 582

Внутривидовая изменчивость *Linum usitatissimum* L. по морфологическим и хозяйственно ценным признакам. К у т у з о в а С. Н., П о р о х о в и н о в а Е. А. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 41 - 57.

Изучали варьирование морфологических и хозяйственно ценных признаков при разреженном и загущенном посеве у 10 образцов льна, включающих по одному типичному представителю от каждого из 5 подвидов, а также 5 форм, систематическая принадлежность которых требует уточнения. Установлено, что наименьший коэффициент вариации внутри образца характерен для признаков: степень растрескивания коробочек, длина семядолей, лепестков и коробочек, масса 1000 семян, общая высота растений и продолжительность вегетационного периода. Эти признаки являются самыми информативными для систематики и наиболее доступными для изучения их наследования. Тесные корреляции между рядом хозяйственно ценных и морфологических признаков предполагают возможность использования последних в качестве маркеров для раннего отбора в гибридных популяциях при селекции. Табл. – 6, рис. – 6, библиогр. – 32 назв.

УДК 633.521:631.521

Перспективы селекционного улучшения качества льноволокна. Брач Н. Б., Павлова А. В., Кутузова С. Н., Пороховинова Е. А. // Труды по прикл. бот., ген., и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 58 - 77.

По результатам двухлетнего изучения 65 образцов коллекции льна-долгунца ВИР была составлена база данных по 18 хозяйственно ценным признакам. Математический анализ созданной базы данных позволил прогнозировать возможности селекционного улучшения качества волокна в сочетании с его высокой продуктивностью. В условиях Северо-Запада РФ продолжительность вегетационного периода льна-долгунца потенциально может быть сокращена селекционным путем на 9 дней. При этом желаемого результата можно достичь в основном за счет ускорения цветения. Продолжительность созревания у современных скороспелых сортов практически достигла биологического минимума и может быть сокращена не более чем на 1 - 2 сут. Общая высота растений льна-долгунца может быть доведена в среднем примерно до 115 см, а техническая - до 105 см. Потенциальная урожайность соломы должна превышать 1 кг/м^2, а урожайность семян - 200 г/м^2. Современные сорта льна-долгунца имеют высокое содержание волокна, а также урожайность всего и длинного волокна. Достигнутые показатели, видимо, уже близки к биологическому пределу. Однако качество волокна большинства современных сортов значительно уступает потенциальным возможностям культуры. В то же время выявленное нами отсутствие корреляций между признаками продуктивности и качества указывает на возможность создания высоковолокнистых сортов с высоким качеством волокна. Гибкость волокна в этих сортах должна быть доведена до минимального уровня 75 мм, разрывная нагрузка – до 25 – 30 даН, линейная плотность – до 3,0 – 2,5 текс, ОРНр – до 18 – 21 сН/текс и номер волокна по ТУ – до 18 – 25. Табл. – 15, библиогр. – 33 назв.

УДК 633. 521: 582

Связи морфологических и хозяйственно ценных признаков у гибридов между линиями льна, контрастными по этим характеристикам. Брач Н. Б., Пороховинова Е. А. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 78 – 89.

Пять генов морфологических признаков льна, идентифицированных у линий генетической коллекции ВИР, были протестированы на возможность их связи с хозяйственно ценными признаками. В анализе использовали 8 расщепляющихся популяций гибридов второго поколения между 9 линиями. Для двух из них такая корреляция была установлена статистически достоверно. Белая окраска лепестков, определяемая геном *wf1* у линии гк109, коррелировала с короткой фазой всходы – цветение первого цветка и сокращением числа листьев на стебле. Это подтверждает уже описанную связь между ранним цветением и малой облиственностию растений. На данном этапе работы нельзя точно сказать, является ли это результатом плейотропного эффекта гена *wf1* или его сцепления с генами, контролирующими сроки цветения и количество листьев. Звездчатость белых цветков, контролируемая геном *s1*, связана с длительной фазой цветение первого цветка – созревание первой коробочки. Эта корреляция, проявляющаяся не во всех скрещиваниях и не во все годы, была обнаружена только в потомстве линии гк103. Видимо, ген *s1* у нее сцеплен лишь с одним из полимерных генов, отвечающих за продолжительность созревания в определенных условиях среды. Табл. – 10, библиогр. – 27 назв.

УДК 633.854:575.12

Результаты оценки образцов подсолнечника коллекции ВИР на устойчивость к расам возбудителя ложной мучнистой росы, распространенным в Краснодарском крае. Антонова Т. С., Ивебор М. В., Рожкова В. Т., Арасланова Н. М., Гаврилова В. А. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 90-95.

Ложная мучнистая роса, вызываемая облигатным грибным паразитом *Plasmopara halstedii* (Farl.) Berl. et de Toni, относится к числу наиболее вредоносных заболеваний подсолнечника. Потери урожая при условиях, благоприятных для развития патогена, могут составлять 50-70%.Исследованиями Антоновой с соавторами (2006, 2008) показано, что в Краснодарском крае на фоне доминирующей расы 330 экономически значимыми являются также расы 710 и 730. Проанализирована устойчивость к указанным расам 420 образцов подсолнечника коллекции ВИР. Большинство их оказались восприимчивы. Однако выявлены образцы, устойчивые как к отдельным расам, так и ко всем трём одновременно. Одиннадцать образцов

проявили устойчивость лишь к расе 330, три – к расе 710 и девятнадцать – одновременно к расам 330 и 730. Наибольшую ценность представляют собой образцы, комплексно устойчивые ко всем трём расам патогена. Их выявлено 21: отечественные ВИР 160, ВИР 172, ВИР 247, ВИР 381, ВИР 387, ВИР 206, ВИР 581, ВИР 632, ВИР 635, ВИР 4354, ВИР 463 Л, а также НА232 × H.gigantheus и № 2315; зарубежные образцы: украинский, канадский, испанский, французский, австралийский (соответствующие номера по каталогу ВИР – 2771, 2306, 2644, 3009, 3362, 3246) и три американских: к 3532, линии НА-89 и RHA 278. Таким образом, в коллекции ВИР выявлены ценные образцы подсолнечника, как с комплексной устойчивостью к расам 330, 710 и 730, так и к каждой из них в отдельности. Т. – 2, библиогр. – 4 назв.

УДК 633.853.494:636.086.3

Кормовая продуктивность озимого рапса (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg.). Горковенко Т. С. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 96 - 100.

Урожай и кормовая ценность зеленой массы озимого рапса (*Brassica napus* subsp. *oleifera* Metzg. f. *biennis*) были оценены у 40 образцов коллекции ВИР в течение трех лет на Майкопской опытной станции в Краснодарском крае. Анализ результатов осеннего и весеннего скашивания, а также двуукосного испытания позволил выделить 5 сортов для использования в селекции озимого рапса на кормовые цели. Высокой урожайностью и хорошим химическим составом обладали сорта: Wipol (к-4489, Польша), Sv 70/8384 (к-4498, Швеция), Windal (к-4538, Нидерланды), Sollux (к-4517, ГДР), Sv 70/8228 (к-4491, Швеция). Эти сорта могут послужить исходным материалом для селекции озимого рапса на продуктивность зеленой массы и повышенное содержание питательных веществ. Образец Sv 70/8228 (к-4491) из Швеции отличался высоким содержанием сахара (3,81%), каротина (5,63 мг%), и большим количеством сухого вещества (14,68%). Табл. - 5, библиогр. – 9 назв.

УДК: 633.854.492: 631.524.84

Изменчивость хозяйственных признаков мака (*Papaver somniferum* L.) для масличного использования. Подольная Л. П., Дубовская А. Г., Бидаш Ю. И. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 101 – 111.

Изучены результаты оценки 386 образцов коллекции мака ВИР, проведенной в 2007 и 2008гг. в условиях Полтавской области Украины. Проведен анализ особенностей изменчивости признаков у образцов различного направления использования. Методами корреляционного и факторного анализов выявлены общие закономерности изменчивости признаков. Было показано, что при повышенном количестве осадков и отсутствии опылителей преимущество имеют селекционные линии, полученные методом многократного инцухта. Всего было выделено 17 перспективных образцов с урожайностью семян 162 – 235 г/м^2 европейского происхождения, это 2 сорта и 6 селекционных линий ВИЛР, остальные из Венгрии, Словакии, Чехии и Польши. Ил. – 12, табл. – 2, библиогр. – 10 назв.

УДК 581.45:633.511

Анализ зависимости развития образцов хлопчатника от погодных условий Буденновского опорного пункта ВИР (юго-восток Ставропольского края). Подольная Л. П., Кушнарева Т. А., Ходжаева Н. А. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 112 – 124.

Проанализированы экологические корреляции между признаками, характеризующими рост и развитие растений, хозяйственно ценными признаками и показателями, характеризующими погодные условия (температура и осадки) для 8 образцов средневолокнистого хлопчатника (*Gossypium hirsutum* L.) различного происхождения (Югтекс1, С 4727, Lachata, С3, С6, SS 3/10, Андижан 60 и ПОСС 2), изучавшихся на Буденновском опорном пункте ВИР в течение 5 лет (2002 – 2006гг). Сходство матриц корреляций изученных образцов очень велико. Выявлены ключевые декады, погодные условия которых оказывают решающее влияние на формирование урожая и качество продукции. Самые сильные связи отмечены с уровнем осадков в последнюю декаду мая, последние декады июля и первые декады августа. Значение температурных колебаний гораздо меньше. Ил. – 8, библиогр. – 5 назв.

УДК 633.913.322

Морфо-биологическое изучение кок-сагыза из коллекции ВИР. Кутузова С. Н., Петросян И. А. // Труды по прикл. бот. ген. и сел.. // СПб.: ВИР, 2011. Т. 167 С. 125 – 132.
По комплексу биологических и хозяйственно ценных признаков изучали 24 образца кок-сагыза из коллекции ВИР, имеющих различное происхождение – дикорастущие популяции из Казахстана, отборы и сорта из разных областей СССР. Показано, что в коллекции сохранено широкое разнообразие генотипов по морфологическим признакам, длине и массе корня, содержанию каучука. Выделены растения, содержащие до 23% каучука. Корреляций между морфологическими признаками и содержанием каучука в корне не обнаружено. Ил. – 5, табл. – 2, библиогр. – 7 назв.

УДК 633.854: 575.12: 547.962

Молекулярно-генетическое разнообразие источников цитоплазматической мужской стерильности и восстановления фертильности в коллекции подсолнечника. Анисимова И. Н., Гаврилова В. А., Алпатьева Н. В., Пинаев А. Г., Тимофеева Г. И., Рожкова В. Т., Дука М. В. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 133 – 144
С помощью молекулярных маркеров atp9 и orfH522, специфичных для ассоциированных с ЦМС PET1 митохондриальных генов, определены гаплотипы митохондриальной (мт) ДНК и структурировано генетическое разнообразие коллекции подсолнечника по типу цитоплазмона. Впервые показано широкое распространение стерильных типов цитоплазмы среди автофертильных линий, используемых в селекции в качестве восстановителей фертильности пыльцы. Установлена гетерогенность мтДНК созданного в ВИРе источника ЦМС RIG0. Вяывлен полиморфизм мтДНК в сериях интрогрессивных линий, созданных на основе гибридов от скрещиваний ЦМС (PET1) линий культурного подсолнечника *H. annuus* с многолетними видами рода *Helianthus*. С использованием методов биоинформатики, ПЦР со специфичными праймерами, клонирования и секвенирования в геноме подсолнечника идентифицированы последовательности, гомологичные известным генам *Rf*. Последовательности принадлежат к классу PPR-генов, участвующих в биогенезе органелл и содержат консервативные повторы из 35 аминокислот (*pentatricopeptide repeats*). Определены их интрон/экзонная структура и позиции консервативных PPR-мотивов, выявлен полиморфизм, обнаружены существенные отличия у носителей рецессивной и доминантной аллелей гена *Rf1*. Ил. – 3, табл. – 3, библиогр. – 20 назв.

УДК 581.331 58.085 58.086

Определение фертильности пыльцы у ряда диких многолетних видов и образцов подсолнечника из коллекции, произрастающей на Кубанской станции ВИР. Воронова О. Н., Гаврилова В. А., Толстая Т. Т., Рожкова В. Т. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб: ВИР, 2011. Т. 167. С. 145 - 158.
Был проведен ряд опытов, направленных на отработку методов сбора, фиксации, окраски и определения жизнеспособности пыльцы, применимых в условиях полевой станции. Исследование фертильности пыльцы проводилось у некоторых из диких видов, культурных сортов и гибридов подсолнечника из коллекции ВИР, произрастающие на Кубанской опытной станции. В результате работы составлены общие рекомендации по проведению опытов, а также проанализированы данные по морфологии и фертильности пыльцы у ряда образцов коллекции. Ил. – 2, табл. – 3, библиогр. – 13 назв.

УДК 633.521:581.167

Генетический контроль морфологических признаков льна. Пороховинова Е. А. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 159 - 183.
В результате классического генетического анализа было изучено наследование 30 генов. Четыре из них (***s1***, ***sfbs1***, ***pbc1***, ***pbc3***) влияют на окраску гипокотиля, контролируют белую или светло-голубую окраску и деформацию венчика, желтые или светло-оранжевые пыльники, ген ***s1*** также обусловливает желтые (***s1***) или зеленые (***s1-2***) семена. Пять генов (***wf1***, ***dlb1***, ***dlb3***, ***dlb4*** и ***f***) отвечают за светло-голубую окраску цветка, последний — с плейотропным действием на цвет гипокотиля и семян. Ген ***pf1*** отвечает за розовую окраску венчика, светло-оранжевые пыльники и желтый оттенок семян. Ген-модификатор ***RPF1*** ослабляет розовую окраску лепестков. Ген-модификатор ***yspf1*** обусловливает желтую или темно-желтую окраску семян у розовоцветковых растений гомозигот по

гену ***pf1-a***^{d}, аллелю ***pf1***. Два гена (***ora1*** и ***2***) отвечают за светло-оранжевые пыльники, первый также осветляет тычиночные нити и придает крапчатость семенам. Ген ***SPS1*** ингибирует крапчатость семян. Три гена отвечают за фиолетовую (***sfc1, 2*** и ***3***) и один (***sfc5***) за синюю окраску венчика. Ген-модификатор ***svf1*** делает звездчатым цветок генотипа ***sfc2.*** Три неаллельных гена контролируют только цвет семян: ***YSED1*** и ***ysed2*** – желтый, а ***rs1*** – светло-желто-коричневый. Ген ***CSB1*** обусловливает образование ресничек на ложной перегородке коробочки. Ген ***sgh1*** определяет зеленую окраску гипокотиля. Ген ***FP1*** контролирует продольную складчатость лепестков. Ген ***waf1*** определяет белые тычиночные нити и ослабление окраски жилок лепестков и столбиков. Ген ***ygp1*** обусловливает желто-зеленую окраску растущего растения. Гены ***zeb1*** и ***zeb2*** обусловливают повышенную светочувствительность, карликовость, чередование продольных белых и зеленых полос у листьев, мелкие, ярко-фиолетовые, деформированные цветки. Проведены тесты на аллелизм с генами из других коллекций льна. Табл. – 8, библиогр. – 28 назв.

УДК 633.853.55

Декоративные образцы клещевины из коллекции ВИР. Киященко Н. И. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 184 – 187.

Среди образцов коллекции клещевины выделены 35 линий, отличающихся декоративными признаками и характеризующиеся различной высотой растения, окраской стебля, листьев и коробочек. Эти линии могут быть использованы как декоративные на клумбах и в палисадниках. Табл. – 1, библиогр. – 11 назв.

УДК 633.854.781:635.9

Коллекция декоративного подсолнечника в ВИРе. Иванова О. В., Рожкова В. Т., Гаврилова В. А. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 188 - 190

Проведено описание сортов и линий подсолнечника из коллекции ВИР с необычными вариантами окраски соцветия, махровой формой язычковых и трубчатых цветков, которые могут использоваться в качестве декоративных. Ил. – 10, библиогр. – 8 назв.

УДК 633.854.434:631.52

Сравнительная характеристика сорта и гибрида конопли двойного направления использования. Сухорада Т. И., Пройдак М. Н, Шабельный М. М., Григорьев С. В. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб.: ВИР, 2011. Т. 167. С. 0191-194.

В Краснодарском НИИСХ созданы однодомный сорт и гибрид двойного направления использования. Сбор масла с гектара у них выше, чем у стандартного двудомного сорта Зеница почти в два раза. Урожайность стеблей также выше на 8,6 - 13,0 ц/га. Использование двустороннее на масло и волокно. Табл. - 2, библиогр. – 5 назв.

УДК 633.854.434:631.52

Гибриды южной конопли Сухорада Т. И., Семынин С. А., Шабельный М. М. // Труды по прикл. бот., ген. и сел. СПб: ВИР, 2011. Т. 167. С. 195 - 198.

Созданы и районированы высокоурожайные гибриды южной конопли, не обладающие наркотической активностью. Они скороспелее на 10 - 23 дня. Урожайность семян выше двудомных сортов более чем в два раза, стеблей на 5,6 - 24,0%. Табл. - 2, библиогр. - 3 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

I. ОБЗОРЫ, ИТОГИ, ПРОБЛЕМЫ 5

С. Н. Кутузова. УТОЧНЕНИЕ ВОПРОСОВ ВНУТРИВИДОВОЙ КЛАССИФИКАЦИИ КУЛЬТУРНОГО ЛЬНА (*LINUM USITATISSIMUM* L.) 5

Н. Б. Брач. РАЗВИТИЕ МЕТОДОВ ИЗУЧЕНИЯ НАСЛЕДОВАНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ (ОБЗОР) 23

Н. Б. Брач, Е. А. Пороховинова. МЕТОД СРАВНИТЕЛЬНОГО АНАЛИЗА РЕЗУЛЬТАТОВ ИЗУЧЕНИЯ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ ОБРАЗЦОВ, ВЫРАЩЕННЫХ В РАЗЛИЧНЫЕ ГОДЫ (МЕТОД ПРИВЕДЕННЫХ СРЕДНИХ) 36

II. РЕЗУЛЬТАТЫ ИЗУЧЕНИЯ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ РАСТЕНИЙ ПО ХОЗЯЙСТВЕННЫМ И СЕЛЕКЦИОННО ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ 41

С. Н. Кутузова, Е. А. Пороховинова. ВНУТРИВИДОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ *LINUM USITATISSIVUM* L. ПО МОРФОЛОГИЧЕСКИМ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫМ ПРИЗНАКАМ 41

Н. Б. Брач, А. В. Павлов, С. Н. Кутузова, Е. А. Пороховинова. ПЕРСПЕКТИВЫ СЕЛЕКЦИОННОГО УЛУЧШЕНИЯ КАЧЕСТВА ЛЬНОВОЛОКНА 58

Н. Б. Брач, Е. А. Пороховинова. СВЯЗИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ И ХОЗЯЙСТВЕННО ЦЕННЫХ ПРИЗНАКОВ У ГИБРИДОВ МЕЖДУ ЛИНИЯМИ ЛЬНА, КОНТРАСТНЫМИ ПО ЭТИМ ХАРАКТЕРИСТИКАМ 78

Т. С. Антонова, М. В. Ивебор, В. Т Рожкова., Н. М. Арасланова, В. А. Гаврилова. РЕЗУЛЬТАТЫ ОЦЕНКИ ОБРАЗЦОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА КОЛЛЕКЦИИ ВИР НА УСТОЙЧИВОСТЬ К РАСАМ ВОЗБУДИТЕЛЯ ЛОЖНОЙ МУЧНИСТОЙ РОСЫ, РАСПРОСТРАНЁННЫМ В КРАСНОДАРСКОМ КРАЕ 90

Т. С. Горковенко. КОРМОВАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ОЗИМОГО РАПСА (*BRASSICA NAPUS* SUBSP. *OLEIFERA* METZG. F. *BIENNIS*) 96

Л. П. Подольная, А. Г. Дубовская, Ю. И. Бидаш. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ХОЗЯЙСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ МАКА *(PAPAVER SOMNIFERUM* L.) МАСЛИЧНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ 101

Л. П. Подольная, Т. А. Кушнарева, Н А. Ходжаева. АНАЛИЗ ЗАВИСИМОСТИ РАЗВИТИЯ ОБРАЗЦОВ ХЛОПЧАТНИКА ОТ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ БУДЕНОВСКОГО ОПОРНОГО ПУНКТА ВИР (ЮГО-ВОСТОК СТАВРОПОЛЬСКОГО КРАЯ) 112

С. Н. Кутузова, И. А. Петросян. МОРФО – БИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ КОК-САГЫЗА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР 125

III. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ, МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ЦИТОЛОГИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ КОЛЛЕКЦИИ 133

И. Н. Анисимова, В. А. Гаврилова, Н. В. Алпатьева, А. Г. Пинаев, Г. И. Тимофеева, В. Т. Рожкова, М. В. Дука. МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ИСТОЧНИКОВ ЦИТОПЛАЗМАТИЧЕСКОЙ МУЖСКОЙ СТЕРИЛЬНОСТИ И ВОССТАНОВЛЕНИЯ ФЕРТИЛЬНОСТИ В КОЛЛЕКЦИИ ПОДСОЛНЕЧНИКА 133

О. Н. Воронова, В. А. Гаврилова, Т. Т. Толстая, В. Т. Рожкова. ОПРЕДЕЛЕНИЕ ФЕРТИЛЬНОСТИ ПЫЛЬЦЫ У РЯДА ДИКИХ МНОГОЛЕТНИХ

ВИДОВ И ОБРАЗЦОВ ПОДСОЛНЕЧНИКА ИЗ КОЛЛЕКЦИИ, ПРОИЗРАСТАЮЩЕЙ НА КУБАНСКОЙ СТАНЦИИ ВИР 145

Е. А. Пороховинова. ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛЬНА 159

IV. КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ 184

Н. И. Кияшко. ДЕКОРАТИВНЫЕ ОБРАЗЦЫ КЛЕЩЕВИНЫ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ВИР 184

О. В. Иванова, В. Т. Рожкова, В. А. Гаврилова. КОЛЛЕКЦИЯ ДЕКОРАТИВНОГО ПОДСОЛНЕЧНИКА В ВИРЕ 188

Т. И. Сухорада, М. Н. Пройдак, М. М. Шабельный, С. В. Григорьев. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СОРТА И ГИБРИДА КОНОПЛИ ДВОЙНОГО НАПРАВЛЕНИЯ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ 191

Т. И. Сухорада, С. А. Семынин, М. М. Шабельный. ГИБРИДЫ ЮЖНОЙ КОНОПЛИ 195

РЕФЕРАТЫ 199

CONTENTS

I. REVIEWS, RESULTS AND PROBLEMS 5

S. N. Kutuzova. RECONSIDERATION OF SOME INTRASPECIFIC TAXONOMY ASPECTS FOR CULTIVATED FLAX (*LINUM USITATISSIMUM* L.) 5

N. B. Brutch. DEVELOPMENT OF METHODS FOR INVESTIGATION OF QUANTITATIVE CHARACTERS INHERITANCE (REVIEW) 23

N. B. Brutch, E. A. Porokhovinova. METHOD OF COMPARATIVE ANALYSIS USED TO ASSESS THE RESULTS OF EVALUATING QUANTITATIVE CHARACTERS OF PLANT ACCESSIONS GROWN IN DIFFERENT YEARS (METHOD OF REDUCED AVERAGE VALUES) 36

II. RESULTS OF RESEARCHING PLANT GENETIC RESOURCES FOR CHARACTERS OF ECONOMIC AND BREEDING VALUE 41

S. N. Kutuzova, E. A. Porokhovinova. INTRASPECIFIC VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL AND ECONOMIC CHARACTERS IN *LINUM USITATISSIVUM* L. 41

N. B. Brutch, A. V. Pavlov, S. N. Kutuzova, E. A. Porokhovinova. PROSPECTS OF FLAX FIBRE QUALITY IMPROVEMENT BY BREEDING 58

N. B. Brutch, E. A. Porokhovinova. LINKS BETWEEN THE MORPHOLOGICAL AND AGRONOMIC CHARACTERS IN HYBRIDS OF LINES WITH DIFFERENT MANIFESTATION OF THESE TRAITS 78

T. S. Antonova, M. V. Ivebor, V. T. Rozhkova, N. M. Araslanova, V. A. Gavrilova. RESULTS OF EVALUATING SUNFLOWER ACCESSIONS FROM THE VIR COLLECTION FOR RESISTANCE TO THE RACES OF FALSE MILDEW COMMON FOR KRASNODAR TERRITORY 90

T. S. Gorkovenko. FORAGE PRODUCTIVITY OF WINTER RAPESEED (*BRASSICA NAPUS* SUBSP. *OLEIFERA* METZG. F. *BIENNIS*) 96

L. P. Podolnaya, A. G. Dubovskaya, Y. I. Bidash. VARIABILITY OF AGRONOMIC CHARACTERS IN OILSEED POPPY (*PAPAVER SOMNIFERUM* L.) 101

L. P. Podolnaya, T. A. Kushnareva, N. A. Khodzhaeva. ANALYSIS OF THE EFFECT OF WEATHER CONDITIONS ON THE DEVELOPMENT OF COTTON ACCESSIONS AT BUDENNOVSK EXPERIMENTAL SITE OF THE VAVILOV INSTITUTE (SOUTHEAST OF STAVROPOL TERRITORY) 112

S. N. Kutuzova, I. A. Petrosyan. MORPHO – BIOLOGICAL STUDY OF KOK-SAGYZ FROM THE VIR COLLECTION 125

III. GENETIC, MOLECULAR GENETIC AND CYTOLOGICAL RESEARCHES. GENETIC COLLECTIONS 133

I. N. Anisimova, V. A. Gavrilova, N. V. Alpatieva, A. G. Pinaev, G. I. Timofeeva, V. T. Rozhkova, M. V. Duca. MOLECULAR GENETIC DIVERSITY OF CYTOPLASMIC MALE STERILITY AND FERTILITY RESTORATION SOURCES IN SUNFLOWER COLLECTION 133

O. N. Voronova, V. A. Gavrilova, T. T. Tolstaya, V. T. Rozhkova. ASSESSMENT OF POLLEN FERTILITY IN SOME WILD PERENNIAL SUNFLOWER SPECIES AND ACCESSIONS FROM THE COLLECTION MAINTAINED AT KUBAN EXPERIMENT STATION OF VIR 145

Научное издание

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, ТОМ 167

Корректор Н. Г. Медвинская

Редактор В. Г. Лейтан

Технический редактор к.с.х.н. А. Г. Дубовская

Подписано в печать 28.12.2011. Формат 70 x100/16
Бумага офсетная. Печать офсетная.
13 усл.печ.л. Тираж 300 экз. Заказ № 1801/12
Сектор редакционно-издательской деятельности
ГНЦ РФ ВНИИР им. Н. И. Вавилова (ВИР)
190000, Санкт-Петербург, Большая Морская ул., 44
Электронная версия издания находится на сайте www.vir.nw.ru

ООО «Копи-Р»
Санкт-Петербург, пер. Гривцова, д. 6, лит. Б

Научное издание

ТРУДЫ ПО ПРИКЛАДНОЙ БОТАНИКЕ, ГЕНЕТИКЕ И СЕЛЕКЦИИ, ТОМ 167

Корректор Н. Г. Медвинская

Редактор В. Г. Лейтан

Технический редактор к.с.х.н. А. Г. Дубовская

Подписано в печать 28.12.2011. Формат 70 x100/16
Бумага офсетная. Печать офсетная.
13 усл.печ.л. Тираж 300 экз. Заказ № 1801/12
Сектор редакционно-издательской деятельности
ГНЦ РФ ВНИИР им. Н. И. Вавилова (ВИР)
190000, Санкт-Петербург, Большая Морская ул., 44
Электронная версия издания находится на сайте www.vir.nw.ru

ООО «Копи-Р»
Санкт-Петербург, пер. Гривцова, д. 6, лит. Б